



## Fitopatología y comportamientos culturales: posible introducción de la cepa de chaya del *Cassava common mosaic virus* en Costa Rica

**Mauricio Montero-Astúa\***, Izayana Sandoval-Carvajal, Lisela Moreira-Carmona, Laboratorio de Fitopatógenos Obligados y sus Vectores, Centro de Investigación en Biología Celular y Molecular y Escuela de Agronomía, Universidad de Costa Rica, 11500-2060 San José, Costa Ric; **William Villalobos-Muller**, **Laura Garita-Salazar**, **Sofía Carvajal-Rojas**, Laboratorio de Fitopatógenos Obligados y sus Vectores, Centro de Investigación en Biología Celular y Molecular, Universidad de Costa Rica, 11500-2060 San José, Costa Rica.

\*Autor de  
correspondencia:  
Mauricio Montero-Astúa  
mauricio.monteroastua@  
ucr.ac.cr

Sección:  
Número Especial

Recibido:  
30 Julio, 2023  
Aceptado:  
15 Diciembre, 2023  
Publicado:  
30 Diciembre, 2023

Cita:  
Montero-Astúa M,  
Sandoval-Carvajal  
I, Moreira-Carmona  
L, Villalobos-Muller  
W, Garita-Salazar L  
y Carvajal-Rojas S.  
2023. Fitopatología  
y comportamientos  
culturales: posible  
introducción de la cepa  
de chaya del *Cassava  
common mosaic virus*  
en Costa Rica. Revista  
Mexicana de Fitopatología  
41(4): 7.  
DOI: [https://doi.  
org/10.18781/R.MEX.  
FIT.2023-3](https://doi.org/10.18781/R.MEX.FIT.2023-3)



### RESUMEN

**Objetivo/Antecedentes.** Las hojas del arbusto de chaya (*Cnidoscolus aconitifolius*) o árbol espinaca, o chicasquil (en Costa Rica), son parte de la tradición culinaria Mesoamericana, con origen en el sur de México y Guatemala. El objetivo de este trabajo fue verificar la naturaleza viral de la enfermedad de una planta de chaya con mosaico detectada e identificar la especie del virus.

**Materiales y Métodos.** La detección viral se realizó mediante TEM, RT-PCR y secuenciación parcial empleando imprimadores degenerados para potexvirus. Se realizaron pruebas de patogenicidad mediante inoculaciones mecánicas empleando plantas de *Nicotiana benthamiana* y de chaya.

**Resultados.** Se reporta la detección del CsCMV en una planta de chaya con síntomas de mosaico. La patogenicidad y asociación del virus con los síntomas se demostraron mediante su inoculación en *Nicotiana benthamiana* y en plantas de chaya. Nuestra hipótesis es que corresponde a una introducción reciente del virus y se discute cómo las tradiciones culturales influyen en la distribución de los virus de plantas.

**Conclusión.** Los hallazgos confirman la presencia de un virus relacionado al CsCMV, previamente no informado para Costa Rica, en *Cnidoscolus aconitifolius*. En este trabajo resaltan la necesidad de estudiar su distribución y diversidad a través de Latinoamérica.

**Palabras clave:** chicasquil, distribución de virus, *Cnidoscolus aconitifolius*, var. Chayamansa, var. Estrella.

## INTRODUCCIÓN

La chaya o árbol de la espinaca (*Cnidoscolus aconitifolius* spp. *aconitifolius*, Euphorbiaceae; syn. *Cnidoscolus chayamansa*) o el ‘chicasquil’ como se le conoce en Costa Rica, es un arbusto mesoamericano, probablemente originario del sur de México y Guatemala, y distribuido desde el sur de Texas hasta Sudamérica. Fue introducido a las islas del Caribe y de ahí a Florida, África tropical, Asia y Oceanía. La chaya ha sido cultivada desde tiempos prehispánicos y se usa para la medicina tradicional, en la cocina indígena y tradicional de varios países, incluido Costa Rica (Ebel *et al.*, 2019; Ross-Ibarra and Molina-Cruz, 2002).

Al menos cuatro variedades cultivadas (‘Chayamansa’, ‘Redonda’, ‘Estrella’ y ‘Picuda’) son reconocidas en Yucatán y Guatemala, además de las formas silvestres de la especie. La planta se propaga de forma clonal mediante esquejes de tallo, ya que estas variedades producen pocas o ninguna semilla (Ebel *et al.*, 2019; Ross-Ibarra and Molina-Cruz, 2002). En Costa Rica, Hammel *et al.* (2010) mencionaron que se cultivan al menos dos variedades, la más común y distribuida se llama ‘Chicasquil’ y parece corresponder con la variedad ‘Picuda’, mientras que la variedad ‘Redonda’ es muy rara y se encuentra principalmente en la región de Baja Talamanca, donde se conoce como chaya entre las comunidades indígenas.

En marzo de 2020, se observaron síntomas de mosaico es un nuevo crecimiento de un esqueje plantado de chaya (muestra 20.222, Cuadro 1) en un traspatio en

**Cuadro 1.** Muestras de chaya (*Cnidoscolus aconitifolius*) evaluadas para la presencia de síntomas virales y empleadas como fuente de estacas para los ensayos de transmisión.

Código de muestras	Cantón, Provincia	Fecha de recolecta	Variedad	Síntomas	RT-PCR <sup>x</sup>
20.222	Moravia, San José	4/2020	Estrella	Mosaico	Positivo <sup>y</sup>
<b>20.439<sup>z</sup></b>	Montes de Oca, San José	11/2020	Picuda	No	Negativo
20.451	Pococí, Limón	11/2020	Estrella	No	Negativo
<b>21.030<sup>z</sup></b>	Vázquez de Coronado, San José	2/2021	Chayamansa	No	Negativo
<b>21.031<sup>z</sup></b>	Alajuela, Alajuela	2/2021	Picuda	No	Negativo

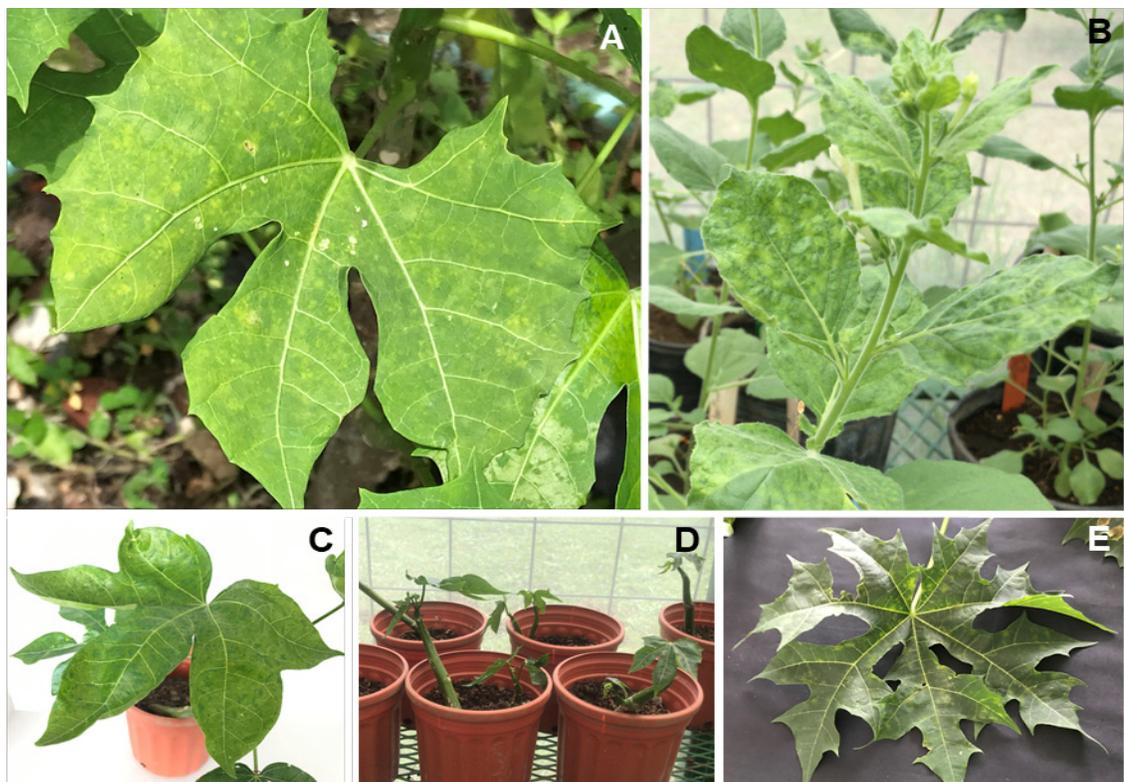
<sup>x</sup>Retro-transcripción-Reacción en Cadena de la Polimerasa con el par de iniciadores Potex4/Potex5 (Miglino *et al.*, 2006).

<sup>y</sup>Número de acceso GenBank OK642586, secuencia parcial RdRp.

<sup>z</sup>Códigos en negrita. Se obtuvieron estacas (esquejes de tallo) para establecer plantas para ensayos de inoculación (postulados de Koch modificados).

Moravia, San José (9.964091, -84.041644). Los esquejes fueron un regalo de familiares y amigos indicando que era “chaya, un árbol medicinal del sur de México”. A medida que la planta se desarrollaba, un mosaico verde claro/verde oscuro fue notorio en todas las hojas (Figura 1a, b). La planta se parece a la chaya (chicasquil), pero la morfología foliar presentaba algunas diferencias. No existe una tradición de reconocimiento de variedades de chaya en Costa Rica, y encontramos discrepancias en las ilustraciones para las variedades entre Ebel *et al.* (2019), Ross-Ibarra y Molina-Cruz (2002), especialmente la var. ‘Chayamansa’. Así, nuestra identificación de las variedades es tentativa, con base en las descripciones e ilustraciones de los autores. La planta sintomática parece ser la var. ‘Estrella’ (poco común en Costa Rica). Se conjeturó que los síntomas observados corresponden a una infección viral, por lo que el objetivo de este trabajo fue verificar la naturaleza viral de la enfermedad de la planta e identificar la especie del virus.

Para probar la hipótesis de una presunta infección viral, esquejes de la planta sintomática fueron sembrados en recipientes plástico para vivero #3000 (volumen



**Figura 1.** Muestra de chaya (*Cnidoscolus aconitifolius*) 20.222, tentativamente var. ‘Estrella’, con síntomas de mosaico y positiva para *Cassava common mosaic virus* (CsCMV) (A). Inoculación mecánica de la muestra 20.222 en *Nicotiana benthamina* (B) y en chaya, tentativamente var. ‘Chayamansa’ (C) mostrando síntomas de mosaico. Esquejes de la muestra 21.030 establecidas en invernadero de LaFOV-CIBCM (D). Morfología foliar de var. ‘Picuda’ (E).

3 galones) usando suelo del sitio de recolección. La planta (20.222) se conserva en LaFOV-CIBCM (Universidad de Costa Rica, San Pedro, San José), invernadero A (casa con malla a prueba de áfidos con techo de policarbonato).

Para las pruebas de transmisión a otros hospederos, se trituró tejido foliar fresco de la chaya sintomática, en un buffer de fosfato de potasio (0.05M, pH 7.0) y se inoculó frotando un hisopo húmedo con el extracto de la hoja en la segunda y tercera hoja más jóvenes (de arriba hacia abajo) de 12 plantas de *Nicotiana benthamiana* rociadas previamente con carborundum. Las plantas de *N. benthamiana* tenían alrededor de dos meses de edad desde su germinación, se conservaron en el invernadero B LaFOV-CIBCM, en recipientes plásticos de vivero #100 con suelo esterilizado con vapor. Además, se inocularon 12 plantas sólo con amortiguador de fosfatos como controles. Las plantas fueron evaluadas una vez cada siete días, después de la inoculación (ddi). Un trozo del mismo tejido sintomático de chaya fue fijado con solución de Karnovsky en 0.05 M de buffer de cacodilato pH 7 a 6 - 8 °C y posteriormente fue procesado para microscopia electrónica de transmisión (TEM, por sus siglas en inglés) siguiendo protocolos previamente descritos (Montero-Astúa *et al.*, 2008).

Se extrajeron los ácidos ribonucleicos totales (ARN) de la chaya (muestra 20.222) y de la *N. benthamiana* (i20.222-Nb) sintomática, siguiendo el protocolo del RNeasy® Plant Mini Kit (Qiagen, Alemania). Se obtuvo cDNA por retrotranscripción con el Maxima H minus first strand cDNA kit (Thermo Scientific, Lituania), siguiendo el protocolo del fabricante. Se analizaron las cADN para detectar la presencia del género *Potexvirus* con iniciadores degenerados específicos del género viral, Potex4 (5'-AGCATGGCGCCATCTTGTGACTG-3') / Potex5 (5'-CTGAAGTCAACAATGGGTGAAGAA-3'), que amplifican 280 bp (Miglino *et al.*, 2006) en un volumen de reacción final de 25 µL, con 2 µL de la cADN, 1X DreamTaq PCR Master Mix (Thermo Scientific, Lituania), y 200 nM de cada iniciador. Las reacciones se llevaron a cabo en un termociclador (MJMini, Bio-Rad, Singapore) con las siguientes condiciones: 94 °C x 2 min; 45 ciclos (94 °C x 30 s; 60 °C x 1 min; 68 °C x 1 min); 72 °C x 10 min. Además, se prepararon reacciones de PCR con pares de iniciadores para potexvirus (5'-TCAGTRTTDGCRTCRAARGT-3') / Potex5V (5'-CAYCARCARGCMAARGAYGA-3') o Potex2RC (5'-AGCATRGCNSCRT-CYTG-3') / Potex5V; para los cuales los amplicones esperados son de 735 bp y 584 bp, respectivamente (van der Vlugt y Berendsen, 2002) con las mismas condiciones de PCR antes mencionadas y con el perfil térmico 95 °C x 5 min; 35 x (92 °C x 30 s; 51.5 °C x 30 seg; 72 °C x 10 min); 72 °C x 10 min. Se incluyeron controles negativos (mezcla de reacción PCR sin cADN, reemplazado con agua) en todas las PCR corridas, se emplearon como controles positivos ARN de tejido foliar infectado con los potexvirus *Plantago asiatica mosaic virus* (PIAMV) y *Cymbidium mosaic virus* (CymMV) de la colección CIBCM-UCR (Montero-Astúa *et al.*, 2017).

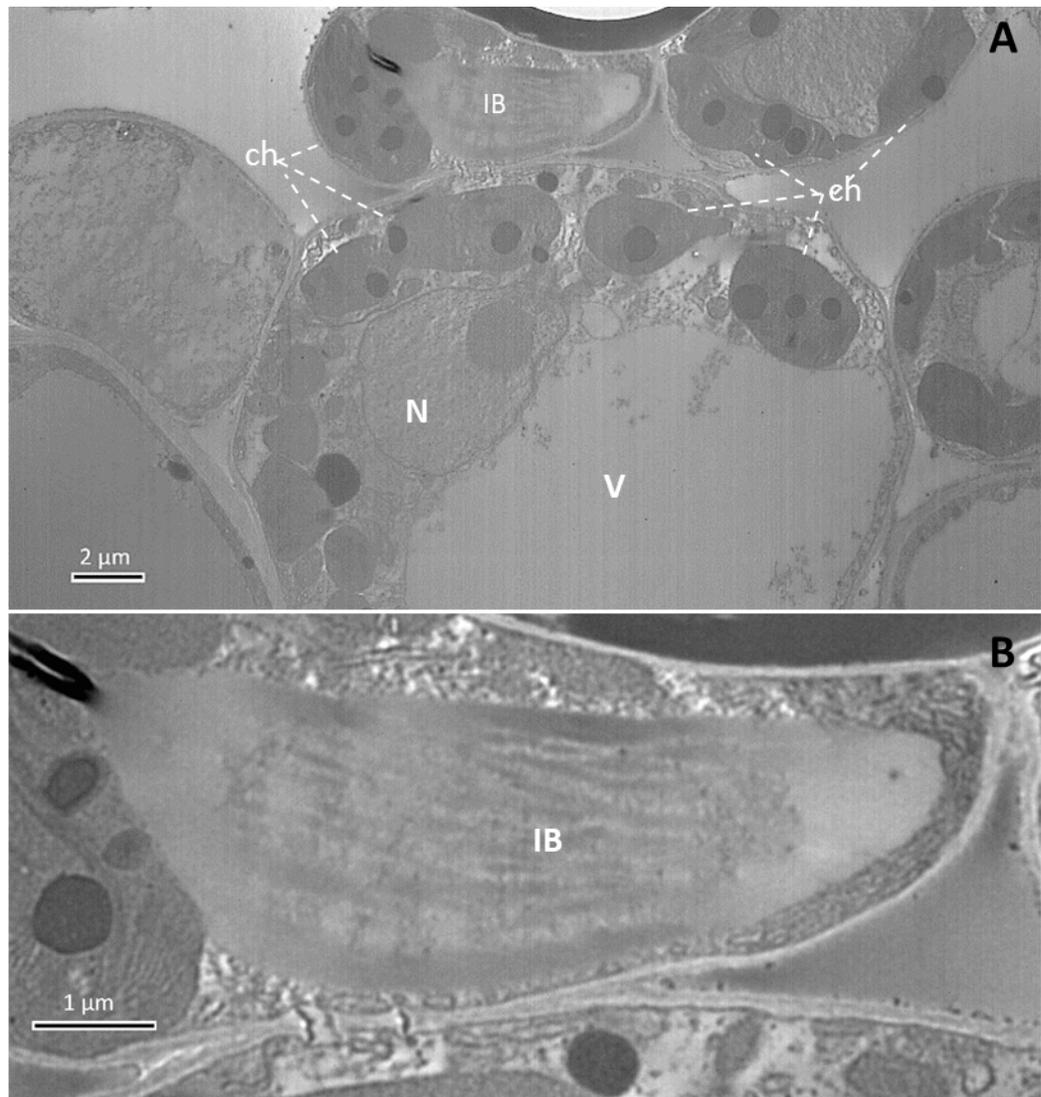
Los productos de la amplificación se visualizaron en un gel de agarosa al 1 % con buffer 1X TAE (40 mM Tris base, 20 mM ácido acético glacial y 1 mM EDTA) a 90 voltios, empleando GelRed® (10000X en agua, Biotium, USA) como agente de tinción de ácido nucleico, en un buffer de carga de muestra (TriTrack DNA Loading Buffer 6X, Thermo Scientific, Lituania) y se observó en un transluminador de luz ultravioleta (55W, BXT-26.M, Uvitec, Francia). Dos amplicones fueron enviados a Macrogen (Macrogen Inc., Corea del Sur) para su purificación y secuenciación (Sanger), en ambas direcciones, empleando los mismos pares de iniciadores usados para la amplificación. Las secuencias fueron editadas para la obtención de los contig en BioEdit (v.7.0.5.3). Se descargaron secuencias de CsCMV del GenBank y se realizó un análisis filogenético usando MEGA X (v.10.1.5) con el modelo estadístico de Máxima Verosimilitud, empleando el modelo de sustitución de nucleótidos Tamura-Nei (TN93) y modelando la no-uniformidad de las tasas evolutivas junto con una distribución gama discreta (+G). La prueba de la filogenia se realizó empleando un “bootstrap” de 2000 réplicas.

Después de identificar la presencia de un virus relacionado con los síntomas, se identificaron 13 plantas adicionales de chicasquil, en diferentes ubicaciones y se evaluaron de forma visual para síntomas de mosaico. Se tomaron muestras de cuatro de esas plantas (una hoja completamente expandida/ planta) para analizar más a fondo por medio de RT-PCR con los iniciadores Potex4/Potex5, como se describió anteriormente (Cuadro 1). Se realizaron postulados modificados de Koch para virus de plantas, para ello se sembraron esquejes de tallo de tres de esas plantas adicionales muestreadas y negativas para la presencia de potexvirus por RT-PCR (20.439, 21.030, 21.031, Cuadro 1) en macetas de plástico de viveros #400 con suelo esterilizado a vapor y conservados en el invernadero B LaFOV-CIBCM. Cuatro meses después de establecidas las plantas, éstas fueron inoculadas con la muestra 20.222, como se describió anteriormente. Además, un esqueje de cada planta madre fue inoculado con un buffer como control, en total 13 plantas de chicasquil fueron inoculadas con el virus y tres como control. Las plantas fueron evaluadas una vez cada 7 días hasta los 35 ddi. Se recolectó el tejido foliar de la chaya sintomática y se obtuvo una muestra compuesta según origen de los esquejes (n=3, 20.439, 21.030, 21.031). Las muestras se conservaron a -35 °C y evaluaron por RT-PCR con el par de iniciadores Potex5/Potex5 previamente descrito.

Se desarrolló un mosaico clorótico en tres plantas de *N. benthamiana* 28 días después de inoculación mecánica con la muestra 20.222. Una segunda inoculación se realizó para confirmar los síntomas, usando tejido de *N. benthamiana* como inóculo sintomático, obtenido de la inoculación anterior; y tres de cuatro *N. benthamiana* presentaron en el follaje un mosaico clorótico severo y ampollas a los 28 ddi (Figure 1c).

En secciones ultrafinas obtenidas del tejido foliar de la chaya sintomática (20.222), se observaron por TEM, cloroplastos que perdieron la forma lenticular

típica, alteración o ausencia de tilacoides, así como una creciente presencia de gránulos osmiofílicos (Figura 2). Estas alteraciones son similares a las descritas para CsCMV en yuca por Zanini *et al.* (2021). No se observaron partículas o agregados (rueda de molino) asociados a potyvirus, partículas isométricas (como los cucumovirus), bacilliformes (badnavirus) o en forma de bala (rhabdovirus de plantas). Los núcleos presentaron una apariencia regular, sin inclusiones ni partículas virales. Se



**Figura 2.** Observaciones por microscopía electrónica de transmisión de tejido foliar de chayote (*Cnidoscolus aconitifolius*) con síntomas de mosaico detectada en Costa Rica. Daño observado en los cloroplastos (ch), con pérdida de su forma típica y de los tilacoides, además de una inclusión bandeada (IB), como las asociadas con potyvirus (A). Detalle de la IB (B). N: núcleo, V: vacuola.

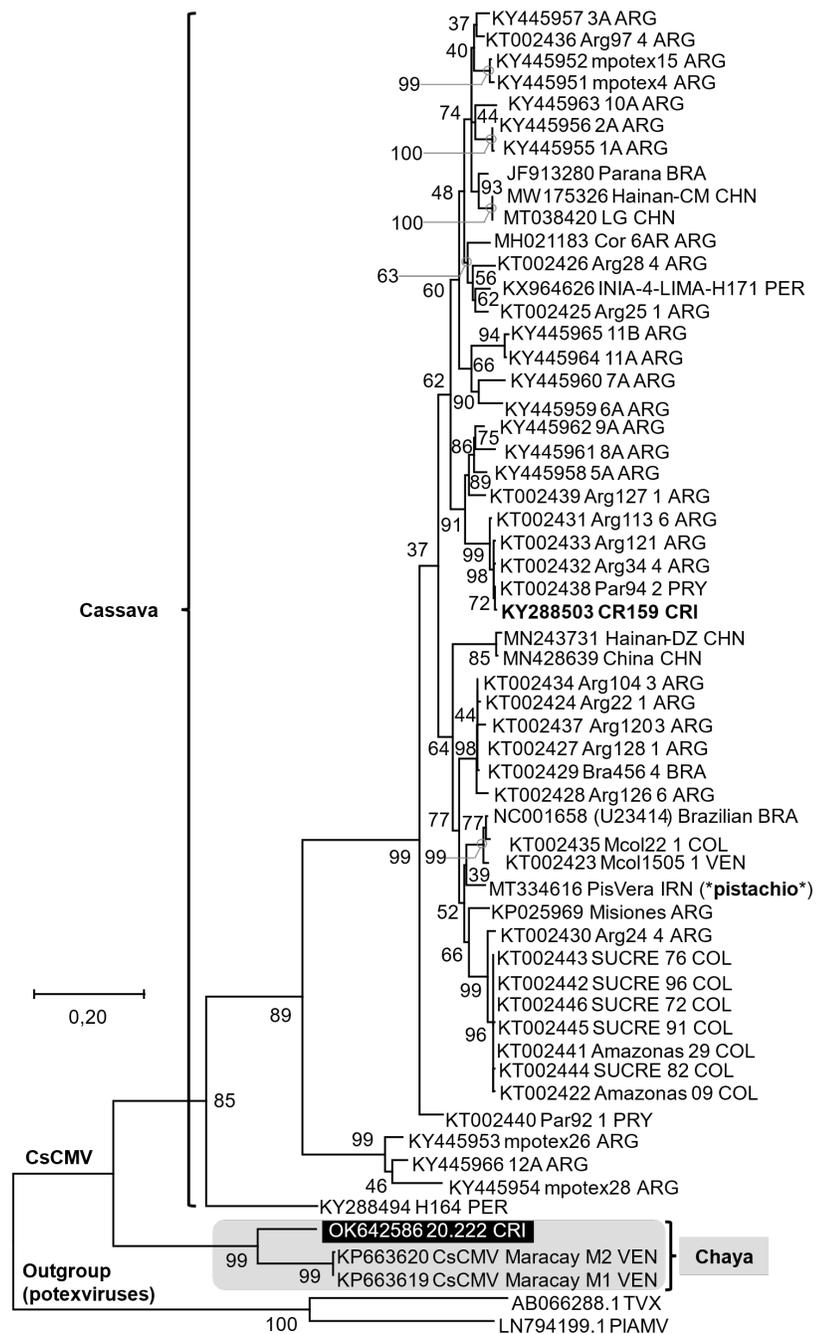
observaron inclusiones bandeadas en la muestra (Figura 2), semejantes a las reportadas para los potexvirus y a las reportadas para CsCMV en chaya (Zettler Elliott, 1986) y yuca (Zanini *et al.*, 2014).

La chaya (20.222) y tejido sintomático de *N. benthamiana* inoculadas (iNb-20.222) dieron positivo a potexvirus mediante RT-PCR con varios iniciadores degenerados para el género viral. La secuenciación de los amplicones obtenidos de la muestra de chaya (20.222) y de *N. benthamiana* (iNb-20.222) produjo secuencias parciales correspondientes al virus del mosaico común de la yuca (CsCMV), lo cual resultó en la identificación del mismo patógeno viral, tanto en chaya (muestra 20.222) como en la *N. benthamiana* inoculada - sintomática (iNb-20.222). Las secuencias obtenidas de los amplicones con diferentes pares de iniciadores se superpusieron, se obtuvo una secuencia final para la muestra sintomática de chaya (20.222) y se depositó en el GenBank, (Número de Acceso OK642586). El árbol filogenético generado al comparar la secuencia obtenida en este estudio y varias para CsCMV disponibles del GenBank demostró que la secuencia de chaya de Costa Rica agrupa en un clúster independiente con secuencias de CsCMV-chaya de Venezuela (Mejías *et al.*, 2015) y separadas de secuencias de CsCMV de yuca, incluyendo a la reportada como proveniente de Costa Rica (Lozano *et al.*, 2017) (Figura 3).

Se buscaron síntomas de mosaico en varios sitios, con un total de 13 arbustos de chaya evaluados de forma visual, además de la muestra sintomática (20.222) que inicio este estudio. No se observaron síntomas como en la muestra 20.222 (Cuadro 1). Cuatro muestras adicionales seleccionadas dieron negativo para potexvirus por RT-PCR (Cuadro 1).

Solo tres plantas (tentativa var. 'Chayamansa' originaria de la muestra 21.030) presentaron síntomas de mosaico 21 ddi y se confirmó su infección con CsCMV por RT-PCR de un total de 13 plantas de chaya inoculadas con la muestra 20.222. No se presentaron síntomas a los 35 ddi en ninguno de los 4/4 arbustos de la var. 'Picuda' propagados por esquejes a partir de cada una de las muestras 20.439 y 21.031, respectivamente. Así, se cumplieron los postulados modificados de Koch, y se demostró la patogenicidad del virus en la chaya. Asimismo, se observó una reacción diferencial entre las variedades: la var. 'Picuda' costarricense parece resistente.

El virus del mosaico común de la yuca (CsCMV, por sus siglas en inglés) es un miembro de los *Potexvirus*, *Alphaflexiviridae*, que infecta a la yuca y otros hospedantes en varios países de Sudamérica, como Brasil, Colombia, Paraguay, Perú y Argentina (Costa y Kitajima, 1972; Di Feo *et al.*, 2015; Fernandez *et al.*, 2017; Tascon *et al.*, 1975), así como en China (Tuo *et al.*, 2020). El virus se transmite mediante la reproducción asexual del tejido vegetal y no se conoce ningún vector (Costa y Kitajima, 1972). En la actualidad, se considera un patógeno re-emergente



**Figura 3.** Análisis filogenético de la secuencia parcial del ORF de la replicasa (618 nucleótidos) del virus del mosaico común de la yuca (CsCMV, por sus siglas en inglés). Sombreado en gris están los aislamientos del hospedero chaya (*Cnidioscolus aconitifolius*), sombreado en negro el aislamiento de chaya de Costa Rica y en negritas la secuencia de CsCMV de yuca (*Manihot esculenta*) reportada con origen de de Costa Rica. Códigos de los aislamientos: número de accesión de GenBank, identificación del aislamiento y código de tres letras de país. Análisis de Máxima Verosimilitud con modelo de Tamura-Nei y distribución Gamma con 2000 repeticiones (método de “bootstrap”) en MEGA X.

en Argentina (Zanini *et al.*, 2018), mientras que en Colombia no se asocia con una alta incidencia o impacto económico (Lozano *et al.*, 2017).

Una cepa de CsCMV se reportó inicialmente en chaya (CsCMV-Ch) en Florida (EE.UU.) y Yucatán (México). La cepa CsCMV-Ch tiene relación serológica, aunque es diferente de las cepas que infectan la yuca sudamericana (Elliott y Zettler, 1987; Zettler y Elliott, 1986). A la fecha, se ha reportado infecciones de CsCMV en chaya de Florida (por material vegetal introducido de Puerto Rico, Zettler y Elliott, 1986), México (Elliott y Zettler, 1987), Tuvalu (Jones *et al.*, 1998) y Venezuela (Mejías *et al.*, 2015).

La presencia del CsCMV en yuca en Costa Rica no ha sido confirmada, no existen reportes oficiales, ni se han encontrado publicaciones locales, tesis o boletines con resultados de su detección. Asimismo, ni la base de datos global de EPPO (<https://gd.eppo.int/>) ni el compendio CABI (<https://www.cabidigitallibrary.org/doi/10.1079/cabicompndium>) incluyen a Costa Rica en la distribución geográfica de este virus. Existe una secuencia de CsCMV reportada de un acceso costarricense de yuca (ver tabla suplementaria 1 en Lozano *et al.*, 2017), la cual fue obtenida de material recolectado en el 2012 y conservado *in vitro* en el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT, Colombia). Se sugiere la necesidad de confirmar la actual presencia del virus en Costa Rica *in situ*, así como en el caso de Argentina (Di Feo *et al.*, 2015).

Consideramos pertinente, poner más atención al hallazgo aquí informado: i) la diversidad de cepas CsCMV, ii) transmisión mecánica eficiente, iii) re-emergencia de la enfermedad en Sudamérica, iv) la capacidad de causar enfermedades sin la presencia de otros virus de la yuca, v) el cambio climático que puede alterar la interacción virus-planta, dado que vi) la yuca es un alimento de subsistencia y básico en diferentes regiones (Lozano *et al.*, 2017; Venturini *et al.*, 2016; Zanini *et al.*, 2014, 2018).

La detección de CsCMV aquí reportada no es una confirmación de la presencia de la enfermedad del mosaico común de la yuca (CCMD) en Costa Rica, ya que el análisis filogenético con las únicas secuencias parciales del virus de la chaya (Costa Rica y Venezuela) se agruparon de forma independiente a los aislados del virus que afecta a la yuca. Investigadores venezolanos realizaron muestreos en algunos estados de Venezuela y no detectaron el CsCMV en plantas de yuca (Chaparro-Martínez y Trujillo-Pinto, 2003), sin embargo, la cepa de la chaya se reportó en Venezuela (Mejías *et al.*, 2015). Nuestra hipótesis es que la infección aquí reportada, es una introducción independiente de la cepa de chaya de CsCMV (CsCMV-Ch) y quizá reciente en Costa Rica porque i) el nombre de chaya no es ampliamente usado en el Valle Central de Costa Rica; ii) la variedad 'Estrella' es desconocida en el país; iii) los esquejes compartidos como "la chaya, un árbol medicinal del sur de México" indica algo extranjero o nuevo, no relacionado con el arbusto comestible

‘chicasquil’; y iv) el análisis filogenético obtenido sugirió una cepa diferente en comparación con secuencias de CsCMV que infecta a la yuca (Figura 3).

La detección de CsCMV en un arbusto de chaya en Costa Rica es un ejemplo de la facilidad para propagar virus mediante la propagación vegetativa, y llama la atención sobre factores importantes que considerar; saber, i) un alto riesgo de introducción a nuevas regiones y países en plantas propagadas de forma vegetativa, debido al movimiento humano, factores socioeconómicos y tradiciones culturales. En este caso, el uso de plantas medicinales y la tradición de compartir esquejes y semillas, entre familias y amigos ayuda a propagar y diseminar las plantas y sus enfermedades. Las especulaciones económicas o las demandas de los consumidores pueden exigir a los productores que intercambien material vegetal entre regiones de un país, o incluso entre países sin una vigilancia fitosanitaria, como fue el caso mencionado para la yuca en el norte de Argentina (Zanini *et al.*, 2018), así como para la uchuva (*Physalis peruviana*) y varios *Passiflora* spp. en Colombia (Rodríguez *et al.*, 2016). ii) En consecuencia, el problema fitopatológico requiere de un enfoque transdisciplinario con la participación de fitopatólogos, biólogos, sociólogos, políticos y comunicadores sociales, entre otras disciplinas. iii) Desde otra perspectiva, las tradiciones locales y los recursos genéticos tradicionales de una región en particular podrían estar en riesgo debido a fitopatógenos introducidos, a los cuales las plantas locales, un reservorio genético, son ajenas al virus.

Los hallazgos confirman la presencia de un virus relacionado al CsCMV, previamente no informado para Costa Rica, en *Cnidioscolus aconitifolius*. A la vez se generan nuevas interrogantes e hipótesis que apuntan a la necesidad de probar la susceptibilidad de diferentes variedades de *C. aconitifolius* a CsCMV-Ch y amerita mayores estudios de la ocurrencia de CsCMV en yuca en Costa Rica.

## AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Carlos Chacón Díaz y Luis Orlando Barboza Barquero (Universidad de Costa Rica) por proporcionar el material vegetal. Esta investigación fue financiada por la Universidad de Costa Rica (proyecto 801-C0-274 y actividad de investigación 801-A1801).

## LITERATURA CITADA

- Chaparro-Martínez EI and Trujillo-Pinto G. 2003. Enfermedades virales en el cultivo de yuca (*Manihot esculenta* Crantz) en algunos estados de Venezuela. Revista de la Facultad de Agronomía 20:461-467. [http://ve.scielo.org/scielo.php?script=sci\\_abstract&pid=S0378-78182003000400006&lng=es&nrm=is&tlng=en](http://ve.scielo.org/scielo.php?script=sci_abstract&pid=S0378-78182003000400006&lng=es&nrm=is&tlng=en)
- Costa AS and Kitajima EW. 1972. *Cassava common mosaic virus*. CMI/ABB Description of Plant Viruses No. 90. Commonwealth Agricultural Bureaux and the Association of Applied Biologists. Wm. Cuiross and Son Ltd., UK. 4p.

- Di Feo L, Zanini A, Rodríguez Pardina P, Cuervo M, Carvajal-Yepes M and Cuellar WJ. 2015. First Report of *Cassava common mosaic virus* and Cassava frogskin-associated virus Infecting Cassava in Argentina. *Plant Disease* 99:733-733. <https://doi.org/10.1094/PDIS-10-14-1088-PDN>
- Ebel R., Méndez Aguilar MJ, Castillo-Cocom JA and Kissmann S. 2019. Genetic diversity in nutritious leafy green vegetable - Chaya (*Cnidoscolus aconitifolius*). Pp. 161-189. In: Nandwani D (eds) Genetic Diversity in Horticultural Plants. Sustainable Development and Biodiversity. Vol 22. Springer, Cham. 297p. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-96454-6\\_6](https://doi.org/10.1007/978-3-319-96454-6_6)
- Elliott MS and Zettler FW. 1987. *Cassava common mosaic virus* infections of chaya (*Cnidoscolus aconitifolius*) in Yucatán, Mexico. *Plant Disease* 71:353-356. [https://www.apsnet.org/publications/PlantDisease/BackIssues/Documents/1987Articles/PlantDisease71n04\\_353.pdf](https://www.apsnet.org/publications/PlantDisease/BackIssues/Documents/1987Articles/PlantDisease71n04_353.pdf)
- Fernandez E, Espinoza I, Lozano I, Bolaños C, Carvajal-Yepes M and Cuellar WJ. 2017. First Report of Cassava Common Mosaic Disease and *Cassava common mosaic virus* Infecting Cassava (*Manihot esculenta*) in Peru. *Plant Disease* 101:1066-1066. <https://doi.org/10.1094/PDIS-10-16-1540-PDN>
- Hammel BE, Grayum MH, Herrera C and Zamora N (eds). 2010. Manual de plantas de Costa Rica. Available at: Manual de plantas de Costa Rica. <http://legacy.tropicos.org/Name/12802542?projectid=66>
- Jones P, Devonshire J, Dabek A and Howells C. 1998. First report of Cassava common mosaic potexvirus infecting chaya (*Cnidoscolus chayamansa*) in Tuvalu. *Plant Disease* 82:591-591. <https://doi.org/10.1094/PDIS.1998.82.5.591B>
- Lozano I, Leiva AM, Jimenez J, Fernandez E, Carvajal-Yepes M, Cuervo M and Cuellar WJ. 2017. Resolution of cassava-infecting alphaflexiviruses: Molecular and biological characterization of a novel group of potexviruses lacking the TGB3 gene. *Virus Research* 241:53-61. <https://doi.org/10.1016/j.virusres.2017.03.019>
- Mejías A, Rodríguez-Román E, Romano M, Zambrano K and Marys E. 2015. New record of cassava common mosaic virus infecting chaya (*Cnidoscolus chayamansa* McVaug) in Venezuela. *Plant Disease* 99:1190-1190. <https://doi.org/10.1094/PDIS-02-15-0132-PDN>
- Miglino R, Jodlowska A and Van Schadewijk AR. 2006. Detection and identification of a novel potexvirus infecting *Allium* by paramagnetic beads ssRNA isolation and one tube RT-PCR assay with a new potexvirus genus primer set. *Acta Horticulturae* 722:285-292. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2006.722.35>
- Montero-Astúa M, Garita L, Vásquez E, Hammond J and Moreira L. 2017. Detection of *Plantago asiatica* mosaic virus in lily hybrid plants (*Lilium* spp.) in Costa Rica grown from imported bulbs. *Australasian Plant Disease Notes* 12:57. <https://doi.org/10.1007/s13314-017-0281-2>
- Montero-Astúa M, Chacón-Díaz C, Aguilar E, Rodríguez C, Garita L, Villalobos W, Moreira L, Hartung J and Rivera C. 2008. Isolation and molecular characterization of *Xylella fastidiosa* from coffee plants in Costa Rica. *Journal of Microbiology* 46:482-490. <https://doi.org/10.1007/s12275-008-0072-8>
- Rodríguez MH, Niño NE, Cutler J, Langer J, Casierra-Posada F, Miranda, D, Bandte M and Büttner C. 2016. Certificación de material vegetal sano en Colombia: Un análisis crítico de oportunidades y retos para controlar enfermedades ocasionadas por virus. *Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas* 10:164-175. <http://dx.doi.org/10.17584/rcch.2016v10i1.4921>
- Ross-Ibarra J and Molina-Cruz A. 2002. The ethnobotany of chaya (*Cnidoscolus aconitifolius* s.sp. *aconitifolius* Breckon): A nutritious Maya vegetable. *Economic Botany* 56:350-365. [https://doi.org/10.1663/0013-0001\(2002\)056\[0350:TEOCCA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1663/0013-0001(2002)056[0350:TEOCCA]2.0.CO;2)
- Tascon Â, Kitajima EW and Costa AS. 1975. Microscopia eletrônica do vírus do mosaico comum da madioca nos tecidos foliares de diferentes plantas hospedeiras. *Bragantia* 34:5-10. <https://doi.org/10.1590/S0006-87051975000100023>
- Tuo DC, Zhao GY, Yan P, Li RM, Chen X, Wang WQ, Li XY, Yao Y, Cui HG, Shen WT and Zhou P. 2020. First report of Cassava common mosaic virus infecting cassava in mainland China. *Plant Disease* 104:997-997. <https://doi.org/10.1094/PDIS-08-19-1585-PDN>
- Venturini MT, Araújo TDS, Abreu EFM, Andrade ECD, Santos VDS, Silva MRD and Oliveira E JD. 2016. Crop losses in Brazilian cassava varieties induced by the Cassava common mosaic virus. *Scientia agricola (Piracicaba, Braz.)* 73:520-524. <https://doi.org/10.1590/0103-9016-2015-0374>
- van der Vlugt RAA and Berendsen M. 2002. Development of a general potexvirus detection method. *European Journal of Plant Pathology* 108:367-371. <https://doi.org/10.1023/A:1015644409484>

- Zanini AA, Cuellar WJ, Celli MG, Luque AV, Medina RD, Conci VC and Di Feo LV. 2018. Distinct strains of the re-emergent *Cassava common mosaic virus* (genus: Potexvirus) infecting cassava in Argentina. *Plant Pathology* 67:1814-1820. <https://doi.org/10.1111/ppa.12869>
- Zanini AA, Di Feo LV, Luna DF, Paccioretti P, Collavino A and Rodriguez MS. 2021. Cassava common mosaic virus infection causes alterations in chloroplast ultrastructure, function, and carbohydrate metabolism of cassava plants. *Plant Pathology* 70:195-205. <https://doi.org/10.1111/ppa.13272>
- Zanini AA, Rodríguez- Pardina P, Luque A and Di Feo LV. 2014. Identificación y caracterización de Cassava common mosaic virus en cultivos de mandioca en Argentina. *Ciencia y Tecnología de los Cultivos Industriales* 4:31-38. <https://ri.conicet.gov.ar/handle/11336/35246>
- Zettler FW and Elliott MS. 1986. An antigenically distinct strain of cassava common mosaic virus infecting *Cnidocolus aconitifolius*. *Phytopathology* 76:632-638. [https://www.apsnet.org/publications/phytopathology/backissues/Documents/1986Articles/Phyto76n06\\_632.pdf](https://www.apsnet.org/publications/phytopathology/backissues/Documents/1986Articles/Phyto76n06_632.pdf)