



Artículo Científico

Enfermedad emergente en el cultivo de melón asociada a una infección mixta por tres virus transmitidos por mosca blanca en La Comarca Lagunera, México

Ángela Paulina Arce-Leal¹, Edgar Antonio Rodríguez-Negrete¹, Manuel Arturo Méndez-De León¹, Enrique Alejandro Guevara-Rivera¹, Norma Elena Leyva-López¹, Jesús Méndez-Lozano¹. ¹Instituto Politécnico Nacional. CIIDIR-Unidad Sinaloa. Departamento de Biotecnología Agrícola. Bulevar Juan de Dios Bátiz Paredes #250, Colonia San Joaquín. C. P. 81049. Guasave, Sinaloa, México.

***Autor de correspondencia:**

Jesús Méndez Lozano
jmendezlozano@gmail.com

Sección:

Edición periódica

Recibido:

14 Abril, 2026

Aceptado:

20 Julio, 2026

Publicado:

05 Agosto, 2026

Cita:

Arce-Leal AP, Rodríguez-Negrete EA, Méndez-De León MA, Guevara-Rivera EA, Leyva-López NE, et al. 2026. Enfermedad emergente en el cultivo de melón asociada a una infección mixta por tres virus transmitidos por mosca blanca en La Comarca Lagunera, México. Revista Mexicana de Fitopatología 44(3): 130. <https://doi.org/10.18781/R.ME.X.FIT.2604-3>

RESUMEN

Antecedentes/Objetivo. Las cucurbitáceas representan un pilar económico en la agricultura global y nacional. No obstante, su productividad se encuentra amenazada por la incidencia creciente de fitopatologías virales. En este contexto, las coinfecciones por miembros de los géneros *Begomovirus* y *Crinivirus* se han asociado con una exacerbación de la sintomatología y con elevadas tasas de incidencia en los cultivos, originando cuadros de enfermedad emergente. Por lo anterior, el objetivo del presente estudio se centró en identificar y caracterizar molecularmente los begomovirus y crinivirus asociados a una enfermedad emergente en cultivos de melón en un municipio de La Comarca Lagunera, México.

Materiales y Métodos. Se realizó un muestreo dirigido de nueve plantas de melón que manifestaban síntomas como clorosis intervenal severa, moteado, mosaicos amarillos y deformación de frutos. Para la detección viral, se llevó a cabo una extracción de ADN con CTAB al 3 % y de ARN con el reactivo TRIzol. La detección de begomovirus y crinivirus se realizó mediante PCR y RT-PCR con cebadores específicos. Los genomas completos de los begomovirus se enriquecieron mediante la amplificación de círculo rodante (RCA). Para crinivirus se generaron amplicones del ORF de la proteína de la cápside (CP) mediante RT-PCR. Posteriormente, los genomas y los amplicones de la CP se clonaron y secuenciaron para realizar análisis filogenéticos y evolutivos.

Resultados. La identificación molecular reveló prevalencia de infecciones mixtas en siete de nueve muestras, compuestas por dos especies de begomovirus, cucurbit leaf crumple virus (CuLCrV, *Begomovirus cucurbitae*) y watermelon chlorotic stunt virus (WmCSV, *Begomovirus citrulli*), y el crinivirus cucurbit yellow stunting disorder virus (CYSDV, *Crinivirus cucurbitae*). Los análisis genómicos confirmaron que CuLCrV y WmCSV poseen arquitecturas genómicas típicas de begomovirus. Se observó una divergencia significativa en *loci* específicos (gen C4 de CuLCrV, gen NSP de WmCSV, así como en las regiones intergénicas del ADN-B de ambas especies), lo que sugiere que podrían estar involucrados en procesos de adaptación evolutiva. Filogenéticamente, aunque el aislado de CuLCrV mostró cercanía con aislados de Arizona y Sonora, este se ubicó en un clado distinto de los previamente reportados en la región, lo que indica una trayectoria evolutiva independiente. Por otro lado, el análisis filogenético a partir de la secuencia nucleotídica del gen de la proteína de cápside (CP) de CYSDV reveló una estrecha relación con aislados previamente reportados en Jordania y en México.

Conclusión. Este estudio constituye el primer reporte en México sobre una enfermedad asociada a la coinfección de WmCSV, CuLCrV y CYSDV en cucurbitáceas. Los hallazgos subrayan la complejidad de las enfermedades emergentes y resaltan la importancia de fortalecer la vigilancia epidemiológica molecular para mitigar el impacto de estas infecciones mixtas en la agricultura nacional.

Palabras clave: Cucurbitáceas, Begomovirus, Crinivirus, Infecciones mixtas



INTRODUCCIÓN

Las cucurbitáceas (familia *Cucurbitaceae*) se encuentran entre los cultivos hortícolas más importantes a nivel mundial y las especies de mayor relevancia económica incluyen el pepino (*Cucumis sativus*), la calabaza (*Cucurbita pepo*), el melón (*Cucumis melo*) y la sandía (*Citrullus lanatus*) (Radouane *et al.*, 2021). El cultivo y la producción de cucurbitáceas en México son de gran importancia socioeconómica, ya que generan numerosos empleos en todos los eslabones de la cadena de producción (productores, asesores técnicos, jornaleros, empacadores, industriales y comerciantes). Además, constituyen una importante fuente de divisas mediante la comercialización del fruto fresco. De acuerdo con datos proporcionados por SIAP-SADER (2024), la Comarca Lagunera representa una región sobresaliente, especialmente en la producción y comercialización de melón, con más de 4 000 hectáreas y un valor de producción de 800 millones de pesos MXN. Actualmente se ve afectada por enfermedades virales emergentes.

En las últimas tres décadas, la expansión global de virus vegetales transmitidos por la mosca blanca (*Bemisia tabaci*), debido a la combinación de factores como el cambio climático y la globalización, ha favorecido la introducción de especies virales en nuevos nichos ecológicos, lo que amenaza los cultivos de cucurbitáceas (Navas-Castillo *et al.*, 2011). Entre los virus transmitidos por mosca blanca que afectan a las cucurbitáceas, los virus con genomas de ADN del género *Begomovirus* (familia *Geminiviridae*) y con genomas de ARN del género *Crinivirus* (familia *Closteroviridae*) representan uno de los grupos de agentes virales más amenazantes desde el punto de vista epidemiológico y económico (Abrahamian y Abou-Jawdah, 2014; Rojas *et al.*, 2018). Los begomovirus poseen genomas de ADN de cadena sencilla (csADN) de aproximadamente 2.7 kb, que pueden consistir en un solo segmento (monopartita, ADN-A) o en dos segmentos (bipartita, ADN-A y ADN-B) (Fondong, 2013). Los begomovirus se encuentran geográficamente divididos, según su filogenia genómica, en dos grupos: begomovirus del Viejo Mundo (VM; presentes en Europa, África, Oceanía y el subcontinente indio) y del Nuevo Mundo (NM; presentes en América) (Rybicki, 1994).

La enfermedad Cucurbit leaf curl disease (CuLCD) es una de las principales amenazas virales para las cucurbitáceas. Actualmente, al menos 18 especies de begomovirus, en su mayoría bipartitas y pertenecientes tanto al clado del Viejo Mundo (VM) como al del Nuevo Mundo (NM), se han asociado a esta enfermedad (Fiallo-Olivé *et al.*, 2021). Dentro de los virus más devastadoras asociadas al CuLCD en el VM destacan el tomato leaf curl New Delhi virus (ToLCNDV, *Begomovirus solanumdelhiense*), squash leaf curl China virus (SLCCNV, *Begomovirus cucurbitachinaense*), squash leaf curl Philippines virus (SLCuPV, *Begomovirus cucurbitachinaense*) y watermelon chlorotic stunt virus (WmCSV, *Begomovirus citrulli*) (Chen *et al.*, 2021; Lapidot *et al.*, 2014), mientras que en el NM se encuentran el cucurbit leaf crumple virus (CuLCrV, *Begomovirus cucurbitae*), melon chlorotic leaf curl virus (MCLCuV, *Begomovirus chlorocucumis*) y squash leaf curl virus (SLCuV, *Begomovirus cucurbitapeponis*) (Brown y Stenger, 2002). Por una parte, el SLCuV se detectó por primera vez en California (Estados Unidos) al final de la década de 1970, y su introducción en Israel en 2002 constituyó la primera llegada registrada de un begomovirus procedente del NM (Abudy *et al.*, 2010). Por otra parte, el WmCSV se aisló inicialmente en la península Arábiga y Yemen (Walkey *et al.*, 1990) y, posteriormente, se identificó en el norte de América, incluido en Sonora, México (Domínguez-Durán *et al.*, 2018) y en

Arizona, Estados Unidos (Fomentele *et al.*, 2021), siendo así el primer begomovirus del VM que infecta cucurbitáceas y que fue introducido en América.

Los crinivirus se caracterizan por tener genomas bipartitos y, de manera excepcional, genomas tripartitos, compuestos por ARN de cadena sencilla (csARN) y sentido positivo, con un tamaño total que oscila entre 15.3 y 17.7 kb. En el caso de las cucurbitáceas de importancia económica, se han reportado cuatro crinivirus, incluyendo el cucurbit yellow stunting disorder virus (CYSDV, *Crinivirus cucurbitae*), cucurbit chlorotic yellows virus (CCYV, *Cucurbit chlorotic yellows virus*), beet pseudo yellows virus (BPYV, *Crinivirus pseudobetae*) y lettuce infectious yellows virus (LIYV, *Crinivirus lactucaflavi*) (Tzanetakis *et al.*, 2013). CYSDV es el crinivirus que afecta a cucurbitáceas, el más ampliamente distribuido y el de mayor impacto económico a nivel global. Desde su detección inicial en los Emiratos Árabes Unidos en 1989, se ha dispersado rápidamente por Asia, Europa, norte de África y Norteamérica, incluyendo el sur de Estados Unidos y el noroeste de México (Wintermantel *et al.*, 2017, 2024).

Actualmente, se sabe que en el campo las infecciones mixtas entre virus vegetales representan la regla más que la excepción, y que importantes enfermedades son consecuencia de complejas interacciones que incluyen el antagonismo y el sinergismo entre los agentes etiológicos virales, lo que con frecuencia conlleva consecuencias biológicas impredecibles (Syller, 2012). En el caso de begomovirus y crinivirus, diferentes combinaciones de infecciones mixtas a nivel intraespecies (Abrahamian *et al.*, 2013; Abudy *et al.*, 2010; Al-Musa *et al.*, 2011; Ali-Shtayeh *et al.*, 2014; Bananej *et al.*, 2013; Fontenele *et al.*, 2021; Gil-Salas *et al.*, 2012; Sufrin-Ringwald y Lapidot, 2011) o interespecies (Abudy *et al.*, 2010; Al-Musa *et al.*, 2011; Ali-Shtayeh *et al.*, 2014; Gadhav *et al.*, 2018; Kavalappara *et al.*, 2021; Kuo *et al.*, 2007; Polston *et al.*, 2008; Sufrin-Ringwald y Lapidot, 2011) han sido descritas a nivel mundial y recientemente en México (Hernández-Pérez *et al.*, 2025; Arce-Leal *et al.*, 2026). Sin embargo, en el caso particular de especies virales introducidas, como el begomovirus WmCSV, resulta preponderante su monitoreo y detección oportuna, con la finalidad de entender su dinámica de infección y su epidemiología, en combinación con otros agentes virales transmitidos por mosca blanca que afectan a las cucurbitáceas en el continente americano.

El objetivo de la presente investigación fue identificar y caracterizar molecularmente los begomovirus y crinivirus asociados a una enfermedad emergente observada en el cultivo de melón en La Comarca Lagunera, México. Es esencial identificar a los agentes asociados a nuevas enfermedades de etiología viral en diversas áreas geográficas, nichos ecológicos y regiones agroclimáticas de las zonas productoras, incluida La Comarca Lagunera. Esto permitirá implementar métodos de detección oportunos y eficaces, así como programas de manejo de dichos agentes virales, lo que garantizará la sostenibilidad a largo plazo de la producción agrícola en México.

MATERIALES Y MÉTODOS

Detección de begomovirus y crinivirus. Se colectó un total de nueve muestras (M1-M9) de tejido foliar y de frutos provenientes de plantas de melón cultivadas en campo abierto en el municipio de Tlahualilo, Durango, perteneciente a la región de la Comarca Lagunera (CL), que presentaban síntomas asociados a virosis e infestación por mosca blanca. A partir de aproximadamente 100 mg de tejido foliar triturado con nitrógeno líquido, con ayuda de mortero y pistilo, se extrajo, de manera independiente y por duplicado, ADN total mediante el método CTAB al 3 % (Doyle y Doyle, 1987) y ARN total con el reactivo

TRIzol (Thermo Fisher Scientific) siguiendo las instrucciones del fabricante. Para la detección de begomovirus y crinivirus, se emplearon cebadores dirigidos a especies previamente identificadas que infectan las cucurbitáceas en el continente americano (Cuadro Suplementario 1). Para begomovirus: cebadores específicos para cucurbit leaf crumple virus (CuLCrV, *Begomovirus cucurbitae*), watermelon chlorotic stunt virus (WmCSV, *Begomovirus citrulli*), squash leaf curl virus (SLCuV, *Begomovirus cucurbitachinaense*) y melon chlorotic leaf curl virus (MCLCuV, *Begomovirus chlorocucumis*). Para crinivirus: cebadores específicos para cucurbit yellow stunting disorder virus (CYSDV, *Crinivirus cucurbitae*), cucurbit chlorotic yellows virus (CCYV, *Cucurbit chlorotic yellows virus*), beet pseudo yellows virus (BPYV, *Crinivirus pseudobetae*) y lettuce infectious virus (LIVY, *Crinivirus lactucaflavi*). La detección molecular de begomovirus se realizó mediante PCR con 100 ng de ADN de cada duplicado de las nueve muestras colectadas como molde, utilizando la enzima Taq ADN Polymerase Recombinant (Thermo Fisher Scientific) según las recomendaciones del fabricante. Para los crinivirus, la detección molecular se realizó mediante RT-PCR a partir de un microgramo de ARN proveniente de la mezcla equimolar de cada duplicado de extracción de las nueve muestras, para la síntesis de cADN (complementario de ADN) mediante la enzima M-MLV Reverse Transcriptase (Thermo Fisher Scientific), con cebadores aleatorios (Thermo Fisher Scientific) como anclas de retrotranscripción. Aproximadamente 100 ng de cada cADN se utilizaron como molde para la PCR, con la enzima Taq ADN Polymerase Recombinant (Thermo Fisher Scientific). Los amplicones generados se separaron electroforéticamente en geles de agarosa al 1 %, se tiñeron con bromuro de etidio y se visualizaron bajo luz ultravioleta en un equipo Chemidoc (BIO-RAD).

Obtención de genomas completos de begomovirus asociados a cucurbitáceas. Para obtener los genomas completos de los begomovirus previamente detectados por PCR (CuLCrV y WmCSV), se empleó el protocolo descrito por (Inoue-Nagata *et al.* 2004). Aproximadamente 100 ng de ADN genómico de una muestra seleccionada (M2) se emplearon como molde para el enriquecimiento de moléculas circulares virales mediante amplificación por círculo rodante (RCA) con la ADN polimerasa phi29 (kit TempliPhi™, Cytiva®). Empleando secuencias de aislados de CuLCrV (números de acceso: AF256200 y AF327559 para el ADN-A y ADN-B, respectivamente) y WmCSV (números de acceso: KY124280 y KY124281 para el ADN-A y ADN-B, respectivamente) previamente detectados en México y depositados en la base de datos del NCBI (GenBank) y en el programa SnapGene (GLS Biotech LLC, Chicago, United States), se predijo que las enzimas SacI y XbaI podrían linearizar ambos segmentos genómicos (ADN-A y ADN-B) de CuLCrV y WmCSV, respectivamente. Un microgramo del producto de RCA se digirió con SacI o XbaI; el producto de digestión se separó electroforéticamente en un gel de agarosa al 1 %, y los presuntos segmentos genómicos virales completos (~2.7 kb) se escindieron del gel y ligaron al vector pGreen0029 (Hellens *et al.* 2000) previamente digerido con la enzima correspondiente. Los productos de ligación se introdujeron mediante choque térmico en la cepa de *E. coli* DH10B, y el ADN plasmídico proveniente de clones independientes se corroboró por digestión enzimática y secuenciación completa por el método de Sanger mediante la estrategia de “gene walking” (Clark *et al.*, 2019) empleando cebadores específicos (Cuadro Suplementario 1).

Clonación del gen CP de CYSDV. A partir de la misma muestra seleccionada (M2) que presenta una infección mixta por begomovirus y crinivirus, se amplificó el marco de

lectura abierto (ORF) completo de la proteína de la cápside (CP) de CYSDV mediante RT-PCR con los cebadores CYSCPf/CYSCP_r (Cuadro Suplementario 1). El amplicón esperado de 753 pb se purificó mediante un gel de agarosa con el PureLink Quick Gel Extraction Kit (Fisher Scientific) siguiendo las instrucciones del fabricante. La banda purificada se ligó al vector pGEM-T Easy (Promega). El producto de ligación se transformó en la cepa de *E. coli* DH10-B mediante choque térmico; los clones positivos se seleccionaron mediante digestión del ADN plasmídico resultante con la enzima EcoRI, y dos clones independientes se secuenciaron completamente mediante el método de Sanger.

Procesamiento de secuencias y análisis moleculares. Los ensamblajes de las secuencias generadas se obtuvieron con el programa SeqMan (ADNSTAR Inc., Madison, EE. UU.); la generación de mapas genéticos virales se realizó con el programa SnapGene; y la identidad de las especies virales se verificó mediante comparación con la base de datos del NCBI (GenBank). Los análisis moleculares y filogenéticos se llevaron a cabo con el programa MEGA 7 (Kumar *et al.*, 2016), para lo cual se construyeron árboles filogenéticos a partir de secuencias nucleotídicas de los segmentos ADN-A completos de los begomovirus CuLCrV y WmCSV, y de la región codificante del gen CP de CYSDV. Adicionalmente, se construyeron matrices de similitud gen por gen para los begomovirus CuLCrV y Wm CSV. Los análisis de recombinación de los segmentos ADN-A y ADN-B de los begomovirus CuLCrV y WmCSV y especies de begomovirus que infectan cucurbitáceas en América se llevaron a cabo con el programa RDP4, con la configuración predeterminada, utilizando los siete métodos: RDP, GENCONV, BooScan, MaxChi, SiScan, Chimaera y 3Seq (Martin *et al.*, 2015).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Identificación de begomovirus y crinivirus en coinfección. En 2023, plantas de melón cultivadas en el municipio de Tlahualilo, Durango, en La Comarca Lagunera, presentaron síntomas asociados a virosis, como clorosis intervenal, amarillamiento, enrollamiento de las hojas e infestación por mosca blanca. Estos sugieren la presencia de especies virales transmitidas por el insecto vector. Además, se observaron reducción del tamaño, deformación severa y agrietamiento en los frutos de melón (Figura 1). Se colectó un total de nueve muestras para su posterior análisis.

Se realizó un escrutinio molecular mediante PCR y RT-PCR con cebadores específicos para begomovirus y crinivirus. Los resultados indican que la infección mixta triple por los begomovirus CuLCrV y WmCSV y el crinivirus CYSDV fue la más frecuente, presente en 7 de 9 muestras (M1, M2, M4, M5, M6, M7 y M9). En las dos muestras restantes (M3 y M8) se detectó una infección mixta por CuLCrV y CYSDV (Cuadro 1 y Figura suplementaria 1).

No se detectaron los otros begomovirus (SLCuV y MCLCuV) ni los crinivirus adicionales evaluados (CCYV, BPYV y LIYV) en ninguna de las muestras analizadas (Cuadro 1 y Figura suplementaria 1). La importancia patológica de las infecciones mixtas virales en plantas suele subestimarse, salvo algunas cuantas interacciones sinérgicas bien caracterizadas en cultivos agrícolas (Moreno y Jos, 2020). Además, las infecciones mixtas pueden alterar la adquisición, retención e inoculación de los virus por el insecto vector, en comparación con las infecciones simples (Gautam *et al.*, 2020). En este sentido, dado que los virus CuLCrV y CYSDV son especies establecidas en el NM y el WmCSV, es un virus del VM recientemente introducido en América, resulta importante confirmar dicho

hallazgo mediante la caracterización molecular de las secuencias derivadas de los aislados identificados.



Figura 1. Plantas y frutos de melón con síntomas de virosis colectados en la región de La Comarca Lagunera (CL). Se colectó un total de nueve muestras (M1-M9) de melón con síntomas de virosis en el municipio de Tlahualilo. Los síntomas observados en el tejido foliar fueron clorosis intervenal severa, moteado y mosaico amarillo, mientras que en los frutos se observaron clorosis, deformación y agrietamiento.

Confirmación molecular de begomovirus y crinivirus. Para corroborar la identidad de las especies virales detectadas, se utilizó una estrategia de clonación de genomas completos de los begomovirus CuLCrV y WmCSV, y de clonación del gen de la cápside (CP) de CYSDV, a partir de la muestra M2, que presentó infección mixta (triple) por dichas especies virales. En el caso de los begomovirus, se empleó la estrategia de amplificación de moléculas virales circulares mediante RCA, seguida de clonación, para aislar los dos segmentos genómicos (ADN-A y ADN-B) de CuLCrV y WmCSV. Las secuencias obtenidas se ensamblaron con el programa SeqMan y se compararon con las secuencias virales disponibles en el NCBI.

Cuadro 1. Detección molecular de begomovirus y crinivirus en tejido foliar de melón. Se analizaron nueve muestras mediante PCR para la detección de begomovirus; cucurbit leaf crumple virus (CuLCrV), watermelon chlorotic stunt virus (WmCSV), squash leaf curl virus (SLCuV) y melon chlorotic leaf curl virus (MCLCuV), y RT-PCR para los crinivirus: cucurbit yellow stunting disorder virus (CYSDV), cucurbit chlorotic yellows virus (CCYV), beet pseudo yellows virus (BPYV) y lettuce infectious virus (LIVY). (+) detección positiva, (-) detección negativa.

Muestra	Begomovirus				Crinivirus			
	CuLCrV	WmCSV	SLCuV	MCLCuV	CYSDV	CCYV	BPYV	LIVY
M1	+	+	-	-	+	-	-	-
M2	+	+	-	-	+	-	-	-
M3	+	-	-	-	+	-	-	-
M4	+	+	-	-	+	-	-	-
M5	+	+	-	-	+	-	-	-
M6	+	+	-	-	+	-	-	-
M7	+	+	-	-	+	-	-	-
M8	+	-	-	-	+	-	-	-
M9	+	+	-	-	+	-	-	-

Conforme a los análisis BLAST a nivel de nucleótidos, las clonas SacI-2 (2631 pb) y SacI-3 (2602 pb) demostraron tener las identidades nucleotídicas más elevadas con el ADN-A de CuLCrV (número de acceso: AF256200) con un 97.76 % de identidad, y con el ADN-B de CuLCrV (número de acceso: AF327559) con un 93.7 % de identidad, respectivamente, correspondientes al aislado de Arizona. Por otro lado, las clonas XbaI-2 (2758 pb) y XbaI-9 (2766 pb) mostraron alta identidad con el ADN-A de WmCSV (número de acceso: KY124280), alcanzando un 99.24 % de identidad, y con el ADN-B de WmCSV (número de acceso: KY124281), con un 97.98 % de identidad, respectivamente, correspondientes al aislado de Sonora. Las secuencias obtenidas se depositaron en la base de datos del NCBI (números de acceso: PX761486, PX761487, PX761484 y PX761485, correspondientes a CuLCrV-A, CuLCrV-B, WmCSV-A y WmCSV-B, respectivamente).

Posteriormente, las secuencias ensambladas se emplearon para elaborar mapas circulares de los genomas de CuLCrV y WmCSV obtenidos, así como para la anotación de los *loci* virales correspondientes mediante el programa SnapGene (Figura 2). El genoma del CuLCrV exhibe un arreglo típico de los begomovirus bipartitas del NM. El segmento ADN-A codifica la CP en la cadena del virión; los genes que codifican las proteínas AC4, Rep, TrAP y REN en la cadena complementaria del virión; mientras que el ADN-B codifica las proteínas de movimiento célula-célula y de larga distancia, NSP y MP, en el sentido del virión y en la cadena complementaria del virión, respectivamente. Además, ambos segmentos contienen la región intergénica (IR), que participa en la regulación de la replicación y la transcripción virales (Figura 2A). El genoma de WmCSV presenta una organización genómica propia de los begomovirus del VM. Además de los genes descritos para los virus del NM, las proteínas AV2 y AC5 se codifican en el segmento ADN-A, en el sentido y complementario del virión, respectivamente (Figura 2B).

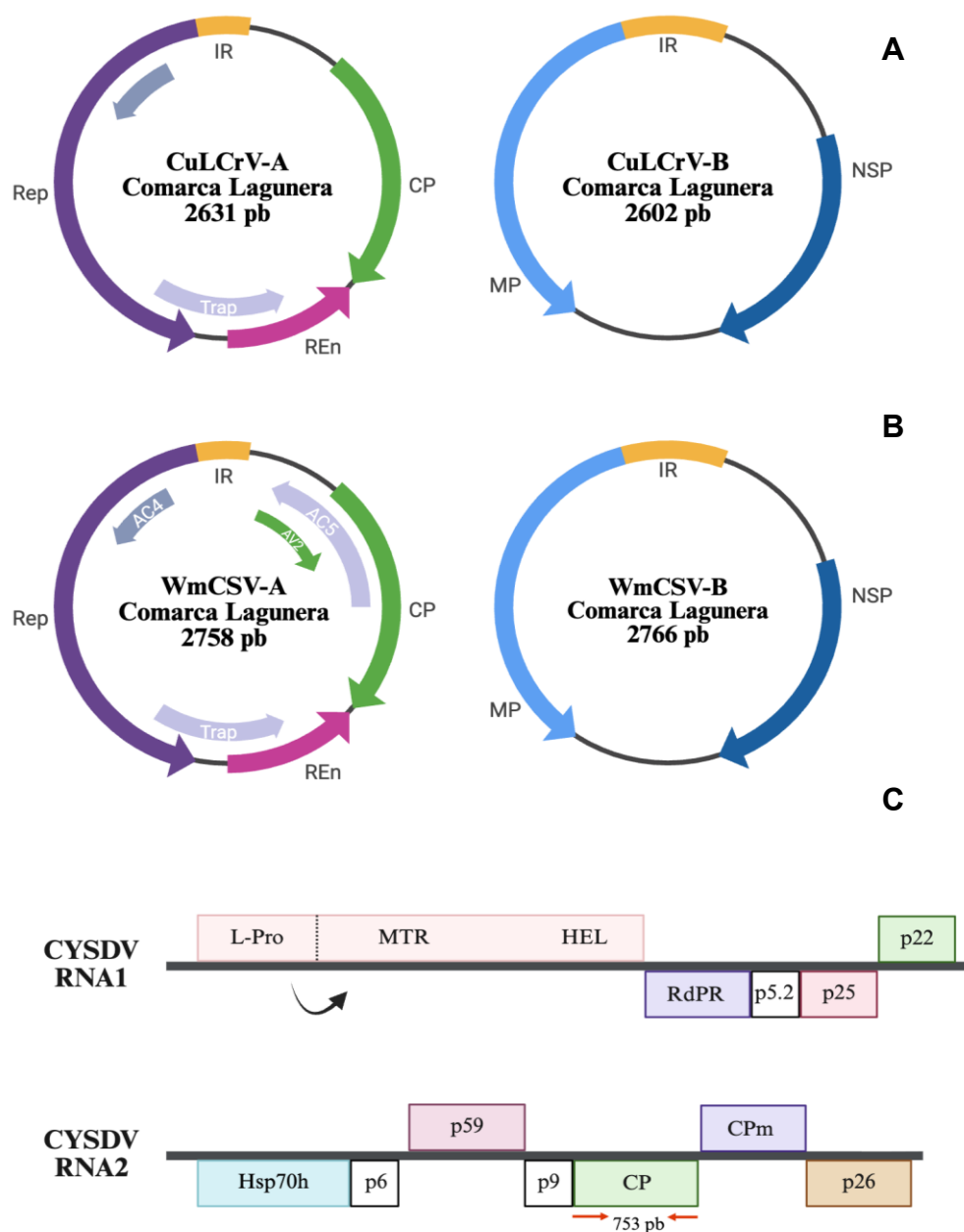


Figura 2. Descripción genómica completa de begomovirus y crinivirus aislados de la planta de melón, provenientes de la Comarca Lagunera. **A)** Genoma completo de CuLCrV-CL (ADN-A de 2631 pb y ADN-B de 2602 pb); **B)** Genoma completo de WmCSV-CL (ADN-A de 2758 pb y ADN-B de 2766 pb). Se especifican los marcos de lectura abierta de los segmentos ADN-A (CP, AC4, Rep, TrAP y REn) y ADN-B (NSP y MP), así como las regiones intergénicas (IR) de todos los segmentos virales. En el caso de WmCSV, el segmento ADN-A también codifica los genes AV2 y AC5. **C)** Organización genómica del segmento de RNA 2 de CYSDV (7976 pb) (número de acceso: NC_004810). Se exhiben los marcos de lectura abierta de Hsp70h, P6, P59, P9, CP, CPm y p26. La región correspondiente al gen CP (753 pb), utilizada para la detección molecular de CYSDV, está indicada con flechas rojas. Creado con BioRender.com

En el caso del crinivirus CYSDV, la amplificación mediante RT-PCR, la clonación y la secuenciación del ORF completo del gen CP viral resultaron en una secuencia de 753 pb, con una identidad del 99.87 % respecto al aislado de Arizona (número de acceso: FJ492808) (Figura 3C). La secuencia obtenida se registró en la base de datos del NCBI (número de acceso: PX761488). En conjunto, los resultados obtenidos confirman la identidad de los begomovirus y crinivirus detectados, que, a partir de ahora, se denominarán CuLCrV-CL, WmCSV-CL y CYSDV-CL, respectivamente. Asimismo, la detección simultánea de estos virus en plantas de melón con síntomas característicos confirma la presencia de una enfermedad emergente asociada a una infección mixta por estos patógenos virales en la región de estudio, lo que destaca su potencial importancia fitosanitaria para este cultivo.

Las enfermedades emergentes y reemergentes de las plantas son causadas por patógenos nuevos o reaparecidos que aumentan rápidamente su incidencia debido a características intrínsecas. Además, la aparición de nuevas variantes virales puede ampliar el rango de hospederos, aumentar la severidad de los síntomas y modificar la distribución geográfica de estas enfermedades (Parrella *et al.*, 2022). En los últimos años, se han reportado diversas enfermedades emergentes en cultivos de cucurbitáceas asociadas a begomovirus y crinivirus en el sur de los Estados Unidos y en el desierto de Sonora (Devendran *et al.*, 2023; Fontenele *et al.*, 2021; Wintermantel *et al.*, 2024; Arce-Leal *et al.*, 2026). Esta situación sugiere la existencia de una zona potencial de dispersión de estas especies virales hacia la región de La Comarca Lagunera.

Reconstrucción de la historia evolutiva de los aislados virales mediante análisis filogenéticos. En el caso de los begomovirus, los árboles filogenéticos se basaron en las secuencias nucleotídicas de sus respectivos segmentos de ADN-A. Para el CuLCrV, se identificaron tres clados distintos: el primero contiene los aislados provenientes de los Estados Unidos (Arizona y California), el segundo clado contiene aislados de México que se han reportado hasta el momento (Campeche y Baja California Sur). Finalmente, de manera interesante, en un tercer clado se ubica el aislado CuLCrV-CL (Figura 3A, panel izquierdo). Este hallazgo demanda un análisis más detallado del genoma viral para identificar en qué *loci* podrían localizarse las modificaciones asociadas a esta topología filogenética distinta. El análisis filogenético ubicó al aislado WmCSV-CL en un clado que agrupa a los aislados reportados en México, incluido el detectado en Sonora en 2012 (Domínguez-Durán *et al.*, 2018) (Figura 3B). Esta agrupación refleja la estrecha relación genética entre los aislados mexicanos, incluida la muestra del presente estudio.

En el caso del crinivirus CYSDV, el árbol filogenético basado en la secuencia nucleotídica del gen CP demostró que los aislados de CYSDV, se agrupan en dos clados de poblaciones divergentes que exhiben una alta estabilidad genética: la población del Este, que comprende aislados de Sudán, Arabia Saudita e Irán, y la población del Oeste, que engloba el resto de los aislados a nivel mundial, incluyendo el aislado CYSDV-CL (Figura 3C). En México, el CYSDV se detectó inicialmente en Tamaulipas en el año 2000 (Kao *et al.*, 2000) y posteriormente se extendió a Sonora (Brown *et al.*, 2007), Nuevo León, Coahuila y Durango, causando enfermedades importantes en diversas cucurbitáceas, incluyendo la sandía, melón, calabaza y pepino (Álvarez-Ojeda *et al.*, 2012) y recientemente en infección mixta en Jalisco (Hernández-Pérez *et al.*, 2025) y Sonora (Arce-Leal *et al.*, 2026). Estos resultados confirman la relevancia de CYSDV como un virus que se adapta eficazmente a las condiciones agroclimáticas y a las variedades de cucurbitáceas cultivadas en el noroeste del país.

Caracterización molecular de genomas begomovirales e identificación de *loci* divergentes potencialmente asociados a la virulencia y/o patogénesis. En el caso de CuLCrV-CL, un análisis comparativo gen por gen, utilizando todos los aislados virales disponibles en el NCBI, reveló una alta conservación (>96 % de identidad en nucleótidos y aminoácidos) en los *loci* de los genes CP, Rep, TrAP y REn en los segmentos de ADN-A, así como en los de la MP y la NSP en los segmentos de ADN-B. Sin embargo, de manera interesante, se logró identificar divergencias en la secuencia de aminoácidos del gen C4 (< 89 % de identidad) y en la región intergénica del ADN-B (< 90 % de identidad) en comparación con el aislado de Campeche de 2019 y con dos aislados de Baja California Sur de 2018 (Cuadro Suplementario 2).

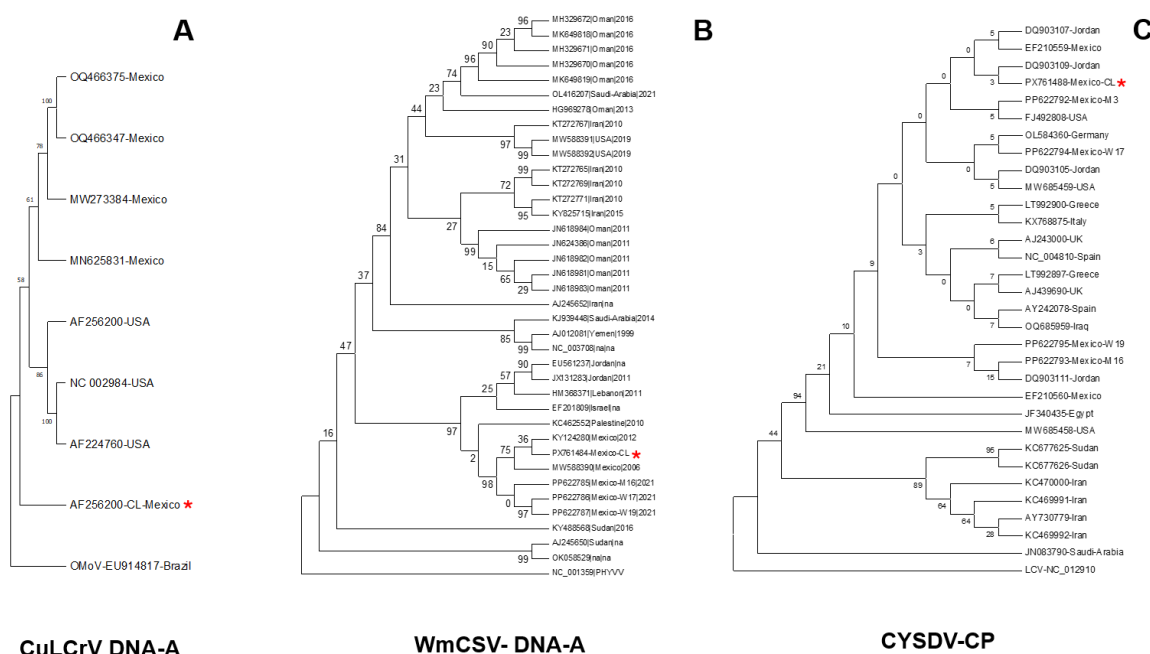


Figura 3. Árboles filogenéticos correspondientes de los segmentos de ADN-A de begomovirus y al gen CP de crinivirus. Las filogenias Neighbor-Joining (NJ) se construyeron mediante alineamientos múltiples de los segmentos de ADN-A de los begomovirus CuLCrV-CL y WmCSV-CL (paneles **A** y **B**, respectivamente), así como mediante alineamientos del ORF completo de la proteína de la cápside (CP) del crinivirus CYSDV (**C**). Para los árboles filogenéticos de NJ, se utilizó el modelo Tamura-3 con 1000 réplicas. Los aislados derivados de la presente investigación se señalan con un asterisco rojo. Los números de acceso de los distintos aislados están indicados. Como secuencias de grupo externo, se emplearon el ADN-A del begomovirus okra mottle virus (OMoV) y la CP del crinivirus lettuce chlorosis virus (LCV).

La proteína codificada por el gen C4 de los geminivirus se encuentra traslapada con el gen asociado a la replicación (Rep) y es una de las proteínas menos conservadas de dicha familia viral. C4 posee características multifuncionales que comprenden el movimiento, determinante de la patogénesis, la manipulación de la división y diferenciación celular, así como la supresión del silenciamiento (Fondong, 2013). Por otro lado, la región intergénica de los componentes genómicos de los begomovirus bipartitos contiene los elementos regulatorios de la replicación y la transcripción viral. En el caso del segmento de ADN-B, debe existir una alta identidad con los elementos regulatorios localizados en el segmento correspondiente de ADN-A para que se pueda realizar una transreplicación eficiente (Hanley-Bowdoin *et al.*, 1999). Además, las diferencias observadas en la IR del segmento ADN-B podrían estar relacionadas con una

alteración en los niveles de transcripción de los genes del movimiento NSP y MP. En el caso particular del gen NSP, se ha reportado como factor de virulencia y supresor de la respuesta antiviral (Martins *et al.*, 2020), lo cual podría influir directamente en el proceso infeccioso.

En el caso de WmCSV-CL, el análisis gen por gen realizado con los aislados mexicanos y con dos de los aislados originales de Oriente Medio (Palestina e Israel) reveló que el aislado WmCSV-CL comparte homología (> 97 % de identidad de nucleótidos y aminoácidos) en todos los *loci* de ambos segmentos virales con los aislados mexicanos. Sin embargo, de manera interesante, se observó una divergencia (< 91 % de identidad) en las regiones intergénicas y en el gen MP del segmento ADN-B a nivel de nucleótidos y aminoácidos, respectivamente, en comparación con los aislados de Oriente Medio (Cuadro Suplementario 3). De manera similar al caso de CuLCrV-CL, la divergencia observada en la región intergénica del segmento de ADN-B podría estar relacionada con cambios en la eficiencia y especificidad de la transreplicación mediada por los elementos genéticos presentes en el segmento de ADN-A, así como con los niveles de transcripción de los genes del movimiento viral. La proteína MP está relacionada con el movimiento viral de célula a célula y se ha reportado que dicho mecanismo depende de la afinidad de la proteína por el ADN viral (Hehnle *et al.*, 2004). Por lo tanto, resultaría interesante, en investigaciones futuras, determinar si los cambios genéticos observados en la proteína MP del WmCSV-B podrían influir en el movimiento viral.

Adicionalmente, como consecuencia de un análisis de recombinación entre los aislados CuLCrV-CL y WmCSV-CL y las secuencias de las especies virales más cercanamente emparentadas, no se identificaron posibles eventos de dicho fenómeno en las secuencias analizadas. Esto sugiere que la evolución de los nuevos aislados virales pudo haberse producido mediante otros mecanismos, o que los parentales correspondientes no han sido identificados.

Los resultados moleculares y filogenéticos derivados de los segmentos de ADN-B, tanto de CuLCrV-CL como de WmCSV-CL, se correlacionan con el hecho de que la evolución de los segmentos de ADN-B sigue trayectorias distintas de las de los segmentos de ADN-A. Esto se debe a que están sometidos a presiones selectivas distintas que derivan en mutación o recombinación, lo que da lugar a la aparición de nuevos aislados virales con características de patogenicidad y virulencia incrementadas (Briddon *et al.*, 2010).

En México se han documentado recientemente infecciones mixtas de begomovirus, específicamente SLCuV y CuLCrV en calabaza en Baja California Sur (Vargas-Salinas *et al.*, 2024), así como combinaciones begomovirus–crinivirus entre WmCSV y CYSDV en sandía en Jalisco (Hernández-Pérez *et al.*, 2025) y Sonora (Arce-Leal *et al.*, 2026). No obstante, el presente estudio constituye el primer reporte de una infección mixta concurrente de CuLCrV, WmCSV y CYSDV en un cultivo de cucurbitáceas en México.

Estudios biológicos posteriores que utilicen clones infectivos de los virus identificados permitirán caracterizar experimentalmente los síntomas y cuantificar el impacto fisiológico y agronómico de las infecciones mixtas y triples en variedades comerciales de cucurbitáceas cultivadas en las principales zonas productoras de México.

El monitoreo y la detección temprana son esenciales para comprender la dinámica de la infección y la epidemiología de especies virales introducidas, como el begomovirus WmCSV, especialmente en su interacción con otros virus fitopatógenos transmitidos por mosca blanca. En ese sentido, este insecto vector de distribución cosmopolita y polífago ha provocado pérdidas significativas de productividad agrícola no solo en las familias Cucurbitáceas, sino también en Solanáceas y Fabáceas. (Polston *et al.*, 2013; Sani *et al.*,

2020). Por ello, su manejo es clave para garantizar la seguridad y la rentabilidad de los cultivos. El uso exclusivo de insecticidas ha favorecido la aparición de resistencia en las poblaciones de mosca blanca y ha aumentado los riesgos para la salud humana y el medio ambiente. Por lo tanto, es imprescindible implementar estrategias de Manejo Integrado de Plagas que incluyan vigilancia epidemiológica, prácticas agronómicas, control biológico, barreras físicas, uso racional de productos químicos y coordinación regional para reducir la transmisión viral, mantener la eficacia de las medidas de manejo y asegurar la sostenibilidad productiva (Abubakar *et al.*, 2022)

CONCLUSIONES

Se reporta por primera vez la identificación de un complejo viral asociado a sintomatología en cultivo de melón en La Comarca Lagunera, México, consistente en la coinfección por los begomovirus CuLCrV y WmCSV y el crinivirus CYSDV. Dado que CuLCrV y CYSDV son especies virales endémicas y establecidas en América, respectivamente, y WmCSV es un begomovirus recientemente introducido y establecido en la región de Norteamérica (México y Estados Unidos), este es, hasta el momento, el primer reporte de una enfermedad asociada a estos tres virus en coinfección. Los análisis moleculares y filogenéticos de los nuevos aislados virales enfatizan la necesidad de proseguir investigaciones epidemiológicas integrales que permitan comprender y anticipar la emergencia de enfermedades causadas por virus transmitidos por la mosca blanca (*Bemisia tabaci*) en México.

Limitaciones. En este estudio se describe la identificación de un complejo viral asociado a la sintomatología en melón, conformado por los begomovirus CuLCrV y WmCSV y el crinivirus CYSDV. Se obtuvieron genomas virales completos y parciales, lo que evidencia riesgos potenciales derivados de la interacción entre estos agentes. No obstante, el trabajo presenta las siguientes limitaciones: (i) no se obtuvo la secuencia completa del genoma de CYSDV, por lo que el análisis filogenético y funcional de este agente fue menos exhaustivo que el realizado para los begomovirus; (ii) al emplearse un diagnóstico dirigido (PCR/RT-PCR) no se puede descartar la presencia de otros virus no objetivo, dado que no se implementaron estrategias de secuenciación masiva no dirigida; y (iii) la ausencia de clones infectivos impidió la caracterización experimental de la sintomatología y la cuantificación directa del impacto fisiológico y agronómico de las infecciones mixtas y triples en variedades comerciales. Actualmente se están desarrollando clones infectivos y se planifican enfoques de secuenciación no dirigida para subsanar estas limitaciones y validar experimentalmente las inferencias bioinformáticas. Por otro lado, aunque el tamaño muestral fue limitado y el muestreo se restringió a un único municipio de la Comarca Lagunera, estos resultados constituyen una base preliminar para ampliar futuros muestreos a otros municipios de la región.

Conflicto de intereses. Los autores declaran no tener ningún conflicto de interés con respecto a la investigación, autoría y/o publicación de este artículo.

Financiamiento. El proyecto ha sido financiado por el Instituto Politécnico Nacional a través de distintos proyectos (SIP 20231033, SIP220231038, SIP20240558, SIP20240563, SIP2024782, SIP20250287, SIP 20254789). A. P. Arce-Leal ha sido apoyada con una beca postdoctoral por la Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación (SECIHTI).

Agradecimientos. Agradecemos a L. M. López-Ruvalcaba por su excelente apoyo técnico. También agradecemos a D. Ortiz-Félix por su apoyo administrativo en el laboratorio.

Contribución de los autores. Concepción del estudio, JML, EARN; diseño del experimento, EARN, JML, APAL; ejecución del experimento, APAL, MAML, EAGR; verificación del experimento, EARN, JML, APAL, NELL; análisis/interpretación de datos, EARN, JML, APAL, EAGR; preparación del manuscrito, APAL, EARN, JML; edición y revisión del manuscrito, JML, NELL, EARN, EAGR. Todos los autores han leído y aprobado la versión publicada del manuscrito.

REFERENCIAS

- Abrahamian PE and Abou-Jawdah Y. 2014. Whitefly-transmitted criniviruses of cucurbits: current status and future prospects. *VirusDisease* 25: 26–38. <https://doi.org/10.1007/s13337-013-0173-9>
- Abrahamian PE, Seblani R, Sobh H and Abou-Jawdah Y. 2013. Detection and quantitation of two cucurbit criniviruses in mixed infection by real-time RT-PCR. *J. Journal of Virological Methods* 193: 320–326. <https://doi.org/10.1016/j.jviromet.2013.06.004>
- Abubakar M, Koul B, Chandrashekar K, Raut A and Yadav D. 2022. Whitefly (*Bemisia tabaci*) Management (WFM) Strategies for Sustainable Agriculture: A Review. *Agriculture* 12(9): 1317. <https://doi.org/10.3390/agriculture12091317>
- Abudy A, Sufrin-Ringwald T, Dayan-Glick C, Guenoune-Gelbart D, Livneh, O, *et al.* 2010. Watermelon chlorotic stunt and Squash leaf curl begomoviruses—New threats to cucurbit crops in the Middle East. *Israel Journal of Plant Sciences* 58: 33–42. <https://doi.org/10.1560/IJPS.58.1.33>
- Al-Musa A, Anfoka G, Al-Abdulat A, Misbeh S, Haj Ahmed F, *et al.* 2011. Watermelon chlorotic stunt virus (WmCSV): A serious disease threatening watermelon production in Jordan. *Virus Genes* 43: 79–89. <https://doi.org/10.1007/s11262-011-0594-8>
- Ali-Shtayeh MS, Jamous RM, Mallah OB and Abu-Zeitoun SY. 2014. Molecular characterization of watermelon chlorotic stunt virus (WmCSV) from palestine. *Viruses* 6: 2444–2462. <https://doi.org/10.3390/v6062444>
- Álvarez-Ojeda MG, Guerrero-Gámez CE, Morales-Loredo A, Chew-Madinaveitia YI, Gutiérrez-Mauleón H, *et al.* 2012. RT-PCR Detection of the cucurbit yellow stunt disorder virus (CYSDV) in the Mexican north-central region. *Revista Fitotecnia Mexicana*. 35: 43–47.
- Arce-Leal ÁP, Rodríguez-Negrete EA, Guevara-Rivera EA, Valerio-Valle KM, Leyva-López, NE and Méndez-Lozano J. 2026. Viral diseases in cucurbit crops related to mixed infection of two whitefly-transmitted viruses in Sonora, Mexico. *Canadian Journal of Plant Pathology*. 1-10. <https://doi.org/10.1080/07060661.2025.2598407>
- Bananej K, Menzel W, Kianfar N, Vahdat A and Winter S. 2013. First Report of Cucurbit chlorotic yellows virus Infecting Cucumber, Melon, and Squash in Iran. *Plant Disease* 97: 1005. <https://doi.org/10.1094/PDIS-01-13-0125-PDN>
- Briddon RW, Patil BL, Bagewadi B, Nawaz-ul-Rehman MS and Fauquet CM. 2010. Distinct evolutionary histories of the ADN-A and ADN-B components of bipartite begomoviruses. *BMC Ecology and Evolution* 10: 97. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-10-97>
- Brown JK, Guerrero JC, Matheron M, Olsen M and Idris AM. 2007. Widespread outbreak of Cucurbit yellow stunting disorder virus in melon, squash, and watermelon crops in the Sonoran Desert of Arizona and Sonora, Mexico. *Plant Disease* 91: 773. <https://doi.org/10.1094/PDIS-91-6-0773A>
- Brown JK and Stenger DC. 2002. Emergence of a New Cucurbit-Infecting Begomovirus Species Capable of Forming Viable Reassortants with related viruses in the Squash leaf curl viruscluster. *Phytopathology* 92: 734-742. <https://doi.org/10.1094/PHYTO.2002.92.7.734>
- Chen YJ, Lai HC, Lin CC, Neoh ZY and Tsai WS. 2021. Genetic diversity, pathogenicity and pseudorecombination of cucurbit-infecting begomoviruses in Malaysia. *Plants* 10: 1–14. <https://doi.org/10.3390/plants10112396>
- Clark DP, Pazdernik NJ and McGehee MR. 2019. Chapter 8 - ADN Sequencing, in: *Molecular Biology* (Third Edition)
- Devendran R, Kavalappara SR, Simmons AM, Bag S. 2023. Whitefly-Transmitted Viruses of Cucurbits in the Southern United States. *Viruses* 15: 2278. <https://doi.org/10.3390/v15112278>
- Domínguez-Durán G, Rodríguez-Negrete EA, Morales-Aguilar JJ, Camacho-Beltrán E, Romero-Romero JL, *et al.* 2018. Molecular and biological characterization of Watermelon chlorotic stunt virus (WmCSV): An Eastern Hemisphere

- begomovirus introduced in the Western Hemisphere. Crop Protection 103: 51–55. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2017.09.006>
- Doyle Doyle J. 1987. A rapid ADN isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. Phytochemical Bulletin 19: 11–15.
- Fiallo-Olivé E, Lett JM, Martin DP, Roumagnac P, Varsani A, *et al.* 2021. ICTV Virus Taxonomy Profile: Geminiviridae 2021. Journal of General Virology 102: 1–2. <https://doi.org/10.1099/jgv.0.001696>
- Fondong VN. 2013. Geminivirus protein structure and function. Molecular Plant Pathology 14: 635–649. <https://doi.org/10.1111/mpp.12032>
- Fontenele RS, Bhaskara A, Cobb IN, Majure LC, Salywon AM, *et al.* 2021. Identification of the Begomoviruses Squash Leaf Curl Virus and Watermelon Chlorotic Stunt Virus in Various Plant Samples in North America. Viruses 13: 810. <https://doi.org/10.3390/v13050810>
- Gadhavé KR, Dutta B, Coolong T, Sparks AN, Adkins S, *et al.* 2018. First report of Cucurbit yellow stunting disorder virus in Cucurbits in Georgia, United States. Plant Health Progress 19: 9–10. <https://doi.org/10.1094/PHP-03-17-0016-BR>
- Gautam S, Gadhavé KR, Buck JW, Dutta B, Coolong T, *et al.* 2020. Virus-virus interactions in a plant host and in a hemipteran vector: Implications for vector fitness and virus epidemics. Virus Research 286: 198069. <https://doi.org/10.1016/j.virusres.2020.198069>
- Gil-Salas FM, Peters J, Boonham N, Cuadrado IM and Janssen D. 2012. Co-infection with Cucumber vein yellowing virus and Cucurbit yellow stunting disorder virus leading to synergism in cucumber. Plant pathology 61: 468–478. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2011.02545.x>
- Hanley-Bowdoin, L, Settlege SB, Orozco BM, Nagar S and Robertson D. 1999. Geminiviruses: Models for Plant ADN Replication, Transcription, and Cell Cycle Regulation. Critical Reviews in Plant Sciences 18(1): 71–106. <https://doi.org/10.1080/07352689991309162>
- Hassan A and Duffus J. 1990. A review of a yellowing and stunting disorder of Cucurbits in the United Arab Emirates. Emirates Journal of Food and Agriculture 2: 1-16. <https://doi.org/10.9755/efja.v2i1.4989>
- Hehnle S, Wege C and Jeske H. 2004. Interaction of ADN with the Movement Proteins of Geminiviruses Revisited. Journal of Virology 78:7698–7706. <https://doi.org/10.1128/jvi.78.14.7698-7706.2004>
- Hellens RP, Anne Edwards E, Leyland NR, Bean S and Mullineaux PM. 2000. pGreen: A versatile and flexible binary Ti vector for Agrobacterium-mediated plant transformation. Plant Molecular Biology 42: 819–832. <https://doi.org/10.1023/A:1006496308160>
- Hernández-Pérez DMJ, Obregón-Flores V, Díaz-Lara A, López-Cordova JP and Tovar-Pedraza JM. 2025. Occurrence of mixed infections of cucurbit yellow stunting disorder virus (*Crinivirus cucurbitae*) and watermelon chlorotic stunt virus (*Begomovirus citrulli*) in Watermelon (*Citrus lanatus*) in Jalisco, Mexico. Plant Health Progress 26: 367-369. <https://doi.org/10.1094/PHP-10-24-0096-BR>
- SIAP. 2024. Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera. <https://nube.siap.gob.mx/cierreagricola/>. Consulta diciembre 2025.
- Inoue-Nagata AK, Albuquerque LC, Rocha WB and Nagata T. 2004. A simple method for cloning the complete begomovirus genome using the bacteriophage 29 ADN polymerase. Journal of Virological Methods 116: 209–211. <https://doi.org/10.1016/j.jviromet.2003.11.015>
- Kao J, Jia L, Tian T, Rubio L and Falk BW. 2000. First Report of Cucurbit Yellow Stunting Disorder Virus (Genus Crinivirus) in North America. Plant Disease. 84:101. <https://doi.org/10.1094/PDIS.2000.84.1.101C>
- Kavalappara SR, Milner H, Konakalla NC, Morgan K, Sparks AN, *et al.* 2021. High Throughput Sequencing-Aided Survey Reveals Widespread Mixed Infections of Whitefly-Transmitted Viruses in Cucurbits in Georgia, USA. Viruses13(6):988. <https://doi: 10.3390/v13060988>.
- Kumar S, Stecher G and Tamura K. 2016. MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 7.0 for bigger datasets. Molecular Biology and Evolution. 33(7):1870-1874. <https://doi.org/10.1093/molbev/msw054>
- Kuo YW, Rojas MR, Gilbertson RL and Wintermantel WM. 2007. First Report of Cucurbit yellow stunting disorder virus in California and Arizona, in Association with Cucurbit leaf crumple virus and Squash leaf curl virus . Plant Disease 91: 330–330. <https://doi.org/10.1094/pdis-91-3-0330b>
- Lapidot M, Gelbart D, Gal-On A, Sela N, Anfoka G, *et al.* 2014. Frequent migration of introduced cucurbit-infecting begomoviruses among Middle Eastern countries. Virology Journal 11: 181. <https://doi.org/10.1186/1743-422X-11-181>
- Martin DP, Murrell B, Golden M, Khoosal A, Muhire B. 2015. RDP4: Detection and analysis of recombination patterns in virus genomes. Virus Evolution 1: 1–5. <https://doi.org/10.1093/ve/vev003>
- Martins LGC, Raimundo GAS, Ribeiro NGA, Silva JCF, Euclides NC, *et al.* 2020. A Begomovirus Nuclear Shuttle Protein-Interacting Immune Hub: Hijacking Host Transport Activities and Suppressing Incompatible Functions. Frontiers in Plant Science 11: 1–8. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00398>

- Moreno AB and Jos J. 2020. When Viruses Play Team Sports: Mixed Infections in Plants. *Phytopathology* 110: 29–48. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-07-19-0250-FI>
- Navas-Castillo J, Fiallo-Olivé E and Sánchez-Campos S. 2011. Emerging Virus Diseases Transmitted by Whiteflies, *Annual Review of Phytopathology* 49:219–48. <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-072910-095235>
- Parrella G, Elbeaino T and Guy P L. 2022. Editorial: Emerging and reemerging plant viruses in a context of global change. *Frontiers in Plant Science* 13. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1108211>
- Polston JE y Capobianco H. 2013. Transmisión de virus vegetales mediante moscas blancas. *Journal of Visualized Experiments*. 81:1–10. <https://doi.org/10.3791/4332>.
- Polston JE, Hladky LL, Akad F and Wintermantel WM. 2008. First Report of Cucurbit yellow stunting disorder virus in Cucurbits in Florida. *Plant Disease*. 92:1251. <https://doi.org/10.1094/PDIS-92-8-1251B>
- Radouane N, Ezrari S, Belabess Z, Tahiri A, Tahzima R, *et al.* 2021. Viruses of cucurbit crops: current status in the Mediterranean Region. *Phytopathologia Mediterranea* 60: 493–519. <https://doi.org/10.36253/phyto-12340>
- Rojas MR, Macedo MA, Maliano MR, Soto-Aguilar M, Souza JO, *et al.* 2018. World Management of Geminiviruses. *Annual Review of Phytopathology* 56: 637–677. <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-080615-100327>
- Rubio L, Abou-Jawdah Y, Lin HX and Falk BW. 2001. Geographically distant isolates of the crinivirus Cucurbit yellow stunting disorder virus show very low genetic diversity in the coat protein gene. *Journal of General Virology*. 82: 929–933. <https://doi.org/10.1099/0022-1317-82-4-929>
- Rybicki EP. 1994. A phylogenetic and evolutionary justification for three genera of Geminiviridae. *Archives of Virology* 139: 49–77. <https://doi.org/10.1007/bf01309454>
- Sani I, Ismail SI, Abdullah S, Jalinas J, Jamian S and Saad N. 2020 A Review of the Biology and Control of Whitefly, *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae), with Special Reference to Biological Control Using Entomopathogenic Fungi. *Insects*. 10:11(9):619. <https://doi.org/10.3390/insects11090619>.
- Sufrin-Ringwald T and Lapidot M. 2011. Characterization of a synergistic interaction between two cucurbit-infecting begomoviruses: Squash leaf curl virus and Watermelon chlorotic stunt virus. *Phytopathology* 101: 281–289. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-06-10-0159>
- Syller J. 2012. Facilitative and antagonistic interactions between plant viruses in mixed infections. *Molecular Plant Pathology* 13:204–216. <https://doi.org/10.1111/j.1364-3703.2011.00734.x>
- Tzanetakis IE, Martin RR and Wintermantel WM. 2013. Epidemiology of criniviruses: An emerging problem in world agriculture. *Frontiers in microbiology* 4: 1–15. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2013.00119>
- Vargas-Salinas M, Medina-Hernández D and Holguín-Peña RJ. 2024. Increased begomovirus disease incidence and severity in cucurbits associated with the emergence of CuLCrV in mixed infection with SLCuV in Baja California Sur, Mexico. *Canadian Journal of Plant Pathology* 46: 421–433. <https://doi.org/10.1080/07060661.2024.2329162>
- Walkey DGA, Alhubaishi AA and Webb MJW. 1990. Plant virus diseases in The Yemen Arab Republic. *Tropical Pest Management* 36(3): 195–206. <https://doi.org/10.1080/09670879009371471>
- Wintermantel WM, Gilbertson RL, Natwick ET and McCreight JD. 2017. Emergence and epidemiology of Cucurbit yellow stunting disorder virus in the American Desert Southwest, and development of host plant resistance in melon. *Virus Research* 241: 213–219. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.virusres.2017.06.004>
- Wintermantel WM, Tian T, Chen C, Winarto N, Szumski S, *et al.* 2024. Emergence of watermelon chlorotic stunt virus in melon and watermelon in the Southwestern United States. *Plant Disease* 108: 3664. <https://doi.org/10.1094/PDIS-05-24-1009-PDN>