El virus del bronceado del tomate

(TSWV) y su incidencia en el cultivo del pimiento

Introducción

“Los Tospovirus en el pimiento”

El nombre del grupo se deriva de su miembro tipo “TSWV” (Virus del Bronceado del tomate). El género Tospovirus contiene un gran número de virus distintos, muchos de los cuales causan significativas pérdidas en varios cultivos de importancia económica, principalmente los de la familia de las solanáceas (tomate, pimiento, papa y tabaco) (Terralia, 2004).

El pimiento (*Capsicum annum* L.) puede ser afectado fundamentalmente por tres Tospovirus: INSV (Virus de la mancha necrótica de *Impatiens*); TCSV (Virus de la mancha clorótica del tomate) y GRSV (Virus de las manchas anulares del cacahuete); aunque también existen otros que pueden afectar al cultivo del pimiento pero en menor intensidad que los mencionados anteriormente (Ie, 1970; Matthews, 1981).

Dentro del género Tospovirus también se encuentra el Virus del Bronceado del tomate (TSWV) o Spotted Wilt Virus, el cual se transmite fundamentalmente por thrips (*Frankliniella occidentalis* Pergande, *Frankliniella schultzei* Trybom, *Frankliniella fusca* Hinds, *Thrips tabaci* Lindeman, *Thrips palmy* Karny, *Thrips setosus* Moulton y *Scirtothrips dorsalis* Hood), del modo persistente circulativo con replicación dentro del insecto (Terralia, 2004).

Desarrollo

1. Virus del bronceado del tomate (TSWV)

Es el miembro tipo del grupo de Tospovirus y está presente en países de los Cinco Continentes, tanto de la zona Templada como Subtropical. Desde los años 20 causa importantes pérdidas en *Capsicum* sp (Terralia, 2004).

1.1 Origen y distribución del virus

La enfermedad provocada por el virus del bronceado del tomate (TSWV) fue observada por primera vez en el año 1906 (Sakimura, 1962). En 1919 se publicó la primera descripción de esta nueva enfermedad observada sobre tomate en Australia, a la que se llamó “bronceado del tomate”. Samuel y colaboradores en 1930 fueron los primeros que determinaron que el agente causal de la enfermedad era un virus y lo llamaron “Tomato Spotted Wilt Virus”. A partir de los años 20 se cita en E.U y Canadá, y en 1931 en el Reino Unido. Desde entonces esta virosis ha sido reportada en numerosos países de los cinco continentes, situados en la zona templada y subtropical (Terralia, 2004) (anexo 1).

1.2 Características generales del virus

Los virus son entidades infectivas, submicroscópicas, que sólo se multiplican intracelularmente y son potencialmente patógenas. Se conocen más de un millar de virus patógenos de plantas cultivadas. Se han agrupado los virus de vegetales en 22 familias con RNA de cordón simple, una con RNA de cordón doble, una con DNA de cordón simple, una con DNA de cordón doble. Diez de estas familias incluyen los principales virus patogénicos del pimiento (Matthews, 1981; Stevens, 1983; Franki *et al.*, 1985).

Recientemente nuevos datos moleculares han reportado evidencias de que este virus debe ser considerado como un miembro de la familia de los Bunyavirus animales. Como son los únicos de esta familia capaces de infectar plantas, con ellos se ha creado el género Tospovirus. Estos se caracterizan morfológicamente por presentar partículas de forma esférica, presencia de cubierta membranosa y nucleocápsidos circulares que envuelven al RNA. El genoma consta de un RNA monocatenario,

existiendo 3 moléculas de RNA con segmento de polaridad negativa/ ambisentido. Se transmiten por Thrips (Franki *et al.*, 1985).

El hecho de que la partícula viral presente esta cubierta membranosa es una excepción dentro de los virus vegetales, pues sólo el TSWV y los Rhabdovirus la poseen (Ie, 1970; Matthews, 1981).

La evolución del virus en el citoplasma de la célula vegetal pasa por diferentes estados de maduración: (Kitajima *et al.*, 1992).

- Aparición de viroplasmos.
- Envoltura de los viriones en su propia membrana.
- Empaquetado en cisternas de grupos de viriones, lo cual representa la fase de maduración del virus.

La enfermedad provocada por el TSWV presenta una serie de características que hacen de ella una enfermedad muy compleja, como son:

- El virus es muy polífago.
- La partícula viral presenta una gran complejidad, existiendo varias razas del virus, cada una de las cuales puede recombinarse formando razas híbridas.
- La infección con TSWV causa una amplia variedad de síntomas diferentes, tales como necrosis, clorosis, enaciones, atrofiados y lesiones locales, dependiendo estos de la especie de planta atacada y del aislado del virus.

Tanto los factores genéticos como los ambientales parecen afectar la susceptibilidad del hospedero y la severidad de los síntomas inducidos (Franki *et al.*, 1985).

Debido a que en la naturaleza, la transmisión es mediante thrips, y teniendo en cuenta las características biológicas, ecológicas y poblacionales del vector, el control de la transmisión de la enfermedad resulta muy complicado.

1.3 Importancia Económica

El impacto económico del TSWV es enorme, debido sobre todo a su amplia distribución geográfica, su amplio rango de plantas hospederas y sus devastadores efectos sobre las plantas infectadas.

Entre los cultivos de importancia económica para los que se han publicado pérdidas considerables en sus producciones se destacan: tomate, papa, tabaco, cacahuete, pimiento, lechuga, papaya, piña, y plantas ornamentales (crisantemo, ageratum, dalia e impatiens, entre otras) (Von der. Pahlen, 1970).

En EE.UU el binomio F. occidentalis/TSWV está considerado el problema número uno en horticultura, particularmente en las regiones cálidas. Así, por ejemplo, en California provoca considerables daños en tomate, lechuga y pimiento; también produce daños en Hawai. En Brasil las pérdidas de producción se cifran entre el 49 y el 69% (Boiteaux *et al.*, 1993).

En Argentina, el TSWV está ampliamente difundido en la mayor parte de las regiones donde se cultiva tomate. En Europa, al igual que en EE.UU el binomio F. occidentalis también está considerado como el problema más grave en horticultura, llegando a destruir por completo cultivos de tomate, pimiento, crisantemo, lechuga, habas, y otros (Von der. Pahlen, 1970).

En la zona mediterránea española se han registrado daños arrasadores en tomate, pimiento y lechuga, así como pérdidas de consideración en berenjena, apio, melón, judía, col y otros tantos cultivos (Jordá y Osca, 1991).

1.4 Cepas o Razas

Se distinguen seis razas las que se denominan A, B, C1, C2, D y E, en función de los síntomas observados en tres especies de plantas hospederas diferenciales. Se apunta también la posibilidad de encontrar varias razas en un solo hospedero y la posibilidad de que estas razas se recombinen entre sí para originar otras nuevas. Este tipo de estudio no ha tenido continuidad, y por ello están en falta otros descriptores que ayuden en las clasificaciones (Norris, 1946).

Las clasificaciones posteriores de diversos aislados del virus, se han hecho en base a sus diferentes comportamientos serológicos con la técnica ELISA (Wang y Gonzalvez, 1990; De Ávila *et al.*, 1990), para lo que se han utilizados antisueros policlonales, contra proteínas de membrana y contra la nucleoproteína, estableciéndose 3 grupos (I, II y III). Actualmente se reserva el nombre de TSWV para los del serogrupo I.

Estudios más recientes, llevados a cabo aplicando la técnica PCR, han puesto de manifiesto que en campo existen patotipos con diferente comportamiento biológico y bioquímico aunque serológicamente no se distinguen, hecho este que pone de manifiesto la enorme variabilidad del virus (Jordá *et al.*, 1993).

1.5 Trasmisión

La transmisión del virus es principalmente mediante vectores en condiciones naturales (anexo 4). En el laboratorio el TSWV se puede transmitir por medio de inoculaciones mecánicas de savia (Lacasa *et al.*, 1994), pero en campo las transmisiones mecánicas no se dan.

Se ha comprobado que existen 7 especies (Hobbs *et al.*, 1993) con capacidad de transmitir el virus:

- *Frankliniella occidentalis* Pergande.
- *Frankliniella schultzei* Trybom
- *Thrips tabaci* Lindeman.
- *Frankliniella fusca* Hinds.
- *Thrips palmi* Karny.
- *Thrips setosus* Moulton.
- *Scirtothrips dorsalis* Hood.

De estas siete especies, las cuatro primeras tienen más importancia en la diseminación del virus en condiciones naturales. Las zonas fundamentales de incidencia de los vectores son: (Hobbs *et al.*, 1993).

- *F. occidentalis*: se ha citado como vector del TSWV, sobre todo en América del Norte, de donde es originario, y también en Europa Occidental, donde se extendió más tarde. Su área de influencia también abarca varios países de América Central y del Sur y no se descarta en otras zonas.
- *F. schultzei*: transmite el TSWV fundamentalmente en países del hemisferio sur: África Subsahariana, Subcontinente indio, Sudeste de Asia, Australia, Islas del Pacífico y, sobre todo, Sudáfrica.
- *F. fusca*: se ha citado como vector en Norteamérica y Canadá.
- *T. tabaci*: transmite el virus en zonas templadas, desde Canadá y Europa hasta Nueva Zelanda.

En cada zona, la eficiencia en la transmisión del virus dependerá de las especies de tisanópteros vectores, de sus ecotipos y forma biológica, así como de la interacción de los vectores con el virus presente en dicha zona.

La transmisión es del tipo persistente circulativo, con replicación del virus dentro del insecto. Las larvas al alimentarse de tejidos vegetales infectados absorben las partículas virales; las cuales pasan del intestino a la cavidad bucal donde se replican (Wijkamp *et al.*, 1993), siendo inyectadas en otro tejido vegetal cuando el insecto vuelve a alimentarse. El tiempo transcurrido entre la adquisición de las partículas virales y su llegada a las glándulas salivares suele ser superior al que precisa la larva para alcanzar la ninfosis por lo que, en campo, los

adultos presentan una mayor capacidad de transmisión (Sakimura, 1962).

Se ha observado que las hembras adultas contaminadas no transmiten el virus a su descendencia y que los adultos, aunque absorban las partículas virales al alimentarse de tejidos contaminados, no son capaces de transmitirlos, porque tienen una barrera en el intestino medio que impide que las partículas virales tengan acceso a las glándulas salivares del insecto (Wijkamp *et al.*, 1993).

1.6 Sintomatología

Los síntomas típicos de la presencia del TSWV son: (Comav, 2004).

- En las hojas del brote pueden presentarse anillos que suelen ser necróticos y fuertes líneas sinuosas como un arabesco de dibujos geométricos de color más claro o amarillo sobre el fondo verde de la hoja. Estos síntomas, que pueden ir asociados también a infecciones por CMV o BRWV, no siempre se presentan. En ocasiones puede verse un cierto amarillamiento del brote, poco específico y necrosis apical (anexo 2).
- Los frutos presentan manchas redondas de color verde, amarillo o tono más claro sobre el fondo rojo del fruto maduro y, en ocasiones, estas manchas tienen forma de anillos concéntricos con posible abullonado (anexo 3).
- La manifestación de síntomas, como en otras virosis, está condicionada por diversos factores, entre los que se destacan:
 1. Variedad dentro de la especie.
 2. Condiciones ambientales como luminosidad, humedad, y sobre todo, temperatura. Así, puede ocurrir que haya plantas infectadas que no muestren síntomas si las condiciones ambientales no son las adecuadas, o bien, que los síntomas sean diferentes en función de las condiciones ambientales.
 3. Estadio de desarrollo fisiológico de la planta infectada. Cuanto más pequeña sea la planta, más daños produce la enfermedad y los síntomas pueden ser más agudos. El nivel de nutrición de la planta infectada también condiciona los síntomas, distorsionando su expresión normal.

4. Aislado o raza del virus. Algunos aislados provocan daños muy severos, mientras que otros son menos dañinos.

1.7 Identificación y diagnóstico

Varias son las técnicas que pueden utilizarse para diagnosticar la presencia de TSWV en plantas infectadas. Entre ellas se encuentran:

- a) Transmisión mecánica a plantas testigo seleccionadas:** Por ejemplo *Petunia hybrida* Vilm, se encuentra entre las plantas testigo más ampliamente utilizadas, ya que dos días después de la inoculación con TSWV muestra pequeñas lesiones locales marrones o negras características. (Francki y Hatta, 1981).
- b) Microscopía electrónica:** Alternativamente, el virus puede ser identificado por microscopía electrónica, gracias a su morfología y a las inclusiones citoplasmáticas asociadas a la infección. Este tipo de estudios puede completarse con el uso de anticuerpos marcados con oro coloidal, los cuales proporcionan una confirmación de la identificación de las partículas virales, tanto en extracto de savia como en secciones delgadas de tejido vegetal (Kitajima *et al.*, 1992). No obstante, el uso de la microscopía electrónica para la detección y diagnóstico se ve restringido por el tiempo que consume y el pequeño número de muestras que pueden ser examinadas.
- c) Transmisión por thrips:** La transmisión del virus mediante thrips es una característica muy particular de este virus que puede ser utilizada para identificarlo. Aunque, el manejo de estos pequeños y frágiles insectos plantea una serie de dificultades de tipo práctico que también restringe su uso como método de diagnóstico (Jordá, *et al.*, 1993).
- d) Serología:** En la actualidad, el método más utilizado para diagnosticar las infecciones con TSWV es el de las pruebas serológicas mediante la técnica ELISA (Gonsalves y Trujillo, 1986; Huguenot *et al.*, 1990; Wang y Gonsalves, 1990; De Avila, 1992). Este método es cómodo, rápido, fácil de usar y además permite examinar un número elevado de muestras.
- e) Otras técnicas:** También tienen aplicación en la diagnosis otras técnicas, tales como las transferencias de tejido fresco a membrana (Hsv y Lawson, 1991), hibridación con cDna o con ribopruebas (Huguenot *et al.*, 1990; Germán y Hu, 1990) y la reacción en cadena de la polimerasa (PCR), pero no están amplia-

mente difundidos aún en la identificación y diagnóstico del TSWV.

1.8 Mejora Genética

En pimiento no existen variedades cultivadas resistentes, por lo que hay que ir a buscar resistencia necesariamente a otras especies lo cual complica y alarga los planes de mejora (Comav, 2004).

Han sido descritas diversas accesiones resistentes en *C. Chinense* con control genético monogénico dominante (Black *et al.*, 1991), por lo que su utilización será de fácil manejo. No obstante, esta resistencia parece ser específica de raza (Boiteaux *et al.*, 1993; Jordá *et al.*, 1994). También se ha encontrado resistencia en *C. Frutescens* y *C. Pubescens* (Diez *et al.*, 1993; Nuez *et al.*, 1994), en *C. Baccatum* (Gil Ortega, 1993) y se tienen indicios de que puede haberla en *C. Chacoense* (Nuez *et al.*, 1994), pero por el momento no se ha determinado el determinismo genético de la misma.

Recientemente, Boiteaux *et al.* (1993) han encontrado resistencia de campo al TSWV en dos líneas de *C. Baccatum* var. *Pendulum* y afirman que esta resistencia está basada en un mecanismo de no preferencia del vector por la planta, ya que estas mismas líneas cuando se inoculan artificialmente son muy sensibles al TSWV.

Mediante ingeniería genética se han conseguido obtener plantas transgénicas de tabaco que codifican elevadas cantidades de la proteína nucleocápsido (N) del TSWV de modo que cuando estas plantas son infectadas por ciertos aislados del virus se produce un aborto de la infección (Comav, 2004).

El mecanismo por el cual se produce este aborto de la infección no es bien conocido, aunque se piensa que puede deberse a que el proceso de transcripción quede bloqueado, debido a que la elevada cantidad de proteínas N libre en el citoplasma celular provocaría el paso de la polimerasa viral del modo de actuación transcritivo al replicativo (Pang *et al.*, 1993). No obstante, no parece fácil incorporar este tipo de resistencia en pimiento, entre otras cosas porque es complicado regenerar plantas enteras a partir de cultivos celulares. Otras estrategias basadas en ARN antisentido, satélites, moléculas defectivas de interferencia, secuencias génicas no estructurales y secuencias de codificación de proteínas de nucleocápsido intraducibles están siendo aplicadas al tabaco y tomate, sin que hasta el presente hayan incidido sobre la mejora del pimiento (Comav, 2004).

Dentro del género *Capsicum* se ha encontrado resistencia genética al TSWV en la especie *C. chinense*. Hay algunas evidencias muy recientes que dentro de la especie *C. frutescens* existe también resistencia a este virus. La resistencia encontrada en *C. Chinense* es monogénica dominante, el gen ha sido denominado con las siglas SW. Esta resistencia no ha mostrado una buena estabilidad, y ha sido superada por diversos patotipos del virus. Se continúa trabajando en la búsqueda de otras fuentes, tanto dentro de esta especie, como en otras especies afines (Comav, 2004).

1.9 Control de la enfermedad

Existen una serie de medidas culturales que, aunque por sí solas no son capaces de controlar la enfermedad, pueden disminuir su incidencia al retrasar su aparición y frenar su expansión. (Folf, 2004). Entre ellas se encuentran:

a) Disminución de las fuentes de inóculo:

La principal fuente de inóculo de TSWV la constituyen cultivos infectados en parcelas próximas. Por ello, se recomienda eliminar totalmente los restos del cultivo anterior. No se debe abandonar el cultivo cuando la infección lo hace inviable, pues en este caso resulta un foco de infección muy grande. En estos casos, hay que tratar contra thrips antes de eliminar el material vegetal. En los cultivos que se detecten algunas plantas infectadas se deben de eliminar, ya que la producción de calidad comercial que se obtenga de ellas será escasa y, sin embargo, actuarán como foco de infección para el resto de las plantas de la parcela. (Folf, 2004).

b) Control de la transmisión:

El control del vector presenta mayores dificultades al aire libre que en invernadero, debido a que las parcelas al aire libre son sistemas abiertos en los que existe un movimiento continuo de este insecto, mientras que en los invernaderos el acceso de los thrips puede restringirse más. Los métodos de control con tratamientos químicos pueden aplicarse en ambos tipos de cultivo. Sin embargo, los métodos físicos o biológicos de control del vector solamente pueden ser útiles en cultivo en invernadero (Folf, 2004; Usuarios, 2004).

b.1) Tratamientos químicos:

En el caso de los thrips transmisores de TSWV, la utilización de insecticidas se ha mostrado poco eficaz, por una parte, por ser las poblaciones del vector poco sensibles a estos productos y, además, por su localización en

lugares escondidos en las plantas. Esto provoca la utilización excesiva de productos químicos, lo que conlleva un incremento de gastos de cultivo y el peligro de residuos en el fruto. Se ha observado que las aplicaciones químicas han dado respuestas satisfactorias en cultivos protegidos, sobre todo en el control del insecto y los daños que puede ocasionar como plaga, no así en cultivo al aire libre o en cuanto al control de la transmisión del virus. Además, se ha descrito la aparición en los thrips de resistencias a insecticidas. Entre las materias activas que vienen utilizándose contra estos tisanópteros se destacan: fenitrotion, fosfolan, cipermetrina y deltametrina. También suelen emplearse malation, dimetoato, fenvalerato y naled; sin embargo, estas materias activas deben usarse con precaución y bajo asesoramiento técnico, pues pueden reducir la población de enemigos naturales de los thrips (Inforjardín, 2004; Roselló, 2004; Usuarios, 2004).

b.2) Medios físicos:

La utilización de mallas finas en puertas y ventanas en los invernaderos parece ser una buena solución en este tipo de cultivo, puesto que al dificultar las contaminaciones precoces del cultivo por los thrips disminuye la incidencia de la enfermedad. Una modificación de este sistema, también con muy buenos resultados, es el cultivo bajo malla, creándose en su interior un microclima que favorece el desarrollo óptimo de la vegetación al abrigo de insectos, aunque cuando aparece la enfermedad su incidencia tiene mayores repercusiones que cuando el cultivo se realiza bajo plástico. También resulta interesante la utilización de placas pegajosas azules o amarillas para detectar precozmente la presencia del thrips en los invernaderos, lo cual permitirá adoptar medidas de control rápidamente (Inforjardín, 2004; Roselló, 2004).

b.3) Control biológico.

La mayoría de los trabajos de control biológico de thrips se han llevado a cabo utilizando dos tipos de depredadores no específicos, ácaros Fitoseidos del género *Amblyseius* y antocóridos del género *Orius*. Sin embargo, los resultados obtenidos introduciendo estos depredadores en cultivos protegidos de tomate indican que, para mantener la enfermedad por debajo de niveles aceptables, es necesario combinar la lucha biológica con la aplicación de productos específicos compatibles con los enemigos naturales, por lo que las expectativas de futuro de este método de control no son muy esperanzadoras.

Por otro lado, es interesante resaltar que, desde el punto de vista del control biológico, la eliminación de las malas hierbas próximas al cultivo cuando éstas son grandes y con flores es contraproducente, ya que provoca la migración de los thrips adultos al cultivo y se eliminan también los enemigos naturales presentes (Folf , 2004; Usuarios, 2004).

2. Investigaciones realizadas de este tema en nuestro instituto.

Debido a la importancia que tiene la preparación para contrarrestar los daños que pueda causar este virus en el cultivo del pimiento cuando arribe a nuestro país, desde hace tres años se comenzó un trabajo de investigación con vistas a obtener cultivares con resistencia al mismo. Primeramente se colectaron dos líneas que contaban con el gen SW, el cual le confiere resistencia a este virus. Posteriormente se comenzaron a realizar cruzamientos para la obtención de híbridos F1 y en la actualidad contamos con seis híbridos cubanos que comenzarán a validarse en los sistemas de cultivo protegido del país en el segundo semestre del año 2005.

Conclusiones

La presencia de este virus en el Caribe ha motivado la investigación de fuentes de resistencia en el pimiento. Esta investigación ha relevado una gran diversidad de razas y severidad de los síntomas. Debido a la gran cantidad de hospederos que tiene éste virus se hace necesario encaminar las futuras investigaciones con vistas a lograr material resistente, pues es la única alternativa factible para contrarrestarla. Ha sido identificado el determinismo genético de éste virus, lo cual asegura la resistencia comprobada en cada una de las líneas, ya que la misma es monogénica dominante regida por el gen SW **i**

Rererencias Bibliográficas

1. BLACK LL.; HOBBS H. A. AND GATTI J. M. JR
1991. Tomato Spotted Wilt virus resistance in Capsicum chinense PI 152225 and PI 159236 Plant Disease 75: 863.
2. BOITEUX, L.S.; NAGATA, T.; DUTRA, W.P.; FONSECA, M.E.N.
1993. Sources for resistance to tomato spotted wilt virus (TSWV) in cultivated and wild species of Capsicum. Euphytica 67: 89-94.
3. COMAV.

2004. “Síntomas en frutos de pimientos producidos por TSWV. Síntomas en planta de pimiento producidos por TSWV. MEJORA GENETICA DE LA RESISTENCIA al virus del Bronceado del tomate. On line [<http://www.comav.upv.es/tswvpimiento.html>.]
4. DE AVILA, A. C.
1992. Diversity of tospoviruses. Wageningen Agricultural University, Wageningen (Holanda). Ph D. Thesis.-- 20-30. p.
5. DIEZ, M. J.; NUEZ, F.; JORDÁ, C.; JUÁREZ, M.; ORTEGA, A.
1993. Búsqueda de fuentes de resistencia al virus del bronceado Tomato Spotted Wilt virus) para la mejora del tomate y del pimiento. Actas de Horticultura, 10 (2): 1286-1291.
6. FRANCKI, R. I. B.; HATTA, T.
1981. Tomato spotted wilt virus. In: Kurstak, E. (ed). Handbook of plant virus infections and comparative diagnosis. North Holland Biomedical Press. 491-512.
7. FRANCKI, R. I. B.; MILNE, R. G.; HATTA, T.
1985. Atlas of Plants Viruses. CRC Press. Boca Raton, Florida, EEUU.—65p.
8. FOLF.
2004. “Enfermedad virosa. Importante en producciones de tomate y pimiento.” On line [<http://www.folf.puc.el/extensión/agroforuc>.]
9. GIL ORTEGA, R.
1993. Resistencia a virus en pimiento. Phytoma España 50: 53-58
10. GONSALVES, D. Y TRUJILLO, E. E.
1986. Tomato spotted wilt virus in papaya and detection of the virus by ELISA. Plant Dis. 70: 501-506.
11. HOBBS, H. A.; BLACK, LL.; STORY, R. N.; VIVERDE, R. A.; BOND, W.P. GATTI, J. M. JR.; SCHAEFFER, D. O.; JOHNSON, R. R.
1993. Transmission of tomato Spotted Wilt virus from pepper and three weed host by Frankliniella fusca. Plant Dis. 77: 797-799.
12. HUGUENOT, C.; VAN DEN DOBBLESTEEN, G.; DE HAAN, P.; WAGEMAKERS, C.A.M.; DROST, G. A.; OSTENHAUS, A.D.M.E.; PETERS, D.
1990. Detection of tomato Spotted Wilt virus using monoclonal antibodies and riboprobes. Archives of Virology 110: 47-62.
13. IE, T. S.

1970. Tomato Spotted Wilt virus. CMI/AAB Descr. Of Plant Viruses. 39p.
14. INFOJARDÍN.
2004. "Pimiento: plagas y enfermedades". On line [http://www.infojardín.com/huerto/Fichas/pimiento-problemas-htm-49k.]
15. JORDÁ, D. Y OSCA, J. M.
1991. Un nuevo virus en España: El TSWV. Estudios de Fitopatología. Sociedad Española de Fitopatología. Ed. Consejería de Agricultura, Industria y Comercio de Bodajoy: p. 35-40.
16. JORDÁ, C., LACASA, A.; COSTA, J.; DíEZ, M. J.; NUEZ, F.
1993. Situación actual del Tswv en España. Hortofruticultura 6: 39-42.
17. KITAJIMA, E. W.; RESENDE, R. DE O.; DEAVILA, A. C.; GOLDBACH, R. W.; PETERS, D.
1992. Immuno-electron microscopical detection of tomato Spotted Wilt virus and its nucleocapsids in crude plant extracts. Journal of Virological Methods 38: 313-322.
18. LACASA, A.; CONTRERAS, J.; JORDÁ, C.; DíEZ, M. J.; ROSELLÓ, S.; CATALÁ, M. S.; COSTA, J.; NUEZ, F.
1994. Screening of resistant materials of Lycopersicon spp. To TSWV by means of thrips transmission. T: G: C. Report 44: 16-19.
19. MATTHEWS, R. E. F.
1981. Plant Virology, Academic Press, London. – 215p.
20. NORRIS, D. O.
1946. The strain complex and symptom development of tomato spotted wilt virus. Bulletin of the Australian Council of Science and Industrial Research. 202.
21. NUEZ, F., DíEZ, M. J.; ROSELLÓ, S.; LACASA, A.; JORDÁ, C.; MARTÍN, M.; COSTA, J.
1994. Genetic resistance to TSWV (tomato spotted wilt virus) in Capsicum spp. Capsicum and Eggplant Newsletter 13: 86-87.
22. PANG, S.; SHIGHTOM; GONSOLVES, D.
1993. Different mechanism protect transgenic tobacco against tomato spotted wilt virus and impatiens necrotic spot tospoviruses. Bio/Technology Vol 11 julio: 819-824.
23. SAKIMURA, K.
1962. The present status of thrips-borne viruses. In: "Maramorosh, K. (Ed). Biological transmission of disease agents. New york: Academic Press", 33-40.
24. STEVENS, W.A.
1983. Virology of Flowering Plants. Thomson Litho. Ltd.; East Kilbride, Scotland.
25. TERRALIA.
2004. "Tospovirus". On line [http://www.terralia.com/revista22/pág66.asp.]
26. USUARIOS.
2004. "Plagas". On line [http://www.usuarios.Lycos.es.]
27. VON DER PAHLEN, A.
1970. Herencia de la resistencia del tomate (w. Platense) a la peste negra. Rev. De Investigación, Agr. 7(3): 129-134.
28. WANG, M.; GONSALVES, D.
1990. ELISA detection of various tomato spotted wilt virus isolates using specific antisera to structural proteins of the virus. Plant Disease. 74: 154-158.
29. WILJKAMP, I.; LENT, J. VAN; KORMELINK, R.; GOLDBACH, R.; PETERS, D.
1993. Multiplication of tomato spotted wilt virus in its insect vector Frankliniella occidentalis. J. Gen. Virol. 74: 341-349.

Rosaura Contreras Salatti,
Tomás L. Depestre Manso
y Yaritza Rodríguez

"Instituto de Investigaciones Hortícolas "Liliana Dimitrova".