

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS
GRADUAÇÃO EM AGRONOMIA

TAIS VIANA SOARES

**ANÁLISE DOS PERFIS ESPECÍFICOS DA PROTEÍNA CAPSIDIAL DE
BEGOMOVÍRUS DE POPULAÇÕES GENETICAMENTE DIFERENCIADAS**

Uberlândia – MG

2019

TAIS VIANA SOARES

**ANÁLISE DOS PERFIS ESPECÍFICOS DA PROTEÍNA CAPSIDIAL DE
BEGOMOVÍRUS DE POPULAÇÕES GENETICAMENTE DIFERENCIADAS**

Trabalho de conclusão de curso apresentado à
Universidade Federal de Uberlândia, como parte das
exigências do Curso de graduação em Agronomia,
para obtenção do título de “Engenheira Agrônoma”.

Orientador: Prof. Dr. Alison Talis Martins Lima

Uberlândia – MG

2019

TAIS VIANA SOARES

**ANÁLISE DOS PERFIS ESPECÍFICOS DA PROTEÍNA CAPSIDIAL DE
BEGOMOVÍRUS DE POPULAÇÕES GENETICAMENTE DIFERENCIADAS**

Trabalho de conclusão de curso apresentado à
Universidade Federal de Uberlândia, como parte das
exigências do Curso de graduação em Agronomia,
para obtenção do título de “Engenheira Agrônoma”.

Uberlândia, 16 de julho de 2019

Banca Avaliadora

Prof. Dr. Alison Talis Martins Lima
(Orientador)

Eng. Agr. Ivair José de Moraes Júnior
(Membro)

Eng. Agr. Matheus de Moraes Santos
(Membro)

AGRADECIMENTOS

Primeiramente a Deus, por ter dado a fé necessária para acreditar e lutar pelos meus sonhos e objetivos, por ter me dado coragem, determinação, persistência, e por ser meu guia em todas as escolhas e caminhos traçados até aqui.

A minha família, meu pai Romildo Viana, meu irmão Marcos Vinicius e a minha mãe Eliamar Silvestre por possibilitarem minha dedicação integral aos estudos e pelo apoio em todas as minhas necessidades durante a graduação, em especial minha mãe Eliamar pelo exemplo de pessoa guerreira, mãe dedicada, amiga, que sonhou cada detalhe junto comigo na luta por essa conquista tão especial, minha eterna inspiração!

Aos amigos e familiares pela torcida e apoio.

Aos mestrandos Matheus Moraes e Ivair Junior que me prestaram todo apoio durante a execução desse trabalho.

Ao Prof. Dr. Alison Lima, pela confiança e apoio para a realização desse trabalho.

E por todos que contribuíram de alguma forma para realização desse sonho!

RESUMO

Os begomovírus infectam plantas dicotiledôneas em praticamente todo o mundo. Eles possuem morfologia icosaédrica geminada com o genoma composto por DNA de fita simples circular. Os begomovírus são transmitidos por um complexo críptico de espécies de moscas brancas (*Bemisia tabaci*) e a transmissão é dependente da proteína capsial (CP). Neste estudo, foi analisada a sequência codificadora da CP de isolados de begomovírus coletados em escala global e disponíveis no GenBank. A análise multivariada de componentes principais (“Principal Component Analysis”, PCA) foi empregada para determinar a estrutura genética da meta-população dos begomovírus. As posições de nucleotídeos que mais contribuíram para a divergência entre as subpopulações foram mapeadas em nível de aminoácido em modelos tridimensionais construídos para as CPs de cada uma das subpopulações virais. A subpopulação de begomovírus coletados no sul da África, incluindo os sweepovirus, apresentaram substituições marcantes na região da CP envolvida em transmissão via inseto-vetor. Tais resultados sugerem que os begomovírus pertencentes a essa subpopulação podem exibir dinâmicas distintas de transmissão.

Palavras-chave: PCA, Evolução, Meta-população, CP

ABSTRACT

Begomoviruses infect dicotyledonous plants around the world. They have geminate icosahedral morphology with the genome composed of circular single-stranded DNA. Begomoviruses are transmitted by a cryptic species complex of whiteflies (*Bemisia tabaci*) and the transmission is dependent on the coat protein (CP). In this study, it was analyzed the begomovirus CP coding sequence from isolates collected on a global scale and available from GenBank. The multivariate analysis of principal components (PCA) was used to determine the genetic structure of the begomovirus meta-population. The nucleotide positions that contributed most to the divergence among the subpopulations were mapped at amino acid level in three-dimensional models constructed for the CPs of each viral subpopulation. The subpopulation of begomoviruses collected from southern Africa, including the sweepoviruses, showed significant substitutions in the CP region involved in insect transmission. These results suggest that begomoviruses belonging to this subpopulation might exhibit distinct transmission dynamics.

Keywords: PCA, Evolution, Meta-population, CP

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	8
2. OBJETIVO	10
3. MATERIAL E MÉTODOS	11
3.1. OBTENÇÃO DOS CONJUNTOS DE DADOS	11
3.2. ALINHAMENTOS MÚLTIPLOS DE SEQUÊNCIAS CODIFICADORAS DA CP	11
3.3. DETERMINAÇÃO DA ESTRUTURA GENÉTICA DOS BEGOMOVÍRUS BASEADA NA CP	11
3.4. MAPEAMENTO DE AMINOÁCIDOS NA ESTRUTURA TRIDIMENSIONAL DA CP	11
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO	13
4.1. ESTRUTURA GENÉTICA DA META-POPULAÇÃO DE BEGOMOVÍRUS COM BASE NA SEQUÊNCIA CODIFICADORA DA CP	13
4.2. MAPEAMENTO DOS SÍTIOS CONTRIBUINTES PARA SEGREGAÇÃO DE BEGOMOVIRUS NA ESTRUTURA TRIDIMENSIONAL DA CP (K=2).....	14
4.3. ESTRUTURA GENÉTICA DA META-POPULAÇÃO DE BEGOMOVÍRUS COM BASE NA SEQUÊNCIA CODIFICADORA DA CP (K=7).....	15
4.4. MAPEAMENTO DOS SÍTIOS CONTRIBUINTES PARA A SEGREGAÇÃO DE BEGOMOVIRUS NA ESTRUTURA TRIDIMENSIONAL DA CP (K=7).....	18
5. CONCLUSÃO.....	22
6. BIBLIOGRAFIA	23

1. INTRODUÇÃO

Os begomovírus (gênero *Begomovirus*, família *Geminiviridae*) infectam exclusivamente plantas dicotiledôneas em diversas regiões do mundo (PADIDAM; SAWYER; FAUQUET, 1999). Eles causam doenças de grande importância agrônômica em regiões tropicais e subtropicais afetando severamente culturas como a do feijoeiro, tomateiro, algodoeiro, mandioca e o pimentão (LEGG; FAUQUET, 2004; MARTIN; SHEPHERD, 2009; MORALES; ANDERSON, 2001). O primeiro relato de begomovírus no Brasil ocorreu em 1970 e nesse período a incidência do patógeno foi atribuída a migração do vetor a partir de plantas de soja (*Glycine max*) e feijão (*Phaseolus vulgaris*) (COSTA, 1976).

Os vírus pertencentes a este gênero apresentam partículas com morfologia do tipo icosaédrica geminada contendo o genoma de DNA de fita simples circular composto por um (monopartidos) ou dois (bipartidos) segmentos. O tamanho dos genomas varia de 2.500 nucleotídeos (no caso dos begomovírus monopartidos) a 5.200 nucleotídeos (begomovírus bipartidos). Nos begomovírus bipartidos, os segmentos genômicos são denominados DNA-A e DNA-B (PADIDAM; SAWYER; FAUQUET, 1999).

A sua transmissão ocorre de forma persistente circulativa por um complexo de espécies crípticas de moscas brancas conhecido como *Bemisia tabaci* (DE BARRO et al., 2010; GHANIM et al., 2007). As partículas virais são adquiridas durante a alimentação do inseto vetor em plantas infectadas, entram no esôfago e na câmara de filtro em seguida são transportadas através da parede do intestino para a hemolinfa, onde circulam até adentrarem na glândula salivar, a partir da qual são transmitidas para novas plantas no processo de alimentação do inseto (BROWN; CZOSNEK, 2004; GHANIM et al., 2007; HUNTER et al., 2007).

Nos begomovírus bipartidos, o DNA-A é responsável por codificar as proteínas envolvidas na replicação, Rep (“Replication associated protein”); controle da expressão gênica, Trap (“transactivating protein”); supressão das defesas do hospedeiro C4; amplificação da replicação, Ren (“Replication enhancer”); encapsidação e transmissão por insetos, CP (“coat protein”). Por sua vez, o DNA-B codifica proteínas responsáveis pelo movimento intra- e intercelular em plantas hospedeiras (BRIDDON et al., 2010).

Os vírus monopartidos são, predominantemente, provenientes do Velho Mundo (Ásia, Europa, África e Oceania), porém, há relatos da ocorrência de begomovírus monopartidos nativos do Novo Mundo (Américas) (MELGAREJO et al., 2013). Por outro lado, os begomovírus bipartidos representam a maioria absoluta daqueles relatados no

Novo Mundo e também ocorrem no Velho Mundo (BROWN et al., 2015; SÁNCHEZ-CAMPOS et al., 2013). A divisão entre begomovírus do Novo e Velho Mundo é prontamente observada por meio análises filogenéticas (RYBICKI et al., 1994). Entretanto, estudos indicam que a meta-população pode ser subdividida em sete subpopulações menores com base na origem geográfica dos isolados e gama de hospedeiros (PRASANNA et al., 2010).

A capa proteica dos begomovírus, alvo do estudo deste trabalho é formada por capsômeros e tem como função a proteção do material genético contra degradação fora da célula vegetal, aquisição do vírus pelo vetor e transmissão. Ela interage com o aparelho bucal da mosca-branca e possibilita a transmissão do vírus durante a alimentação. A proteína CP não é necessária para o movimento célula a célula ou a longas distâncias dentro da planta hospedeira, porém é a única proteína viral realmente essencial para a aquisição e transmissão pelo inseto vetor (AZZAM et al., 1995).

A disponibilidade e o rápido aumento do número de sequências genômicas completas em bancos de dados públicos, como o Genbank, viabiliza a realização de estudos de genética de populações virais em larga escala. O papel relevante da proteína capsidial no ciclo de infecção viral, torna seu estudo importante para compreender a dinâmica epidemiológica dos begomovírus. Nesse contexto, é possível que as diferenças genéticas presentes nas CPs de isolados de diferentes subpopulações tenham efeitos marcantes sobre suas propriedades biológicas.

2. OBJETIVO

Este trabalho teve como objetivo principal mapear os perfis específicos das subpopulações com base nas sequências codificadoras da CP de begomovírus obtidos de regiões geográficas distintas. Além disso, o presente estudo também teve como objetivos identificar os sítios de nucleotídeos que mais contribuíram para segregação genética e realizar seu mapeamento em nível de aminoácido em modelos tridimensionais da proteína CP.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Obtenção dos conjuntos de dados

As análises foram feitas no Laboratório de Virologia Vegetal (LAVIV) na Universidade Federal de Uberlândia. As sequências de DNA-A foram obtidas a partir do Genbank em abril de 2018 por meio do Taxonomy Browser (www.ncbi.nlm.nih.gov). Foram obtidas 3744 sequências de isolados de espécies reconhecidas pelo “International Committee on Taxonomy of Viruses” (ICTV). A demarcação de espécies foi realizada utilizando-se o limite de critério 91% de identidade estabelecido pelo gênero utilizando o programa SDT “Species Demarcation Tool” (MUHIRE et al., 2014). Todas as sequências foram organizadas para iniciarem-se no nonanucleotídeo conservado (5'-TAATATT//AC-3').

3.2. Alinhamentos múltiplos de sequências codificadoras da CP

A sequência codificadora da CP foi identificada ao longo do comprimento do segmento do DNA-A utilizando o programa ORFinder (www.ncbi.nlm.nih.gov/orffinder/). Após a obtenção das sequências codificadoras da proteína capsidial de todos os isolados de begomovírus, estas foram alinhadas utilizando o programa Muscle (EDGAR, 2004).

3.3. Determinação da estrutura genética dos begomovírus baseada na CP

Para se determinar a estrutura genética da meta-população dos begomovírus foi empregada a Análise de Componentes Principais (Analysis of principal components, PCA) por meio do pacote ADEGENET (JOMBART, 2008) implementado no programa R (R Development Core Team and R Core Team, 2008). Por meio desta mesma abordagem foi possível avaliar a contribuição de cada variável (nucleotídeo ou sítio de aminoácidos) para a segregação genética das subpopulações, foi considerado frequências superiores a 0,01. A meta-população global de begomovírus foi subdividida em duas e sete (K = 2 e 7, respectivamente) subpopulações geneticamente diferenciadas com base nas sequências codificadoras da CP.

3.4. Mapeamento de aminoácidos na estrutura tridimensional da CP

Após as sequências codificadoras da proteína CP de cada subpopulação serem traduzidas e alinhadas no programa Mega X (KUMAR et al., 2018), sequências consenso

representando cada uma das subpopulações foram determinadas por meio do programa JalView (WATERHOUSE et al., 2009).

O mapeamento tridimensional (em nível de aminoácido) dos perfis específicos das CP de cada subpopulação foram realizados em modelos construídos no SWISS-MODEL (WATERHOUSE et al., 2018). O molde utilizado na determinação das estruturas foi aquele da proteína capsidial do *African cassava mosaic virus* (ACMV) (BOTTCHEER et al., 2004).

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1. Estrutura genética da meta-população de begomovírus com base na sequência codificadora da CP

A análise de PCA permitiu a avaliação da contribuição de cada variável (nucleotídeo/aminoácido) da proteína capsidial para segregação genética das subpopulações. Ao subdividir a meta-população de begomovírus em duas grandes subpopulações ($K = 2$) foi possível verificar que os nucleotídeos 32 e 34 (Figura 1) foram aqueles que mais contribuíram para a segregação dos begomovírus naqueles do Novo e Velho Mundo. Esses sítios detectados pela primeira função discriminante localizam-se na porção N-terminal da proteína CP que é responsável pelo contato intercapsômero.

As diferenças genéticas verificadas entre os dois grandes grupos podem ter sido ocasionadas em resposta à biologia do inseto vetor (BYRNE et al., 1996) e ao reduzido fluxo gênico entre regiões geográficas distantes, no caso Novo e Velho Mundo.

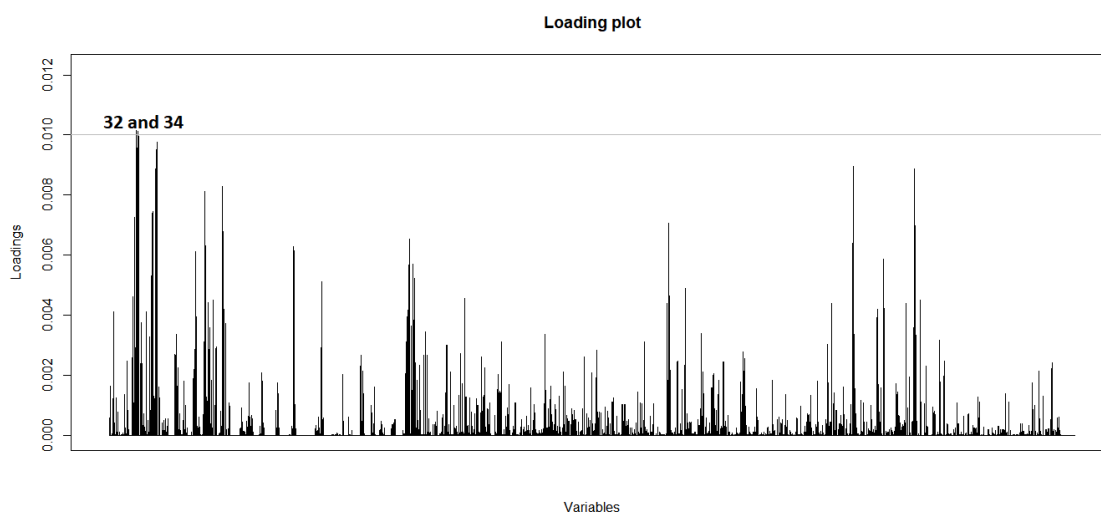


Figura 1. Análise de componentes principais (PCA) assumindo $K = 2$ (meta-população subdividida em dois grandes grupos). O eixo X corresponde à sequência de nucleotídeos da CP e o eixo Y à contribuição de cada sítio para a segregação genética.

4.2. Mapeamento dos sítios contribuintes para segregação de begomovirus na estrutura tridimensional da CP (K=2)

As posições dos aminoácidos correspondentes aos sítios de nucleotídeos que mais contribuíram para a segregação genética da meta-população dos begomovírus em duas subpopulações foram mapeadas na estrutura tridimensional da proteína CP. O nucleotídeo 32 e 34 (Figura 1) corresponderam aos aminoácidos 11 e 12, respectivamente. O aminoácido 11 (AA#11) e o aminoácido 12 (AA#12) não puderam ser mapeados por serem localizados fora da região cuja estrutura tridimensional foi determinada no molde da CP do ACMV. Na posição AA#11 foi verificada a presença de uma arginina em begomovírus do Novo Mundo e uma isoleucina em begomovírus do Velho Mundo. Esses aminoácidos pertencem a grupos químicos distintos e poderiam resultar em propriedades bioquímicas distintas. Na posição do aminoácido 12, foram encontradas uma histidina e isoleucina nos begomovírus do Novo e Velho Mundo, respectivamente. Os dois aminoácidos são pertencentes ao mesmo grupo químico e a sua substituição poderia não resultar em grandes mudanças em termos de propriedades bioquímicas das proteínas CPs de ambas as grandes subpopulações de begomovírus.

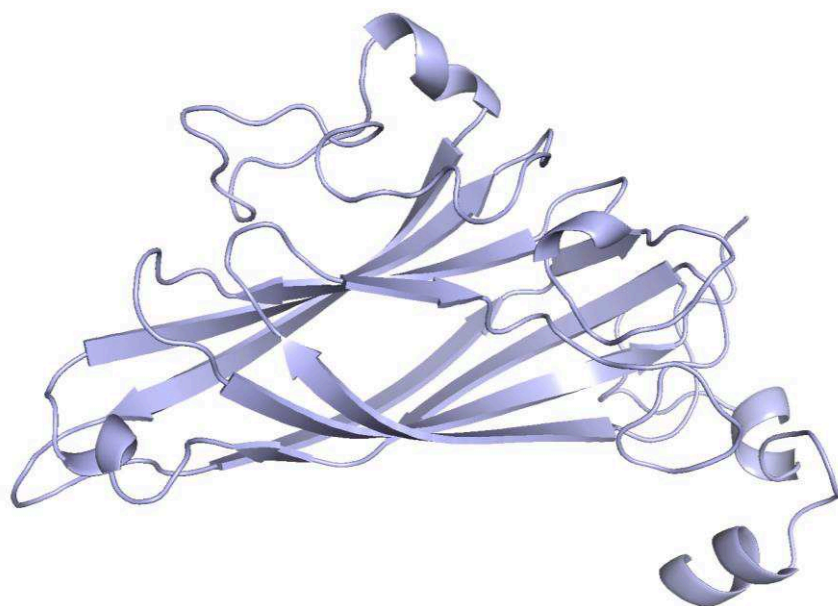
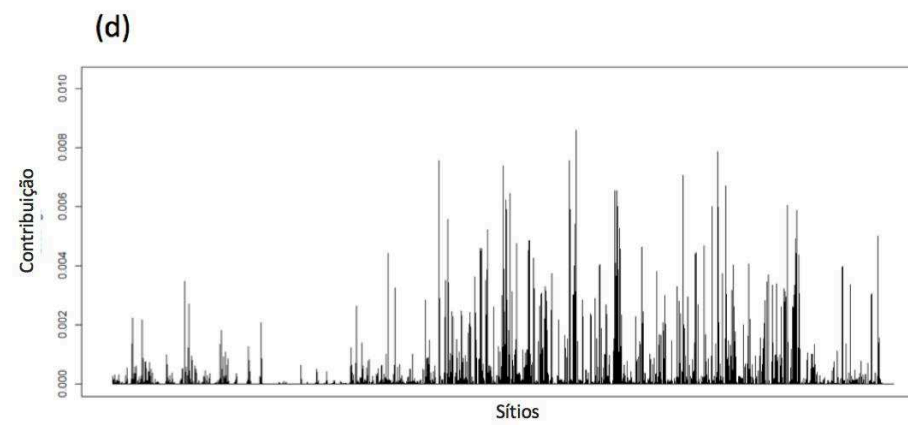
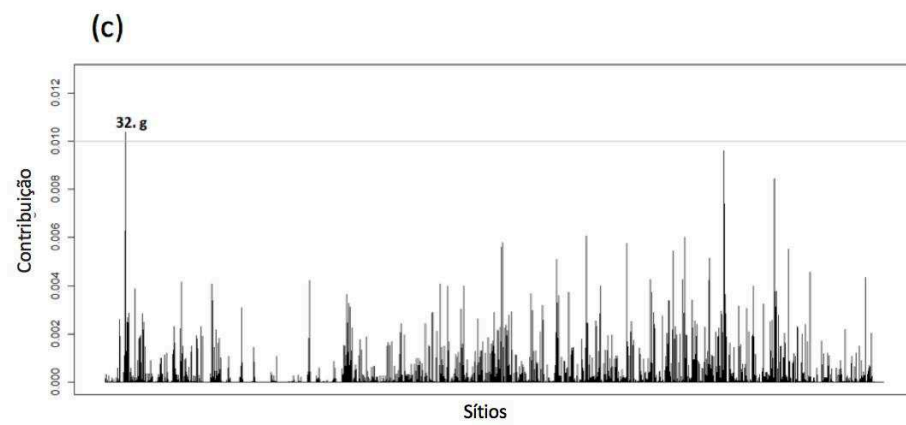
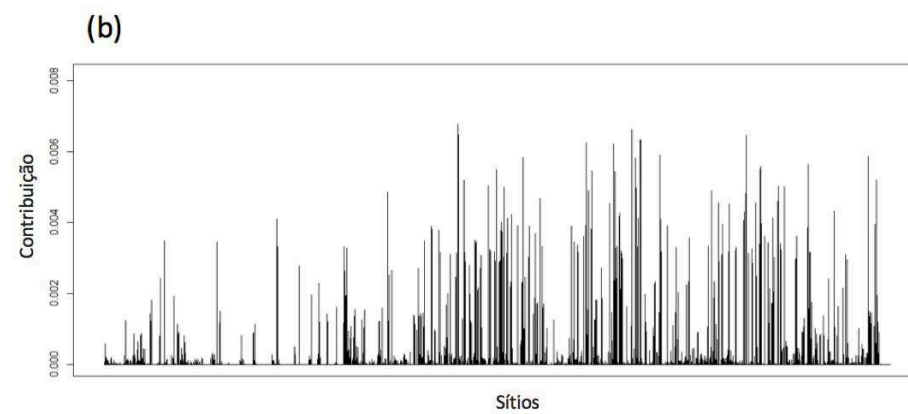
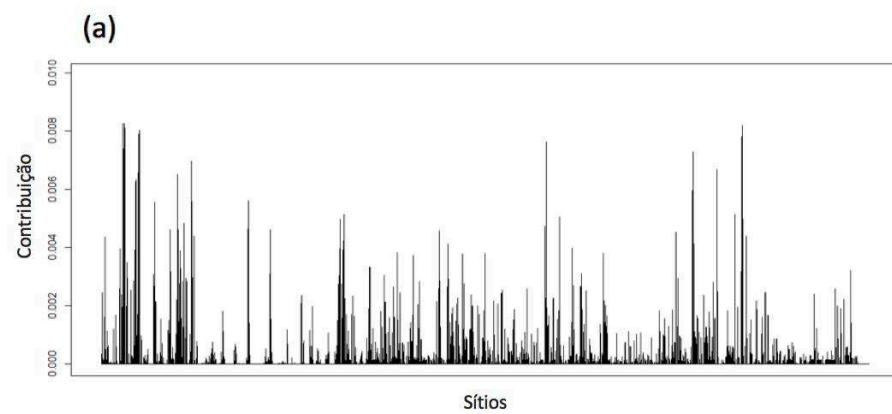


Figura 2. Mapa da estrutura tridimensional da CP de begomovírus. O molde utilizado foi aquele determinado para a CP do ACMV (aminoácidos 34-246) (BOTTCHER et al., 2004). Os AA#11 e AA#12 estão presentes fora do intervalo citado acima e não foram demonstrados na figura tridimensional.

4.3. Estrutura genética da meta-população de begomovírus com base na sequência codificadora da CP (K=7)

Ao subdividir a meta-população dos begomovírus em sete subpopulações (K = 7) geneticamente distintas, estas foram compostas por isolados coletados no(a): (i) sul da África e sweepovírus, (ii) Ásia, (iii) Brasil, (iv) Leste da África, (v) restante das Américas, (vi) Europa, (vii) restante da África. Com base no limite preestabelecido (0,01), algumas funções não revelaram sítios que contribuíram significativamente para a segregação genética das subpopulações (Figuras 3a-b; 3d). Por outro lado, o sítio 32 (Figura 3c) foi novamente detectado ao se subdividir a meta-população em sete subpopulações. Outras funções (Figura 1e-f) detectaram 8 e 3 nucleotídeos, respectivamente. Os sítios 95 (Figura 3e), 276 (Figura 3f) e 354 (Figura 3e) também estão presentes na região N-terminal responsável contato intercapsômero. Alterações nessa região poderiam afetar a transmissão pela mosca branca (BOTTCHEER et al., 2004; NORIS et al., 1998).

Prasanna (2010) também determinaram a estrutura genética da meta-população de begomovírus, porém empregaram um total de 470 sequências completas DNA-A de disponíveis na época. Ao subdividir a meta-população global dos begomovírus em sete subpopulações formaram-se grupos distintos daqueles citados acima. Os begomovírus do Novo Mundo foram subdivididos naqueles da (i) América Latina, (ii) Mesoamérica. Por sua vez, os begomovírus pertencentes ao Velho Mundo foram subdivididos em (iii) Africa-Mediterrâneo, (iv) Índia, (vi) Ásia e legumovirus, (vii) sweepovírus (PRASANNA et al., 2010).



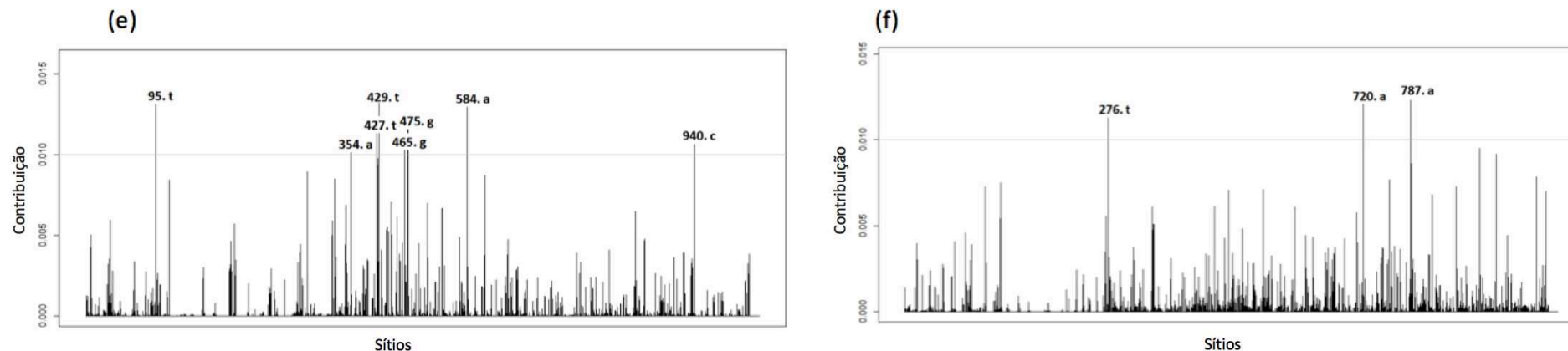


Figura 3. Análise de componentes principais (PCA) assumindo 7 subpopulações geneticamente distintas. O eixo X corresponde aos sítios de nucleotídeos da sequência codificadora da CP, enquanto o eixo Y à contribuição de cada sítio para a segregação genética viral. Na parte inicial da sequência codificadora da CP está presente a região de contato entre os capsômeros e a região relacionada a transmissão pelo inseto-vetor. As figuras a – f correspondem a cada uma das funções discriminantes da análise de componentes principais.

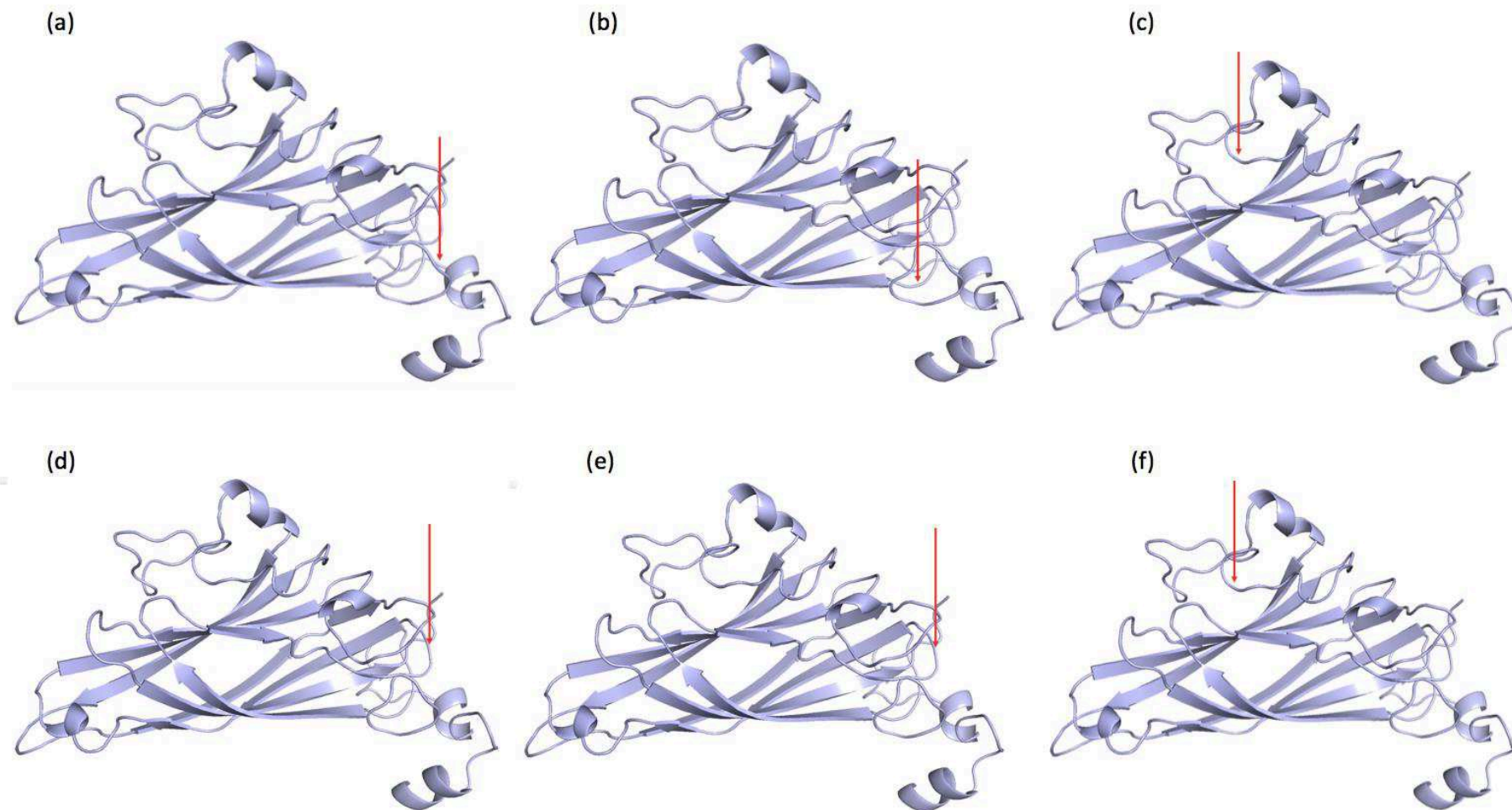
4.4. Mapeamento dos sítios contribuintes para a segregação de begomovirus na estrutura tridimensional da CP (K=7)

As posições dos aminoácidos correspondentes aos sítios de nucleotídeos que mais contribuíram para a segregação genética da meta-população dos begomovírus em sete subpopulações foram mapeados na estrutura tridimensional da proteína CP. As análises de componentes principais indicaram que um dos sítios de nucleotídeos que mais contribuíram para a segregação correspondeu ao aminoácido 92 (Figura 4a). As subpopulações do Sul da África e sweepoviruses, Leste da África e Europa apresentaram uma arginina nesta posição, por outro lado, nos grupos da Ásia, restante das Américas foi observada uma metionina. Os únicos que apresentaram aminoácidos de grupos químicos semelhantes foram o Brasil e a África com isoleucina e lisina, respectivamente.

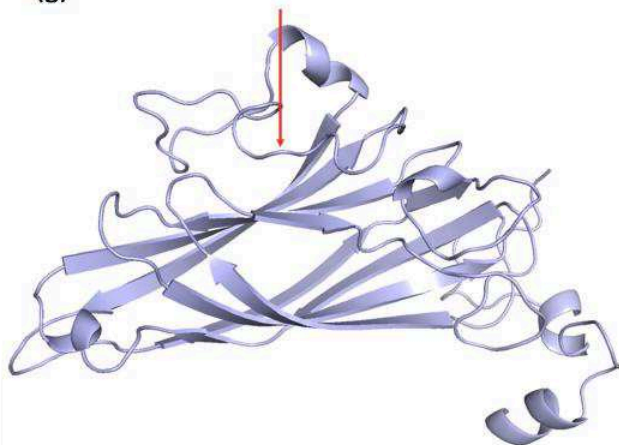
Na posição do aminoácido 109 (Figura 4b), a subpopulação do Sul da África e sweepovirus apresentou um ácido aspártico e as demais subpopulações um leucina, ambos com propriedades distintas. Os resultados se repetem também para os aminoácidos das posições 120 (Figura 4d) e 122 (Figura 4e), em que apresentaram uma arginina na subpopulação do Sul da África e sweepovirus e uma glutamina nos demais e AA#122 com ácido aspártico e asparagina, respectivamente. É importante ressaltar a importância destes dois últimos aminoácidos, pois eles estão localizados na região envolvida em transmissão pela mosca branca (BOTTCHER et al., 2004; NORIS et al., 1998).

Na posição 143 (Figuras 4g), os vírus do sul da África e sweepovirus apresentaram uma leucina, enquanto os demais grupos apresentaram uma valina, ambos aminoácidos pertencem ao mesmo grupo químico. Na posição 155 (Figuras 4h), os mesmos dois grupos apresentaram triptofano e fenilalanina, respectivamente. Já na posição 158 (Figuras 4i), treonina e fenilalanina, respectivamente; porém somente na posição 155 houve diferenças bioquímicas significativas por pertencerem a grupos distintos.

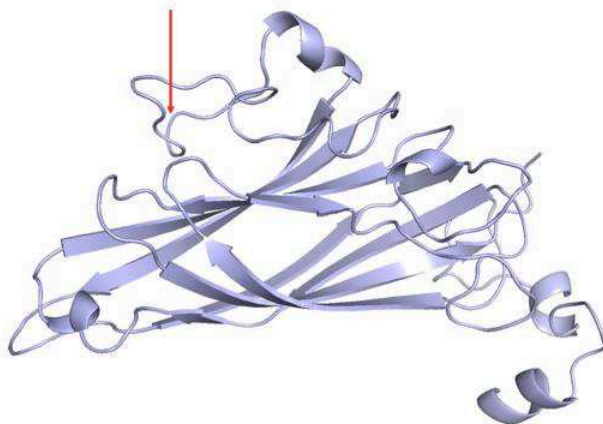
A posição 118 apresentou aminoácidos de grupos quimicamente semelhantes, sendo que a subpopulação da Europa possui uma valina e os demais grupos uma isoleucina. Na posição 142, os vírus do sul da África e sweepoviruses apresentaram uma tirosina, enquanto os vírus da Ásia, África e Europa, uma fenilalanina. As subpopulações do Brasil e do restante das Américas apresentaram um triptofano.



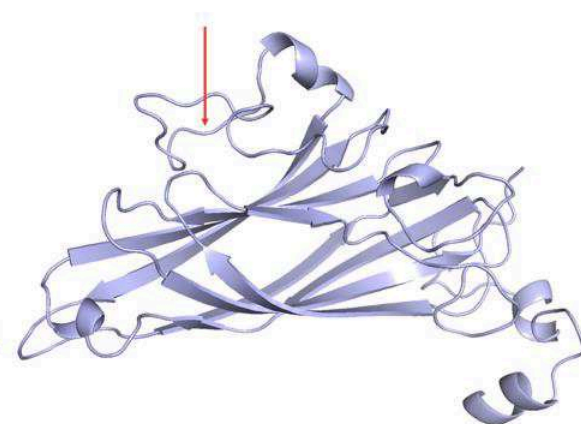
(g)



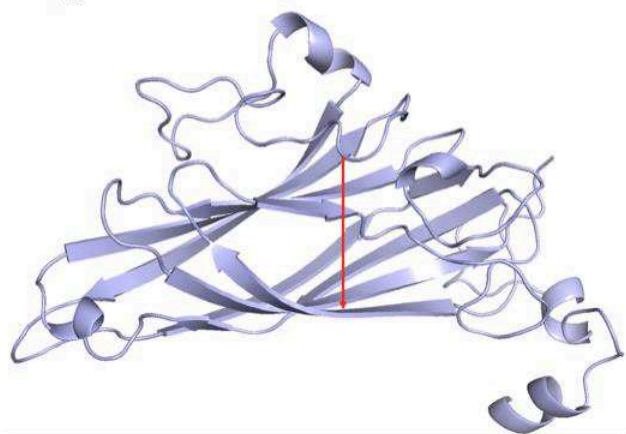
(h)



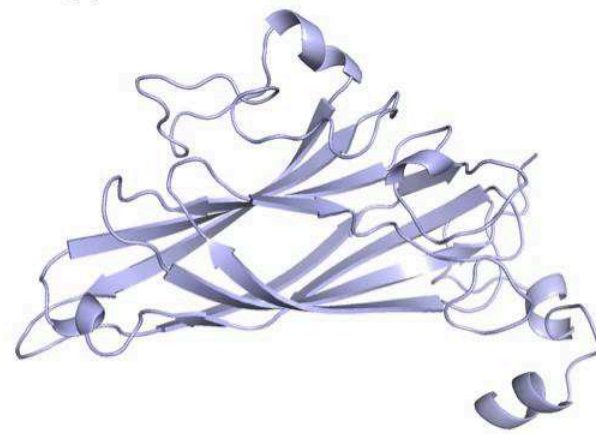
(i)



(j)



(k)



(l)

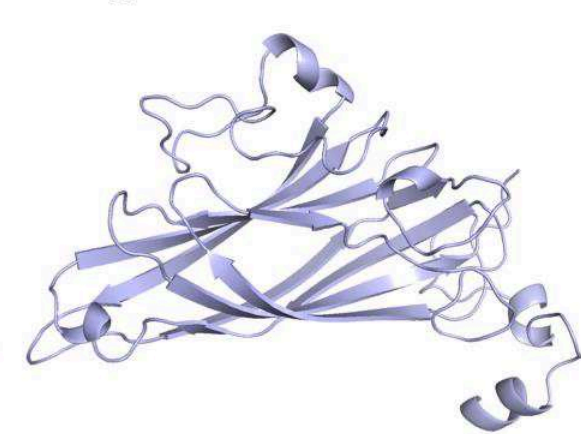


Figura 4. Representação das estruturas tridimensionais da CP de begomovírus utilizando como molde a CP do ACMV (aminoácidos 34-246) (BOTTCHEER et al., 2004). As setas vermelhas indicam as posições de aminoácidos, (a) aminoácido 92, (b) aminoácido 109, (c) aminoácido 118, (d) aminoácido 120, (e) aminoácido 122, (f) aminoácido 142, (g) aminoácido 143, (h) aminoácido 155, (i) aminoácido 158, (j) aminoácido 195, (k e l) os aminoácidos 262 e 314 não foram representados nas estruturas tridimensionais, pois não está no intervalo do molde citado acima.

Outras diferenças contribuindo para a segregação dos swepovírus foram observadas nas posições 195 e o 314. As subpopulações dos swepovírus, leste da África, restante da África e Europa apresentaram uma prolina e a subpopulação da Ásia apresentou uma glicina, ambos com propriedades bioquímicas semelhantes. As subpopulações do Brasil e do restante das Américas apresentaram uma glutamina, se diferenciando dos demais grupos. A posição 262 apresentou uma tirosina na subpopulação dos begomovírus da Ásia e Brasil e, nos demais uma histidina.

Em estudos envolvendo o *Tomato yellow leaf curl virus* (TYLCV) os aminoácidos das posições 129 e 134 apresentaram-se como essenciais tanto para a montagem correta dos vírions quanto para a transmissão pelo inseto vetor (NORIS et al., 1998). Em outro estudo envolvendo dois isolados de *Watermelon chlorotic stunt virus* (WmCSV) amostrados Irã e Sudão mostrou que somente o isolado iraniano foi transmissível pelo vetor. Nesse caso, a diferença entre os dois isolados foi mapeada na posição 131 em que há uma asparagina no isolado transmissível e um ácido aspártico no isolado não transmissível (KHEYR-POUR et al., 2000).

Em outro estudo envolvendo um isolado não transmissível do *Abutilon mosaic virus* (AbMV) e um isolado facilmente transmissível do *Sida golden mosaic virus* foram realizadas substituições de aminoácidos da proteína CP entre as duas espécies virais. Por meio de mutagênese dos aminoácidos nas posições 124 e 149, o isolado AbMV tornou-se transmissível pela mosca branca. Esses resultados indicaram que o domínio mínimo de transmissão seria localizado entre os aminoácidos 123 ao 149 e para transmissão a eficiente do vírus estaria entre os aminoácidos 149 a 174.

Análises comparativas entre as sequências das CPs de isolados do WmCSV e isolados mutantes transmissíveis de TYLCV e AbMV e confirmaram a asparagina na mesma posição correspondente ao aminoácido 131 citado acima (HOHNLE et al., 2001). Estes estudos, confirmaram a importância dessa porção da proteína capsidial para a transmissão e de alguns sítios específicos que são essenciais para transmissão via inseto vetor.

5. CONCLUSÃO

Os perfis específicos das subpopulações mais contrastantes foram aqueles da subpopulação composta por isolados de begomovírus coletados no sul da África e sweepovírus. Em muitos casos, esses begomovírus apresentaram aminoácidos diferentes das demais subpopulações em uma região da estrutura tridimensional envolvida na capacidade de transmissão via inseto-vetor. Esses resultados sugerem que os begomovírus pertencentes a essa subpopulação poderiam exibir dinâmicas de transmissão distintas, podendo haver um certo nível de adaptação da CP às populações locais de moscas brancas.

6. BIBLIOGRAFIA

- AZZAM, O. et al. Whitefly transmission and efficient ssDNA accumulation of bean golden mosaic geminivirus require functional coat protein. **Virology**, v. 204, p. 289–286, 1995.
- BOTTCHER, B. et al. Geminate Structures of African Cassava Mosaic Virus. **Journal of Virology**, v. 78, n. 13, p. 6758–6765, 2004.
- BRIDDON, R. W. et al. Distinct evolutionary histories of the DNA-A and DNA-B components of bipartite begomoviruses. **BMC Evolutionary Biology**, v. 10, n. 1, 2010.
- BROWN, J. K. et al. Revision of Begomovirus taxonomy based on pairwise sequence comparisons. **Archives of virology**, v. 160, n. 6, p. 1593–1619, 2015.
- BROWN, J. K.; CZOSNEK, H. Whitefly transmission of plant viruses. **Advances in botanical Research**, v. 36, p. 65–100, 2004.
- BYRNE, D. N. et al. Localized migration and dispersal by the sweet potato whitefly, *Bemisia tabaci*. **Oecologia**, v. 105, n. 3, p. 320–328, 1996.
- COSTA, A. S. Whitefly-transmitted plant diseases. **Phytopathol**, v. 14, p. 429–449, 1976.
- DE BARRO, P. J. et al. *Bemisia tabaci*: A Statement of Species Status. **Annual Review of Entomology**, v. 56, n. 1, p. 1–19, 2010.
- EDGAR, R. C. MUSCLE: A multiple sequence alignment method with reduced time and space complexity. **BMC Bioinformatics**, v. 19, p. 5–113, 2004.
- GARDINER, W. E. et al. Genetic analysis of tomato golden mosaic virus: the coat protein is not required for systemic spread or symptom development. **The EMBO Journal**, v. 7, n. 4, p. 899–904, 1988.
- GHANIM, M. et al. Horizontal transmission of begomoviruses between *Bemisia tabaci* biotypes. **Arthropod-Plant Interactions**, v. 1, n. 3, p. 195–204, 2007.
- HOHNLE, M. et al. Exchange of Three Amino Acids in the Coat Protein Results in Efficient Whitefly Transmission of a Nontransmissible Abutilon Mosaic Virus Isolate. **Virology**, v. 290, n. 1, p. 164–171, 2001.
- HUNTER, W. B. et al. Location of Geminiviruses in the Whitefly *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae). **Plant Disease**, v. 82, n. 10, p. 1147–1151, 2007.
- JOMBART, T. Adegnet: A R package for the multivariate analysis of genetic markers. **Bioinformatics Applications Note**, v. 24, n. 11, p. 1403–1405, 2008.
- KHEYR-POUR, A. et al. Watermelon chlorotic stunt virus from the Sudan and Iran: Sequence comparison and identification of a whitefly-transmission determinant. **Phytopathology**, v. 90, n. 34, p. 629–635, 2000.

- KUMAR, S. et al. MEGA X: Molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms. **Mol Biol Evol**, v. 35, n. 6, p. 1547-1549, 2018.
- LAZAROWITZ, S. G. Geminiviruses: Genome structure and gene function. **Critical Reviews in Plant Sciences**, v. 11, n. 4, p. 327–349, 1992.
- LEGG, J. Q.; FAUQUET, C. M. Cassava mosaic geminiviruses. **Plant Molecular Biology**, v. 56, n. 4, p. 585–599, 2004.
- MARTIN, D. P.; SHEPHERD, D. N. The epidemiology, economic impact and control of maize streak disease. **Food Security**, v. 1, n. 3, p. 305–315, 2009.
- MELGAREJO, T. A. et al. Characterization of a New World Monopartite Begomovirus Causing Leaf Curl Disease of Tomato in Ecuador and Peru Reveals a New Direction in Geminivirus Evolution. **Journal of Virology**, v. 87, n. 10, p. 5397–5413, 2013.
- MORALES, F. J.; ANDERSON, P. K. The emergence and dissemination of whitefly-transmitted geminiviruses in Latin America. **Archives of Virology**, v. 146, n. 3, p. 415–441, 2001.
- MUHIRE, B.M.; VERSANI, A.; MARTIN, D.P. SDT: A Virus Classification Tool Based on Pairwise Sequence Alingnment and Identity Calculation. *PloS one* 9, 8.
- NORIS, E. et al. Amino acids in the capsid protein of tomato yellow leaf curl virus that are crucial for systemic infection, particle formation, and insect transmission. **Journal of virology**, v. 72, n. 12, p. 10050–7, 1998.
- PADIDAM, M.; SAWYER, S.; FAUQUET, C. M. Possible emergence of new geminiviruses by frequent recombination. **Virology**, v. 265, n. 2, p. 218–225, 1999.
- PILARTZ, M.; JESKE, H. Mapping of Abutilon Mosaic Geminivirus Minichromosomes. **Journal of Virology**, v. 77, n. 20, p. 10808–10818, 2003.
- PRASANNA, H. C. et al. The population genomics of begomoviruses: Global scale population structure and gene flow. **Virology Journal**, v. 7, p. 1–12, 2010.
- R Development Core Team, R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing, 2008.
- RYBICKI, E. P. et al. A phylogenetic and evolutionary justification for three genera of Geminiviridae. **Archives of Virology**, v. 139, p. 49-77. 1994.
- SÁNCHEZ-CAMPOS, S. et al. Fulfilling Koch's postulates confirms the monopartite nature of tomato leaf deformation virus: A begomovirus native to the New World. **Virus Research**, v. 173, n. 2, p. 286–293, 2013.
- WATERHOUSE, A. et al. SWISS-MODEL: Homology modelling of protein structures and complexes. **Nucleic Acids Research**, v. 46, n. 1, p. 296–303, 2018.

- WATERHOUSE, A. M. et al. Jalview Version 2-A multiple sequence alignment editor and analysis workbench. **Bioinformatics**, v. 25, n. 9, p. 1189–1191, 2009.
- ZERBINI, F.M.; CARVALHO, M.G.; ZAMBOLIM, E.M. Introdução à Virologia Vegetal. UFV:Viçosa, 2002. 145p.
- PADIDAM, M.; SAWYER, S.; FAUQUET, C. M. Possible emergence of new geminiviruses by frequent recombination. **Virology**, v. 265, n. 2, p. 218–225, 1999.