

VIRUS DE PLANTAS

Carlos M. Trujillo y Jorge E. Ossa L.

El conocimiento sobre las enfermedades virales de las plantas sólo empezó a concretarse a finales del siglo XIX; sin embargo, desde mucho antes existían registros pictóricos y literarios de tales enfermedades. En Inglaterra en 1576, se escribió un tratado de botánica en el que se mencionaban los cambios en los patrones de coloración, como rayas blancas y colores encendidos, en los pétalos de los tulipanes; estas características hacían parecer a las plantas afectadas como variedades exóticas, lo cual incrementaba enormemente su valor entre los coleccionistas. A esta moda se le dio el nombre de tulipanomanía.

Doscientos cincuenta años más tarde se demostró que estas variaciones eran el efecto de una infección viral. Como dato adicional a lo mencionado en el primer capítulo sobre la historia de la Virología, se pueden mencionar los experimentos realizados en 1675, con la intención de transferir a las plantas de tulipanes monocromáticos, aquellas características especiales mediante el uso de injertos; lo cual representó, sin que ello fuera el propósito, el primer intento de infección experimental en enfermedades virales y quizás un intento de terapia génica o mejoramiento molecular. Desde entonces, la virología vegetal ha contribuido al desarrollo de la biología en general, especialmente al conocimiento de la estructura y función de macromoléculas como los ácidos nucleicos y las proteínas.

Los virus de plantas tienen ventajas para el experimentador, porque se multiplican fácilmente, pueden ser purificados en grandes cantidades y no ofrecen riesgos para la salud humana. Otra ventaja importante es que poseen ácidos nucleicos y proteínas relativamente más simples que los homólogos de los virus de animales, de tal manera que cualquier correlación entre estructura y función puede ser más fácilmente comprendida.

Biogénesis

Características

Al igual que los virus de animales, los de vegetales pueden ser envueltos o desnudos (sin envoltura). De la misma manera, el ácido nucleico puede ser RNA o DNA, de cadena simple (ss) o doble (ds).

El tamaño y la forma de las partículas de virus de plantas varían considerablemente entre los diferentes grupos; por ejemplo, todos los virus alargados tienen simetría helicoidal, pero algunos tienen forma de varilla rígida de aproximadamente 300 x 16 nm, mientras que otros son filamentos flexibles de 10 a 12 nm de diámetro y 500 a 2000 nm de longitud. Otros son isométricos y tienen simetría icosaédrica, con diámetros entre 17 y 75 nm, y finalmente están los que tienen forma de bala o baciliformes como prefieren describirlos otros autores. La mayoría de los virus de plantas son ssRNA desnudos, sin que hasta el momento se haya podido encontrar virus dsDNA envueltos.

El porcentaje de ácido nucleico en virus alargados es de 5% y de 15 a 45% en virus isométricos. La mayoría de los virus de plantas tienen un ácido nucleico con un peso aproximado de 2 a 3X10⁶ daltons.

Algunos virus tienen su genoma dividido o multipartito; es decir, son dos o más partículas de la misma forma pero de diferente tamaño. Por ejemplo, los Tobravirus poseen dos partículas, una larga que contiene un RNA grande y una corta con un RNA pequeño. Cada partícula cumple una función determinada: la información del RNA de la mayor es responsable de la infectividad del virus, mientras que el ácido nucleico de la partícula menor contiene la información necesaria para la producción de la cápside.

Clasificación

Desde hace muchos años la virología ha tratado de unificar los criterios para la clasificación de los virus, tanto de animales como de plantas. Uno de esos intentos se realizó en México en 1970 por parte del Comité Internacional para la Taxonomía de los Virus (I.C.T.V), donde se aprobó la primera clasificación. Dieciséis taxa designados como grupo, fueron reconocidos entre los virus que afectan plantas. Aunque los estudiosos de los virus de animales se dieron a la tarea de desarrollar un sistema basado en familia y género, los virólogos de plantas han seguido adheridos a la noción de grupo.

Sin embargo, con el reconocimiento de que por lo menos tres familias de virus de vertebrados tienen representantes entre los virus que afectan a las plantas (Rhabdoviridae, Reoviridae y Bunyaviridae), el concepto de la unidad en la virología se ha visto reforzado y ahora se propone reemplazar la clasificación de grupo por familia y género para todos los virus.

La clasificación aprobada actualmente por parte del I.C.T.V. (Sexto informe, 1995) incluye: un orden, los mononegavirales al que pertenece la familia Rhabdoviridae; 12 familias, las cuales presentan 32 géneros; y existen 16 géneros más que esperan la adscripción a familias (ver tabla). Se han clasificado y aprobado aproximadamente 475 virus dentro de las 12 familias y los 48 géneros, pero faltan otros 322 agentes por clasificar. De esta manera, se han descrito un total de 797 agentes virales de plantas hasta el presente.

Tabla. Listado de las 12 familias y 48 géneros aprobados por el I.C.T.V., de acuerdo con la morfología y el tipo de ácido nucleico.

Caracterización	Familias y géneros	Número de miembros	Número de probables o posibles miembros	Total
ds DNA, no envuelto				
	F. Caulimoviridae			
	• G. Badnavirus	10	4	14
	• G. Caulimovirus	11	6	17
ss DNA, no envuelto				
	F. Geminiviridae			
	• G. Mastrevirus	11	2	13
	• G. Curtovirus	1	2	3
	• G. Begomovirus	49	9	58
ds RNA, no envuelto				
Genoma monopartita, partícula isométrica	F. Reoviridae			
	• G. Fijivirus	5	0	5
	• G. Phytoreovirus	3	0	3
	• G. Oryzavirus	2	0	2
Genoma bipartita	F. Partitiviridae			
	• G. Alphacryptovirus	16	10	26
	• G. Betacryptovirus	4	1	5
ss RNA(-), envuelto				
	F. Rhabdoviridae		61	61
	• G. Cytorhabdovirus	8	0	8
	• G. Nucleorhabdovirus	8	0	8
	F. Bunyaviridae			
	• G. Tospovirus	2	0	2

continuación tabla

Caracterización	Familias y géneros	Número de miembros	Número de probables o posibles miembros	Total
ss RNA(-), no envuelto				
Genoma cuadripartita	FAMILIA???			
	• G. Tenuivirus	4	3	7
ss RNA(+), no envuelto				
Partícula isométrica, genoma monopartita	F. Sequiviridae			
	• G. Sequivirus	3	0	3
	• G. Waikavirus	3	0	3
	F. Tombusviridae			
	• G. Carmovirus	12	7	19
	• G. Dianthovirus	3	1	4
	• G. Machlomovirus	1	0	1
	• G. Necrovirus	2	2	4
	• G. Tombusvirus	13	0	13
	• G. Luteovirus	16	14	30
	• G. Marafivirus	3	0	3
	• G. Sobemovirus	10	6	16
	• G. Tymovirus	18	1	19
	• G. Umbravirus	5	4	9
	Genoma bipartita	F. Comoviridae		
• G. Comovirus		15	0	15
• G. Fabavirus		3	0	3
• G. Nepovirus		28	8	36
• G. Enamovirus		1	0	1
• G. Idaeovirus		1	0	1
Genoma tripartita	F. Bromoviridae			
	• G. Bromovirus	6	0	6
	• G. Cucumovirus	3	0	3
	• G. Ilarvirus	18	0	18

continuación tabla

Caracterización	Familias y géneros	Número de miembros	Número de probables o posibles miembros	Total
Genoma cuadripartita	• G. Alfamovirus	1	0	1
En forma de varilla	•F. Closteroviridae		1	1
Genoma monopartita	•G. Closterovirus	6	19	25
	•G. Crinivirus	6	0	6
	F. Potyviridae		4	4
	•G. Bymovirus	5	0	5
	•G. Potyvirus	75	93	168
	•G. Rymovirus	5	2	7
	•G. Capillovirus	3	1	4
	•G. Carlavirus	29	31	60
	•G. Potexvirus	20	20	40
	•G. Tobamovirus	13	2	15
	•G. Trichovirus	2	3	5
Genoma bipartita	•G. Furovirus	5	5	10
	•G. Tobravirus	3	0	3
Genoma tripartita	•G. Hordeivirus	4	0	4
TOTAL		475	322	797

Transmisión

Para dispersarse, los virus de plantas utilizan varias estrategias:

- Transmisión mecánica. Esta es posible si existe una herida previa en la planta y si ocurre el contacto entre las células del huésped y el material infectado.
- Transmisión vegetativa. Cuando para la propagación se utilizan tubérculos, rizomas, bulbos o brotes que provienen de plantas madres infectadas, igualmente cuando se hacen injertos con material infectado. Este último mecanismo es importante experimentalmente, ya que se pueden propagar virus que no se transmiten mecánicamente o cuyos vectores aún se desconocen.
- Transmisión por semillas. En este caso el virus puede ser transmitido de dos formas: por contaminación de las envolturas externas, lo cual se puede

prevenir mediante tratamiento con HCL al 37%; o por contaminación del embrión o endospermo, y en este caso se puede hablar de una transmisión vertical.

- Transmisión por polen. En este caso el polen infectado es transportado por insectos, aves y otros animales polinizadores, por el viento y por el mismo hombre. El efecto epifitotológico de esta forma de transmisión, es la dispersión del agente a grandes distancias.
- Transmisión por vectores. Los insectos son los principales vectores biológicos transmisores de virus de plantas, principalmente los áfidos. Otros menos importantes son los nemátodos que dispersan algunos nepovirus y tobavirus, y los hongos que transmiten algunos virus como el de la necrosis de la remolacha.

Replicación

Al igual que los virus de los animales, los virus de las plantas deben adherirse y penetrar en la célula huésped, luego deben desnudarse de envolturas y cápside, para posteriormente transcribir y replicar el genoma.

Poco se conoce hasta el presente sobre receptores, sobre los mecanismos de penetración de las partículas virales o de los mecanismos de remoción de la envoltura y la cápside. En cuanto a la replicación sí se tiene mayor información y, en términos generales, podemos decir que los virus de las plantas utilizan las mismas estrategias de los virus de los animales, acorde con la naturaleza del ácido nucleico.

Patología y patogénesis de la infección viral en plantas

Después de los hongos, los virus son los principales agentes fitopatógenos que afectan las cosechas en todo el mundo. Se ha calculado que las pérdidas producidas anualmente por enfermedades virales sobrepasan los 15 billones de dólares, tanto en la agricultura como en la horticultura. Algunos virus bajo condiciones apropiadas pueden infectar una planta sin producir ningún signo de enfermedad, mientras que otros pueden llevar a una rápida muerte de la planta. Entre estos extremos se puede producir una amplia variedad de enfermedades.

La infección por virus no siempre causa enfermedad, y cuando esta ocurre, no siempre compromete todos los tejidos de la planta. Se pueden distinguir cinco situaciones en las que la enfermedad puede estar ausente: 1) una infección con una variante atenuada; 2) un huésped tolerante; 3) algunas hojas pueden escapar a la lesión debido a su edad y posición en la planta; y, 4) algunos virus son crípticos, esto es, no producen daños muy evidentes.

En general, los síntomas pueden ser distinguidos como locales o sistémicos. En el primero, las lesiones localizadas se desarrollan cerca al sitio de entrada sobre las hojas, no son de importancia económica, pero son importantes en pruebas biológicas destinadas a la detección, aislamiento, identificación y caracterización del virus. Las células infectadas pueden perder clorofila y otros pigmentos, produciendo una lesión clorótica local, la cual puede ser casi blanca o ligeramente más pálida que el resto de la hoja. En ocasiones, en la interacción huésped-virus, las células infectadas mueren originando una lesión necrótica que puede variar en forma y tamaño, desde áreas punteadas hasta parches necróticos irregulares; en algunos de estos casos podría tratarse de una reacción de hipersensibilidad, que hace parte de los mecanismos de defensa del huésped. También es común encontrar lesiones en forma de anillos, ocasionadas por el amarillamiento del tejido o por la muerte de la capa superficial de células, lo que da la apariencia de arabescos.

Los síntomas sistémicos resultan de la translocación y acumulación del virus en la planta y por ello se presentan lejos de las zonas por donde el virus fue inoculado. Este desplazamiento ocurre a través de los plasmodesmas y para el efecto se requiere de unas proteínas de movimiento que son de origen viral. Los mecanismos involucrados en este movimiento son aún desconocidos, aunque existen evidencias de una modificación del diámetro de los plasmodesmas, ya que normalmente es muy pequeño (3 nm) para permitir el paso de partículas o de ácidos nucleicos virales (con un promedio de 10 nm). Algunos virus como el del mosaico del frijol caupí (CPMV) se mueven como partículas virales completas; otros como el TMV se mueven como genoma no encapsidado.

Las lesiones más comunes en plantas causadas por virus son las siguientes:

Mosaicos: son áreas cloróticas, es decir, donde ha desaparecido parcialmente la clorofila, pero dejando islas de tejido normal. El signo resulta de una reducción en la producción de clorofila o de daño en los cloroplastos.

Amarillamientos: se producen por una pérdida más intensa de la clorofila y por incremento de carotenos y xantofilas; esta lesión puede ser total o parcial y, en algunos casos, el color verde puede ser reemplazado por un amarillo brillante.

Pigmentación anormal: resulta de la producción excesiva de algunas sustancias como la antocianina, que da como resultado una gama de color entre púrpura, rojo o azul; estas variaciones a menudo están asociadas con cambios en la forma de la hoja.

Enanismo: consiste en una reducción en el tamaño de las hojas y en una disminución de la distancia entre los nudos, igualmente hay reducción en el tamaño de las flores, frutos y raíces. Se ha encontrado una relación directa con

cambios en la concentración de las hormonas de crecimiento de la planta afectada.

Detención del crecimiento: es una reducción del tamaño, pero en estas plantas no hay deformación.

Producción de hojas pequeñas: es debido principalmente a la reducción en la tasa de división celular, seguida de una pérdida de clorofila. A esto se asocian algunos cambios de color y tamaño de la planta.

Enrollamiento de las hojas: puede ocurrir hacia arriba o hacia abajo, en ocasiones está acompañada de un cambio en la textura de las hojas, haciéndolas más rígidas y crujientes al empuñarlas, debido a deficiencias metabólicas que inducen acumulación de almidón en las células. El virus del enrollamiento de la hoja de la papa (PLRV) es uno de los causantes de este tipo de alteraciones.

Otros cambios que no quedan cubiertos por las definiciones anteriores son los siguientes:

Las hojas de algunas plantas pierden su forma normal por elongación o ensanchamiento de la lámina, en ocasiones se asocia con engrosamientos u otra deformación de las nervaduras principales. La rugosidad en las hojas es otro síntoma y es debido al crecimiento desproporcionado de las nervaduras y de la lámina. Este síntoma se presenta en todo el follaje. Finalmente, en los frutos, también se presentan alteraciones como deformaciones, fisuras en la superficie, necrosis, además de cambios en el número, tamaño y la calidad.

Al microscopio, en la mayoría de los tejidos infectados, se pueden encontrar alteraciones tales como desorganización y destrucción de organelas, agregados de partículas y de inclusiones; estas últimas están conformadas por partículas virales, organelas del huésped y estructuras proteínicas inducidas por los virus. El tipo de células afectadas depende de la localización del virus o del sitio de replicación.

Existen virus, como los de la familia Reoviridae, que ocasionan la formación de tumores en las plantas, los cuales son semejantes a verrugas. Uno de los más estudiados es el virus WTV (Wound Tumor Virus), el cual infecta sistémicamente la planta. Los tumores aparecen en áreas donde se han producido heridas en hojas, tallos o raíces. El virus también puede causar pequeños tumores internos en el floema de las hojas, tallo y raíces.

Por último, los virus pueden conducir a la debilidad en la estructura de la planta, de tal manera que se hacen incapaces de sostener el follaje.

Se debe tener en cuenta que un gran número de agentes físicos y biológicos, poco relacionados con los virus, pueden causar enfermedades similares a las

de origen viral. Entre ellos los más importantes son: 1) fitoplasmas (anteriormente conocidos como micoplasmas) u otros microorganismos; 2) toxinas producidas por artrópodos; 3) anomalías genéticas; 4) deficiencias nutricionales; y, 5) daño en el metabolismo de hormonas o de otros compuestos.

Los fitoplasmas son tratados aún como agentes virales, ya que las enfermedades que causan fueron consideradas en el pasado como de naturaleza viral. Ahora se sabe que las enfermedades conocidas como "escoba de brujas" y "amarillamiento del Aster" son producidas por estos organismos. Los fitoplasmas parasitan células floemáticas y están constituidos por células pleomórficas rodeadas de una membrana trilaminar, son transmitidos por insectos (saltahojas) y probablemente se reproducen por fisión binaria.

Detección de los virus

El uso de métodos serológicos para la detección de virus se ha venido imponiendo en todos los laboratorios del mundo gracias al conocimiento sobre las proteínas que forman la cubierta o cápside. Desde hace unas décadas atrás, se descubrió que estas proteínas tienen propiedades inmunogénicas y que pueden ser usadas para detectar la presencia de virus.

Uno de los métodos serológicos es la técnica de ELISA, cuya alta sensibilidad permite detectar concentraciones de virus entre 0.1 y 10 ng/ml, logrando desplazar otros métodos convencionales como el de microprecipitación y el de inmunodifusión en gel. De esta manera, la técnica de ELISA puede ser usada para discriminar entre materiales sanos y enfermos (cualitativamente) o para determinar la concentración del virus en las muestras.

Una variante de ELISA es utilizada ampliamente, se le conoce como NCM-ELISA o técnica indirecta, la cual requiere fijar la muestra con el virus que se va a detectar en una membrana de nitrocelulosa (NCM) y agregarle los anticuerpos específicos contra el virus. Posteriormente se determina la presencia del complejo antígeno-anticuerpo, mediante anticuerpos contra los anticuerpos específicos, los cuales han sido marcados con una enzima. Finalmente, luego de unos lavados para eliminar el exceso de anti-anticuerpos que no se unieron, se agrega el sustrato de esta enzima para amplificar la reacción. Uno de los problemas de estas dos técnicas es que requiere el uso de antiseros que no contengan anticuerpos contra las proteínas normales de la planta, los cuales originan reacciones inespecíficas.

Otra técnica que está siendo utilizada para la detección de virus y viroides es el NASH, la cual se basa en la hibridación de ácidos nucleicos. Esta prueba consiste en pegar los ácidos nucleicos (por ejemplo extractos de plantas que con-

tienen virus o viroides) a una membrana de nitrocelulosa, luego esta muestra es incubada con una sonda de DNA o RNA con un marcador que puede o no ser radiactivo, estas sondas son obtenidas a partir de síntesis directa sobre virus purificado o por métodos de DNA recombinante. Luego de la incubación con la sonda marcada y los ácidos nucleicos absorbidos en la membrana, la reacción de hibridación se detecta mediante autorradiografía en caso de emplear una sonda radiactiva, o por el uso de un sustrato enzimático en caso de usar sondas no marcadas.

Prevención y control de las enfermedades

El éxito en el tratamiento de las enfermedades de plantas producidas por virus dependerá de los programas de prevención y control que se implementen en las zonas de cultivos. Además, del conocimiento que se tenga del virus, de la enfermedad y de los factores ecológicos que determinan su prevalencia.

El desarrollo de nuevas tecnologías ha posibilitado la creación de algunas formas de control, como la producción de semilla libre de virus o con una baja proporción de infección y el desarrollo de variedades resistentes.

Las variedades resistentes al ataque por virus es sin duda una de las formas de control más efectivas. Las investigaciones se han dirigido principalmente hacia la hipersensibilidad de la planta (este es un tipo de resistencia en el que el virus queda localizado en el sitio de infección, no hay movimiento hacia células vecinas debido a la necrosis del tejido que le rodea), resistencia a la infección y a la multiplicación, tolerancia o resistencia al vector.

El desarrollo científico en los últimos años ha permitido la introducción de ácidos nucleicos foráneos en células de plantas cultivadas *in vitro* y a su vez se ha obtenido la regeneración de estas células transformadas hasta obtener plantas completas. Estas plantas transformadas se conocen como plantas transgénicas.

Son varios los métodos que hasta el momento han sido utilizados para la introducción de genes foráneos en plantas, uno de ellos es la bacteria *Agrobacterium tumefaciens*, usada rutinariamente como vector. En el contexto de la manipulación genética, el término vector se utiliza para describir un transportador biológico o molecular para introducir y lograr la expresión de la secuencia extraña en la célula receptora.

El uso de estas tecnologías para la resistencia en diferentes organismos fue propuesta por Sanford y Johnston en 1985, quienes fundamentaron la técnica de la introducción de genes modificados de los patógenos, dichos genes podrían conferirle resistencia a la planta contra éstos, al producir una interferencia en su funcionamiento una vez ingresen a ella.

Hasta el momento se han creado plantas transformadas o transgénicas de papa, de maíz, de caña, de tabaco y de otras más con resistencia a virus, mediante la introducción de genes del virus que codifican para la proteína de la cápside (PC), originando una disminución tanto en la acumulación de los virus como en la expresión de los síntomas.

Los mecanismos de resistencia mediados por la PC aún no han sido completamente dilucidados; se sugiere que esta resistencia opera temprano, previniendo el ciclo de replicación del virus, así como la inhibición del movimiento. Igualmente el nivel de resistencia alcanzado es proporcional a la cantidad de PC transgénica expresada por la planta. Es muy posible que existan diversos mecanismos dependientes de los diferentes virus y de los genotipos de las plantas.

Bibliografía

- Mathews REF. Plant virology. 3rd ed. Academic Press Inc. New York. 1991.
- Salazar LF. Los virus de la papa y su control. Centro Internacional de la Papa, Lima, Perú. 1995.
- Trujillo CM. Virosis del enrollamiento de la hoja de la papa. Monografía, Facultad de Medicina, Universidad de Antioquia. 1996.
- Verduin, BJM. Early interactions between viruses and plants. Sem Virol. 3: 423-431. 1992.

Dieciocho años más tarde se demostró que estas variaciones eran el efecto de una infección viral. Como dato adicional a lo mencionado en el primer capítulo sobre la historia de la Virología, se pueden mencionar los experimentos realizados en 1875, con la intención de transferir a las plantas de tulipanes monoclonales, aquellas características especiales mediante el uso de injertos; lo cual representó, sin que ello fuera el propósito, el primer intento de infección experimental en enfermedades virales y quizás un intento de terapia génica o mejoramiento molecular. Desde entonces, la virología vegetal ha contribuido al desarrollo de la biología en general, especialmente al conocimiento de la estructura y función de macromoléculas como los ácidos nucleicos y las proteínas.

Los virus de plantas tienen ventajas para el experimentador, porque se multiplican fácilmente, pueden ser producidos en grandes cantidades y no ofrecen riesgos para la salud humana. Una ventaja importante es que poseen ácidos nucleicos y proteínas relativamente simples que los biólogos de los virus de animales, de tal manera que la comparación entre estructura y función puede ser más fácil.

Hasta el momento se han creado plantas transformadas o transgénicas de manera deliberada y de otras más con resistencia a virus mediante la introducción de genes de virus que codifican para la proteína de la cápsida (por ejemplo una disulfuro isomerasa). En la construcción de las líneas como en la expresión de los genes, la hibridación se detecta mediante autoradiografía en caso de usar marcadores. Los mecanismos de resistencia medidos por la PCR son por lo general de tipo genético, se sugiere que esta resistencia opera por interferencia de la replicación del ciclo de replicación del virus, así como la inhibición del movimiento. Igualmente el nivel de resistencia alcanzado es proporcional a la cantidad de PC transgénica expresada por la planta. Es muy posible que existan diversos mecanismos dependientes de los diferentes virus y de los genotipos de las plantas.

El desarrollo de esta tecnología ha permitido la introducción de genes de resistencia a virus en cultivos de importancia económica. En 1992, se reportó la resistencia a virus de la papaya en la variedad 'Sunset' en la isla de Hawái. En 1995, se reportó la resistencia a virus de la papaya en la variedad 'Sunset' en la isla de Hawái. En 1997, se reportó la resistencia a virus de la papaya en la variedad 'Sunset' en la isla de Hawái. En 1998, se reportó la resistencia a virus de la papaya en la variedad 'Sunset' en la isla de Hawái. En 1999, se reportó la resistencia a virus de la papaya en la variedad 'Sunset' en la isla de Hawái. En 2000, se reportó la resistencia a virus de la papaya en la variedad 'Sunset' en la isla de Hawái. En 2001, se reportó la resistencia a virus de la papaya en la variedad 'Sunset' en la isla de Hawái. En 2002, se reportó la resistencia a virus de la papaya en la variedad 'Sunset' en la isla de Hawái. En 2003, se reportó la resistencia a virus de la papaya en la variedad 'Sunset' en la isla de Hawái. En 2004, se reportó la resistencia a virus de la papaya en la variedad 'Sunset' en la isla de Hawái. En 2005, se reportó la resistencia a virus de la papaya en la variedad 'Sunset' en la isla de Hawái. En 2006, se reportó la resistencia a virus de la papaya en la variedad 'Sunset' en la isla de Hawái. En 2007, se reportó la resistencia a virus de la papaya en la variedad 'Sunset' en la isla de Hawái. En 2008, se reportó la resistencia a virus de la papaya en la variedad 'Sunset' en la isla de Hawái. En 2009, se reportó la resistencia a virus de la papaya en la variedad 'Sunset' en la isla de Hawái. En 2010, se reportó la resistencia a virus de la papaya en la variedad 'Sunset' en la isla de Hawái. En 2011, se reportó la resistencia a virus de la papaya en la variedad 'Sunset' en la isla de Hawái. En 2012, se reportó la resistencia a virus de la papaya en la variedad 'Sunset' en la isla de Hawái. En 2013, se reportó la resistencia a virus de la papaya en la variedad 'Sunset' en la isla de Hawái. En 2014, se reportó la resistencia a virus de la papaya en la variedad 'Sunset' en la isla de Hawái. En 2015, se reportó la resistencia a virus de la papaya en la variedad 'Sunset' en la isla de Hawái. En 2016, se reportó la resistencia a virus de la papaya en la variedad 'Sunset' en la isla de Hawái. En 2017, se reportó la resistencia a virus de la papaya en la variedad 'Sunset' en la isla de Hawái. En 2018, se reportó la resistencia a virus de la papaya en la variedad 'Sunset' en la isla de Hawái. En 2019, se reportó la resistencia a virus de la papaya en la variedad 'Sunset' en la isla de Hawái. En 2020, se reportó la resistencia a virus de la papaya en la variedad 'Sunset' en la isla de Hawái. En 2021, se reportó la resistencia a virus de la papaya en la variedad 'Sunset' en la isla de Hawái. En 2022, se reportó la resistencia a virus de la papaya en la variedad 'Sunset' en la isla de Hawái. En 2023, se reportó la resistencia a virus de la papaya en la variedad 'Sunset' en la isla de Hawái. En 2024, se reportó la resistencia a virus de la papaya en la variedad 'Sunset' en la isla de Hawái. En 2025, se reportó la resistencia a virus de la papaya en la variedad 'Sunset' en la isla de Hawái.

El desarrollo científico en los últimos años ha permitido la introducción de ácidos nucleicos foráneos en células de plantas cultivadas *in vitro* y a su vez se ha obtenido la regeneración de estas células transformadas hasta obtener plantas completas. Estas plantas transformadas se conocen como plantas transgénicas.

Son varios los métodos que hasta el momento han sido utilizados para la introducción de genes foráneos en plantas, uno de ellos es la bacteria *Agrobacterium tumefaciens*, usada rutinariamente como vector. En el contexto de la manipulación genética, el término vector se utiliza para describir un transportador biológico o molecular para introducir y lograr la expresión de la secuencia extraña en la célula receptora.

El uso de estas tecnologías para la resistencia en diferentes organismos fue propuesta por Sanford y Johnston en 1985, quienes fundamentaron la técnica de la introducción de genes de resistencia en plantas. Los genes de resistencia podrían conferir resistencia en su funcionamiento.

Este libro fue impreso
en Ediciones Gráficas Ltda.
en octubre de 2000
Computador: 285 77 55
Medellín - Colombia