

Revisión

Transmisión de virus de plantas por coleópteros

Mario J. Garrido* y Miriam Brito

Laboratorio de Virología Vegetal, Instituto de Botánica Agrícola, Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela. Apdo. 4579. Maracay 2101, Aragua. Venezuela

RESUMEN

La transmisión de virus fitopatógenos por coleópteros fue considerada como un proceso mecánico en el cual los virus que llevaban estos insectos en su aparato bucal o en los regurgitados los depositaban en las heridas ocasionadas al momento de la alimentación. Trabajos recientes han demostrado que este proceso es muy específico y biológicamente complejo, y no simplemente un problema de contaminación de las partes bucales del vector. En este artículo se revisan los aspectos fundamentales del proceso de transmisión de virus de plantas por coleópteros. Estos virus alcanzan una alta concentración en los tejidos infectados, son relativamente estables, tienen partículas poliédricas de 25-30 nm de diámetro, contienen ARN de cadena sencilla, son transmitidos fácilmente por inoculación mecánica y tienen una alta antigenicidad. Las especies de virus transmitidas por coleópteros pertenecen a los géneros *Bromovirus*, *Carmovirus*, *Comovirus*, *Machlomovirus*, *Sobemovirus* y *Tymovirus*, mientras que las especies de coleópteros vectores se ubican en las familias Chrysomelidae, Curculionidae, Coccinellidae y Meloidae. Los coleópteros pueden tornarse infectivos después de un período de alimentación de pocos minutos, y la eficiencia de transmisión se incrementa con largos períodos de adquisición. La retención del virus en el vector es muy variable, y depende del virus, vector, hospedante y condiciones ambientales. El virus no se multiplica en el vector y no hay período de latencia. La habilidad de los coleópteros para transmitir virus fitopatógenos está relacionada con la regurgitación de los virus desde el intestino durante la alimentación. La presencia de ribonucleasa (RNasa) en los regurgitados es el factor responsable de la especificidad de la transmisión. Por otra parte, el reconocimiento que ocurre para que el virus sea transmitido de manera eficiente por un coleóptero vector está mediado por las propiedades de la cápside, tal como ocurre en otros grupos de insectos vectores.

Palabras clave: dispersión, insectos, regurgitados, ribonucleasa, vectores, viriones.

Review

Transmission of plant viruses by beetles

ABSTRACT

Transmission of plant viruses by beetles was once considered to be a mechanical process in which either virus contaminating the mouthparts was deposited into the wound or virus in the gut was regurgitated as the beetle fed. Recent works has shown this process to be extremely specific and biologically complex, and not simply a problem of contamination of the vector mouthparts. This article describes the fundamental aspects of plant virus transmission by beetles. These viruses reach a high concentration in the infected tissues, are relatively stable, have polyhedral particles

*Autor de correspondencia: Mario J. Garrido

E-mail: mario.garrido@ucv.ve

of 25-30 nm in diameter, containing single-stranded RNA; they are easily transmitted by mechanical inoculation and have a high antigenicity. The species of beetles-borne virus belonging to genera *Bromovirus*, *Carmovirus*, *Comovirus*, *Machlomovirus*, *Sobemovirus*, and *Tymovirus*, while beetles vector species are included in the families Chrysomelidae, Curculionidae, Coccinellidae, and Meloidae. Beetles can become infective after a feeding period few minutes, and the transmission efficiency increases with longer periods of acquisition. The length of time a beetle will retain and transmit virus varies greatly with the virus, vector, host, and environmental conditions. The virus does not multiply in the beetle and there is no latent period in the vector. The ability of beetles to transmit plant viruses is related to the regurgitation of virus from the foregut during feeding. The presence of ribonuclease (RNase) activity in regurgitates is the factor responsible for the specificity of the transmission. On the other hand, recognition that occurs for the virus to be transmitted in an efficient manner by a beetle vector is mediated by the properties of the capsid, as occurs in other groups of insect vectors.

Key words: dispersion, insects, regurgitates, ribonuclease, vectors, virions.

INTRODUCCIÓN

Los virus fitopatógenos se transmiten de planta a planta principalmente por vectores biológicos, lo cual constituye un proceso sumamente específico. Las relaciones que se dan entre los virus y sus vectores son complejas y de gran interés para los virólogos de plantas, ya que los vectores proveen el principal modo de dispersión de muchos de los virus que causan importantes pérdidas económicas en el ámbito mundial. Por otra parte, la transmisión es un paso importante en el ciclo biológico de los virus porque les asegura su mantenimiento y supervivencia, ya que son parásitos obligados o biótrofos. Asimismo, las prácticas de manejo de enfermedades de plantas con frecuencia están diseñadas para controlar a los vectores; por lo tanto, entender el proceso de transmisión viral es de suma importancia para el desarrollo de estrategias efectivas de manejo de enfermedades causadas por virus fitopatógenos (Whitfield *et al.*, 2015; Andret-Link y Fuchs, 2005).

La mayoría de los virus de plantas son transmitidos por insectos con aparato bucal del tipo chupador. Sin embargo, algunos virus son transmitidos por insectos con aparato bucal del tipo masticador, de los cuales los coleópteros son los vectores más importantes (Ferreus y Raccah, 2015). Este grupo de insectos ha sido reconocido como vectores de virus de plantas desde hace mucho tiempo (Fulton *et al.*, 1980) y los virus que transmiten, aparentemente, no son transmitidos por insectos con aparato bucal del tipo chupador (Sastry y Zitter, 2014; Nayudu, 2008).

La idea que prevaleció inicialmente, debido al tipo de alimentación y a la estabilidad de los virus involucrados, fue que la transmisión resultaba de un simple proceso mecánico, debido a la contaminación de las partes bucales del insecto (Fulton *et al.*, 1980).

Sin embargo, investigaciones posteriores sugieren que la transmisión de virus de plantas por coleópteros representa un fenómeno biológico muy específico, interesante y complejo, y no simplemente un problema de contaminación de las partes bucales del vector (Ferreus y Raccah, 2015; Gergerich *et al.*, 1986b).

El objetivo de esta revisión fue sintetizar parcialmente el conocimiento disponible actual sobre los aspectos fundamentales del proceso de transmisión de virus fitopatógenos por coleópteros. Por otra parte, este artículo de revisión representa una actualización de una publicación del primer autor, titulada "Transmisión por coleópteros de virus de plantas", auspiciada por la Sociedad Venezolana de Fitopatología y presentada en el IX Seminario Nacional de Fitopatología celebrado en Maracay, estado Aragua (Garrido, 1985).

VIRUS TRANSMITIDOS POR COLEÓPTEROS

Estos virus alcanzan una alta concentración en los tejidos infectados, son relativamente estables *in vitro*, las partículas virales son poliédricas, de 25-30 nm de diámetro y contienen ARN de cadena sencilla, son transmitidos fácilmente por inoculación mecánica y tienen una alta antigenicidad. El rango de hospedantes y la sintomatología usualmente no están correlacionados con características específicas del virus o con sus vectores (Gergerich, 2001; Harris, 1981). Los coleópteros son responsables de la difusión de un 7% de *ca* 700 especies de virus transmitidos por vectores que han sido registrados (Syller, 2014). Las especies de virus que son transmitidas por coleópteros pertenecen a los géneros *Bromovirus*, *Carmovirus*, *Comovirus*, *Machlomovirus*, *Sobemovirus* y *Tymovirus* (Sastry y Zitter, 2014; Mukhopadhyay, 2010).

Bromovirus

El género *Bromovirus* pertenece a la familia *Bromoviridae* y su especie tipo es el *Brome mosaic*

virus (BMV). Presentan tres tipos de partículas icosaédricas, de igual diámetro (ca 27 nm) y similar coeficiente de sedimentación, que encapsidan diferentes ARN de cadena simple (ARN1, ARN2, ARN3, y adicionalmente un ARN4 subgenómico) en una cubierta proteica (cápside) de 20 kDa. El rango de hospedantes naturales es restringido, limitado a unas pocas plantas por cada especie (Bujarski *et al.*, 2012; Bujarski, 2010).

Aunque todas las especies de bromovirus son transmitidas por coleópteros, la eficiencia de transmisión en todos los casos es baja. Sin embargo, son transmitidos eficientemente por inoculación mecánica. En general, los bromovirus no se transmiten a través de la semilla. No obstante, existe un reporte de transmisión del *Broad bean mottle virus* (BBMV) vía semilla y otros dos sobre la transmisión ineficiente del BMV por nematodos y por áfidos. Otras especies de bromovirus son: *Cowpea chlorotic mottle virus* (CCMV), *Cassia yellow blotch virus*, *Melandrium yellow fleck virus* y *Spring beauty latent virus* (Bujarski *et al.*, 2012; Bujarski, 2010).

Carmovirus

Pertenecen a la familia *Tombusviridae* y su especie tipo es el *Carnation mottle virus* (CarMV). Tienen viriones icosaédricos, de 32-35 nm de diámetro, con una cápside de 35-42 kDa y una hebra sencilla de ARN, y son eficientes inmunógenos. La mayoría se acumula en altas concentraciones en los tejidos infectados y se transmiten mecánicamente. La transmisión por coleópteros ha sido reportada para algunos carmovirus, así como también a través del suelo y/o agua de riego, y en algunos casos en asociación con zoosporas de hongos. *Melon necrotic spot virus*, *Cucumber soil-borne virus* y *Squash necrosis virus* son transmitidos por el hongo *Olpidium bornovanus*, mientras que *Cowpea mottle virus*, *Bean mild mosaic virus* (BMMV) y *Turnip crinkle virus* son transmitidos por coleópteros (Rochon *et al.*, 2012; Qu y Morris, 2010).

Los carmovirus ocurren en el ámbito mundial y por lo general causan infecciones suaves o asintomáticas en un rango de hospedantes relativamente restringido. Varios carmovirus, entre ellos el CarMV, afectan cultivos ornamentales y han sido distribuidos ampliamente en tales hospedantes por propagación vegetativa. Otros afectan fabáceas y tienen como vectores a los coleópteros, pero la transmisión por semilla debe jugar un rol importante en su distribución; también afectan cucurbitáceas y otros cultivos (Rochon *et al.*, 2012; Qu y Morris, 2010).

Comovirus

Pertenecen a la familia *Secoviridae* y su especie tipo es *Cowpea mosaic virus* (CPMV), de donde deriva el nombre del género. El CPMV fue identificado por primera vez infectando frijol (*Vigna unguiculata*) en Nigeria, en 1959; posteriormente, ha sido citado en varios países del mundo. Los viriones de los comovirus son icosaédricos de 25-30 nm de diámetro y la cápside está compuesta por dos proteínas (larga: 40-45 kDa; pequeña: 21-27 kDa). El genoma es bipartito y está constituido por ARN de cadena sencilla de sentido positivo, encapsidado separadamente en dos tipos de partículas (Sanfaçon *et al.*, 2012; Lomonosoff, 2010).

Los comovirus tienen un estrecho rango de hospedantes: 11 de sus 15 especies infectan a unas pocas especies de fabáceas. Causan síntomas característicos de mosaico y moteado. Su transmisión en la naturaleza es exclusivamente por coleópteros, especialmente por miembros de la familia Chrysomelidae, los cuales conservan su capacidad de transmitir el virus durante días o semanas; sin embargo, el virus no se multiplica en el vector. Los comovirus son transmitidos fácilmente por vía mecánica, mientras que rara vez ocurre transmisión a través de la semilla o polen. Algunas especies importantes incluidas en este grupo son *Bean pod mottle virus* (BPMV), *Bean rugose mosaic virus* (BRMV), CPMV, *Cowpea severe mosaic virus* (CPSMV), *Quail pea mosaic virus* (QPMV) y *Squash mosaic virus* (SqMV) (Sanfaçon *et al.*, 2012; Lomonosoff, 2010).

Machlomovirus

Maize chlorotic mottle virus (MCMV) representa la especie tipo de este género viral. Originalmente se sugirió que el MCMV debía ser un sobemovirus. Posteriormente, su genoma fue secuenciado e identificado como la cepa tipo del nuevo género *Machlomovirus*, no asignado aún a una familia para ese momento. Luego, fue incluido en la familia *Tombusviridae*. El MCMV es el único miembro del género *Machlomovirus* y está estrechamente relacionado con el *Panicum mosaic virus* que también infecta poáceas. Asimismo, está relacionado con el *Turnip crinkle virus*, también incluido en la familia *Tombusviridae*. Fue reportado por primera vez en Perú en 1973. Luego, ha sido citado en EE.UU., Hawaii, México y Argentina (Scheets, 2010).

Los viriones del MCMV tienen forma icosaédrica y miden ca 30 nm de diámetro, los cuales contienen ARN genómico de cadena sencilla encapsidado por una capa proteica de 25 kDa. El maíz (*Zea mays*) es el único huésped natural y su

rango de hospedantes experimental está limitado a las poáceas. Se transmite mecánicamente y a través de la semilla en baja proporción. Bajo condiciones de laboratorio, el MCMV ha sido transmitido por seis especies de coleópteros crisomélidos, pero solamente algunas especies de *Diabrotica* han sido implicadas en condiciones de campo. La transmisión por coleópteros constituye la forma principal de diseminación en zonas donde el maíz crece continuamente. Asimismo, hongos y trips (*Frankliniella williamsi*) han sido implicados en su transmisión (Scheets, 2010).

Sobemovirus

Este género aún no ha sido asignado a una familia y su especie tipo es el *Southern bean mosaic virus* (SBMV). Presentan partículas icosaédricas, de ca 30 nm de diámetro, son muy estables y presentan un punto de inactivación térmica muy alto (ca 80-90 °C). En la mayoría de los casos se presentan en altas concentraciones en los tejidos infectados y son altamente inmunogénicos. Los viriones contienen una capa proteica sencilla (ca 30 kDa), un ARN genómico y una molécula de ARN subgenómico (sgARN). Además, algunos sobemovirus encapsidan un ARN satélite que es dependiente de un virus auxiliar para la replicación (Sõmera *et al.*, 2015; Truve y Fargette, 2012).

La mayoría de los sobemovirus están distribuidos mundialmente. Sin embargo, algunas especies están limitadas a un continente o país. Son transmitidos por vectores (coleópteros, áfidos, saltahojas, chinches, minadores), por semilla, y por inoculación mecánica con facilidad. *Cocksfoot mottle virus*, *Rice yellow mottle virus* (RYMV), *Solanum nodiflorum mottle virus*, SBMV, *Southern cowpea mosaic virus* (SCPMV) y *Turnip rosette virus* se transmiten por coleópteros. *Blueberry shoestring virus* es transmitido por áfidos y *Velvet tobacco mottle virus* se transmite por müridos y experimentalmente por coccinélidos (coleópteros), mientras que *Sowbane mosaic virus* se transmite por minadores y chicharritas. El rango de hospedantes de cada virus es relativamente estrecho. Sin embargo, los sobemovirus en general infectan especies de plantas de al menos 15 familias diferentes, incluyendo dicotiledóneas y monocotiledóneas (Sõmera *et al.*, 2015; Truve and Fargette, 2012).

Tymovirus

La especie tipo de este género es *Turnip yellow mosaic virus* (TYMV) y pertenecen a la familia *Tymoviridae*. Sus viriones son isométricos, ca 30 nm de diámetro y resistentes a altas temperaturas; contienen

una hebra sencilla ARN de sentido positivo, que constituye 25-35% del peso de la partícula. La cápside está constituida por una proteína con un peso molecular de 20 kDa. Presentan dos tipos de partículas, pero sólo una de ellas contiene el genoma viral. Son moderados a altamente inmunogénicos. Los tymovirus invaden los principales tejidos de sus hospedantes, y sus viriones se acumulan en las células del parénquima (Dreher *et al.*, 2012; Haenni y Dreher, 2010).

Los vectores de los tymovirus son coleópteros de las familias Chrysomelidae y Curculionidae, y los transmiten de manera semi-persistente. Todos los miembros del género son transmisibles mecánicamente y unos pocos (*Dulcamara mottle virus*, *Eggplant mosaic virus*, TYMV) lo hacen a través de la semilla. Inducen síntomas de moteado, mosaico y aclaramiento de nervaduras; asimismo, inducen un efecto citológico característico que se observa al microscopio electrónico en forma de pequeñas vesículas en la superficie de los cloroplastos, formación de vacuolas y agregación de cloroplastos. Cada virus presenta un estrecho rango de hospedantes, pero algunas razas afectan especies de diferentes familias de dicotiledóneas. Otras especies de tymovirus son: *Cacao yellow mosaic virus*, *Desmodium yellow mottle virus*, *Melon rugose mosaic virus*, *Ononis yellow mosaic virus*, *Passion fruit yellow mosaic virus* y *Peanut yellow mosaic virus* (Dreher *et al.*, 2012; Haenni y Dreher, 2010).

Una descripción detallada de los géneros virales mencionados anteriormente, así como de las familias a las cuales pertenecen, se encuentra en King *et al.* (2012) y Tidona y Darai (2011). En el Cuadro 1 se presenta una lista de las especies virales mencionadas en este artículo, incluyendo su acrónimo, género y familia.

COLEÓPTEROS VECTORES DE VIRUS

Se conocen ca 61 especies de coleópteros vectores, las cuales se ubican en cuatro familias: 48 en Chrysomelidae, 10 en Curculionidae, dos en Coccinellidae y una en Meloidae (Sastry y Zitter, 2014; Hull, 2009; Nayudu, 2008).

Chrysomelidae

Es una familia de insectos herbívoros muy diversa y abundante, y algunas especies constituyen plagas de interés agrícola. Son terrestres, pero existen especies acuáticas y semiacuáticas. Tanto adultos como larvas son activos fitófagos, alimentándose de hojas, flores, brotes y tallos. Las larvas pueden ser subterráneas (poco visibles) y alimentarse de raíces. El cuerpo es generalmente oval y convexo, glabro, algunos con setas

Cuadro 1. Especies virales mencionadas en este artículo de revisión, incluyendo su familia, género y acrónimo.

Familia	Género	Especie	Acrónimo		
<i>Bromoviridae</i>	<i>Bromovirus</i>	<i>Broad bean mottle virus</i>	BBMV		
		<i>Brome mosaic virus</i>	BMV		
		<i>Cassia yellow blotch virus</i>	CYBV		
		<i>Coupea chlorotic mottle virus</i>	CCMV		
		<i>Melandrium yellow fleck virus</i>	MYFV		
		<i>Spring beauty latent virus</i>	SBLV		
		<i>Cucumovirus</i>	<i>Cucumber mosaic virus</i>	CMV	
			<i>Comovirinae</i>	<i>Nepovirus</i>	TRSV
		<i>Secoviridae</i>		<i>Comovirus</i>	<i>Bean curly dwarf mosaic virus</i> ¹
			<i>Bean pod mottle virus</i>		BPMV
<i>Bean rugose mosaic virus</i>	BRMV				
<i>Broad bean stain virus</i>	BBSV				
<i>Broad bean true mosaic virus</i>	BBTMV				
<i>Coupea mosaic virus</i>	CPMV				
<i>Coupea severe mosaic virus</i>	CPSMV				
<i>Quail pea mosaic virus</i>	QPMV				
<i>Squash mosaic virus</i>	SqMV				
<i>Tombusviridae</i>	<i>Carmovirus</i>		<i>Bean mild mosaic virus</i>		BMMV
		<i>Carnation mottle virus</i>	CarMV		
		<i>Coupea mottle virus</i>	CPMoV		
		<i>Cucumber soil-borne virus</i>	CuSBV		
		<i>Melon necrotic spot virus</i>	MNSV		
		<i>Squash necrosis virus</i> ²	SqNV		
		<i>Turnip crinkle virus</i>	TCV		
		<i>Machlomovirus</i>	<i>Maize chlorotic mottle virus</i>	MCMV	
			<i>Panicovirus</i>	PMV	
		<i>Tymoviridae</i>	<i>Tymovirus</i>	<i>Cacao yellow mosaic virus</i>	CYMV
<i>Desmodium yellow mottle virus</i>	DYMoV				
<i>Dulcamara mottle virus</i>	DuMV				
<i>Eggplant mosaic virus</i>	EMV				
<i>Melon rugose mosaic virus</i>	MRMV				
<i>Ononis yellow mosaic virus</i>	OYMV				
<i>Passion fruit yellow mosaic virus</i>	PFYMV				
<i>Peanut yellow mosaic virus</i>	PeYMV				
<i>Turnip yellow mosaic virus</i>	TYMV				
<i>Virgaviridae</i>	<i>Tobamovirus</i>			<i>Tobacco mosaic virus</i>	TMV
No asignada	<i>Sobemovirus</i>	<i>Blueberry shoestring virus</i>	BSSV		
		<i>Cocksfoot mottle virus</i>	CfMV		
		<i>Rice yellow mottle virus</i>	RYMV		
		<i>Solanum nodiflorum mottle virus</i>	SNMoV		
		<i>Southern bean mosaic virus</i>	SBMV		
		<i>Southern coupea mosaic virus</i>	SCPMV		
		<i>Sowbane mosaic virus</i>	SoMV		
		<i>Turnip rosette virus</i>	TRoV		
		<i>Velvet tobacco mottle virus</i>	VTMoV		

¹ Es considerado una raza del *Quail pea mosaic virus* (King *et al.*, 2012).² Puede ser un miembro del género *Carmovirus*, pero no ha sido aprobado como especie (King *et al.*, 2012).

gruesas, de colores brillantes, metalizados en muchas ocasiones; miden de 0,5 a 27 mm. Las antenas suelen ser cortas, filiformes, aserradas, algunas veces clavadas, sin dilataciones ni prominencias y casi nunca alcanzan la mitad del cuerpo. Los tarsos tienen siempre cinco tarsómeros, pero el penúltimo es muy pequeño y poco visible (pseudotetrámeros). Ápices de las tibias posteriores con espinas cortas, ausentes o hasta alcanzar la mitad de la longitud de la tibia correspondiente; algunos presentan patas saltadoras (Ordóñez *et al.*, 2014).

La mayoría de los coleópteros vectores de virus de plantas pertenecen a la familia Chrysomelidae, y tienen un rango de hospedantes limitado sobre los cuales se alimentan y se reproducen (Mukhopadhyay, 2010; Gergerich *et al.*, 1986a). Algunos géneros incluidos en esta familia presentan especies reconocidas como vectores de uno o más virus; entre éstos se citan los siguientes: *Acalimma*, *Andrector*, *Cerotoma*, *Colaspis*, *Dactylispa*, *Diabrotica*, *Diphaulaca*, *Epithrix*, *Ledesmodina*, *Oulema*, *Phyllotreta* y *Systema* (Brito *et al.*, 2015; Patiño *et al.*, 1997; Harris, 1981). Una descripción de varios aspectos relacionados con el género *Diabrotica* como insecto plaga, incluyendo la evaluación de algunas de sus especies como vectores de virus de plantas, aparece en Krysan y Miller (1986).

Coccinellidae

Un gran número de especies de coccinélidos son depredadoras de diversos artrópodos, algunos de los cuales son plagas importantes en la agricultura y muchos de ellos han sido utilizados en el control biológico. Adultos y larvas son depredadores de áfidos, cóccidos, moscas blancas, ácaros y otros. Solamente dos grupos de Coccinellidae difieren del hábito alimenticio general de esta familia. Los *Epilachninae* son fitófagos y se alimentan de plantas pertenecientes a las solanáceas, cucurbitáceas y fabáceas, mientras que los de la tribu *Halyziini* son micetófagos, que se alimentan de hongos causantes de mildiús polvorientos (*Ascomycota*). Los adultos son insectos de tamaño relativamente pequeño (2-6 mm), de colores vistosos, metálicos, muchas veces con manchas características, aunque ciertas especies son oscuras y con los élitros recubiertos de pelos muy finos. Presentan forma convexa, con patas y antenas cortas. Las patas presentan tarsos pseudotrímeros; es decir, de cuatro tarsómeros, pero el penúltimo es poco visible. La cabeza está parcialmente oculta por el pronoto (Majka y McCorquodale, 2010).

De esta familia, sólo unas pocas especies del género *Epilachna* han sido implicadas en la transmisión de varios virus de plantas. *Epilachna varivestis* está

asociada con la transmisión de BMMV, BPMV, CPMV, SBMV y *Bean curly dwarf mosaic virus*, bajo condiciones experimentales. Las larvas se alimentan de hojas y, al igual que los adultos, son capaces de transmitir varios de esos virus. La transmisión de los virus de fabáceas mencionados se efectuó bajo condiciones experimentales, lo cual no significa que *E. varivestis* esté implicada en la ocurrencia natural y diseminación de alguno de esos virus. Otra especie, *E. chrysomelina*, puede transmitir al SqMV (Fulton *et al.*, 1980).

Curculionidae

Tienen una amplia distribución, la mayoría son terrestres y se alimentan de una gran variedad de plantas, muchas de las cuales representan cultivos de interés agrícola. La principal característica diagnóstica de los miembros de esta familia es la presencia de una proyección anterior de la cabeza denominada rostro, en cuyo ápice se localiza el aparato bucal masticador. El rostro es variable, pudiendo ser largo y delgado, corto y ancho, extremadamente corto e incluso ausente. Antenas casi siempre geniculadas y el mazo es compacto, usualmente de 3 segmentos. Las larvas son de forma arqueada, ápodas, de color blanquecino. Los adultos se encuentran en la parte aérea y las larvas generalmente tienen vida oculta en galerías, en raíces, tubérculos, frutos, etc., aunque algunas se alimentan en el exterior de la planta. Patas con tarsos pseudotetrámeros; es decir, de cinco tarsómeros, pero el penúltimo es poco visible (Morrone, 2014).

En esta familia solamente existen unas pocas especies capaces de transmitir virus de plantas, y son muy eficientes en su habilidad para adquirir, transmitir y retener esos virus, tanto como los crisomélidos. Algunos géneros incluidos en esta familia que presentan especies transmisoras de virus son: *Apion*, *Cionus* y *Sitona* (Harris, 1981; Fulton *et al.*, 1980).

Meloidae

Son insectos distribuidos mundialmente a excepción de Nueva Zelanda y la Región Antártica. Se caracterizan por presentar hipermetamorfosis, diapausa y producción de cantaridina. Algunos géneros y especies de Meloidae son plagas de interés agrícola. Los adultos pueden ser reconocidos por características morfológicas, tales como cuerpo blando, generalmente alargado, coloración brillante, cabeza estrecha hacia atrás para formar un cuello estrecho, antenas filiformes y pronoto generalmente más estrecho que la base de los élitros, no carenado, hacia los lados. Cavidades coxales abiertas, uñas bífidas. Patas con tarsos heterómeros; es

decir, patas anteriores y medias con cinco tarsómeros, y patas posteriores con cuatro (Ghoneim, 2013). De esta familia sólo la especie *Epicauta vittata* ha sido mencionada como vector del BPMV, y los niveles de transmisión son bajos (Fulton *et al.*, 1980).

Sobre la base de la literatura consultada, se conocen ca 42 especies de virus de plantas que son transmitidas por coleópteros pertenecientes a las cuatro familias antes descritas: 30 transmitidas por Chrysomelidae, siete por Coccinellidae, cuatro por Curculionidae y una por Meloidae (Sastry y Zitter, 2014; Hull, 2009; Nayudu, 2008). En Krysan y Miller (1986), Harris (1981) y Fulton *et al.* (1980) se encuentran las principales especies de coleópteros vectores y los virus de plantas que ellos transmiten.

RELACIÓN VIRUS-VECTOR

Adquisición

Los coleópteros pueden tornarse infectivos después de un período de alimentación de pocos minutos (Hull, 2014). En algunos casos, una simple mordida en la planta infectada es suficiente para que el vector se transforme en virulífero. Sin embargo, a medida que los períodos de acceso a la adquisición y a la inoculación se incrementan, mayor es la probabilidad de transmisión. Esos vectores adquieren los virus durante períodos de adquisición que varían desde unos pocos minutos (3-5) a horas (24) y transmitirlos inmediatamente (Sastry y Zitter, 2014).

Algunos virus transmitidos por coleópteros son circulativos, ya que se les encuentra en la hemolinfa del insecto inmediatamente después de la ingestión. Los insectos también pueden tornarse virulíferos cuando se les inyecta directamente en la hemolinfa o se les suministra para que ingieran preparaciones a partir de virus purificados. No obstante, ellos pueden transmitir los virus aunque no los lleven en la hemolinfa (Feres y Raccach, 2015; Gergerich, 2001). El sitio de transferencia de los virus desde el intestino al hemocele y de éste a los regurgitados se desconoce (Gergerich y Scott, 1991). Asimismo, se desconoce el mecanismo del movimiento de los virus dentro de los coleópteros en diferentes combinaciones virus-coleóptero (Mukhopadhyay, 2010), pero se presume la existencia de diferencias de acuerdo a la combinación virus-vector (Nayudu, 2008).

La eficiencia de transmisión puede incrementarse con largos períodos de adquisición (1-2 días). Sin embargo, los períodos de ayuno tienen poco efecto en la transmisión. Cuando se tienen coleópteros

alimentándose sobre plantas infectadas y son removidos, su habilidad para infectar plantas sanas declina más o menos rápidamente, por períodos que pueden ser de días o semanas (Hull, 2014; Mukhopadhyay, 2010). No se ha demostrado período de latencia, ya que los coleópteros se tornan infectivos inmediatamente después de la adquisición. Los estados larvales pueden adquirir los virus y, dependiendo de la combinación virus-vector, ellos pueden ser más o menos eficientes que los adultos en la transmisión. No existen reportes de transmisión transovarial o transtadial (Gergerich, 2001; Harris, 1981).

Retención

El período durante el cual el coleóptero puede retener y transmitir un virus es muy variable, y depende del virus, vector, hospedante y condiciones ambientales (Sastry y Zitter, 2014; Mukhopadhyay, 2010). *E. varivestis* retiene al CPSMV durante un día, mientras que *Cerotoma trifurcata* transmite el mismo virus por varios días; el virus no se propaga en el vector y su título declina con el tiempo (Feres y Raccach, 2015). El hemocele parece estar envuelto en la retención de los virus por varios días o semanas, pero no parece influir en la especificidad del vector (Gergerich y Scott, 1991). Los primeros investigadores pensaron que la hemolinfa era el sitio de retención de los virus (Nayudu, 2008).

Cuando se realizan pruebas diarias de transmisión con algunos virus relativamente estables (CPMV, SBMV, SqMV), en los primeros días se obtienen altos porcentajes de transmisión, pero, en los días subsiguientes la tasa de transmisión desciende rápidamente. Sin embargo, ocasionalmente algunos coleópteros pueden transmitir el virus por tres o más semanas (Sastry y Zitter, 2014; Fulton *et al.*, 1980). En zonas templadas, los coleópteros vectores durante el período de hibernación o dormancia (diapausa) pueden retener los virus por algunos meses (Mukhopadhyay, 2010; Nayudu, 2008).

Transmisión

Las evidencias confirman que la transmisión de virus fitopatógenos por coleópteros se realiza solamente durante la alimentación (Feres y Raccach, 2015). En los primeros trabajos sobre transmisión se pensaba que otro mecanismo de entrada del virus, aunque no habían evidencias, podría ser a través de heridas hechas por las uñas de los coleópteros en las células epidérmicas de la planta. Éstas podrían contaminarse con el virus durante el período de adquisición, con las heces o por sangramiento reflexivo (Fulton *et al.*, 1980).

Los efectos de las variables ambientales tales como temperatura, humedad y luz sobre la adquisición y la transmisión no han sido evaluados en forma detallada. Es evidente que variaciones en tales condiciones afectan la actividad de los coleópteros, la estabilidad de los virus y la fisiología de las plantas, y de esta manera podrían afectar la transmisión. Las temperaturas reportadas en las pruebas de transmisión oscilan entre 24 y 32°C. Sin embargo, muchos investigadores no mencionan las condiciones bajo las cuales realizan los experimentos de transmisión (Gergerich *et al.*, 1986a; Fulton *et al.*, 1980). Además de las condiciones ambientales, el período de retención y transmisión de un virus también dependen del tipo de virus y del hospedante (Sastry y Zitter, 2014).

La eficiencia de transmisión varía notablemente entre especies de coleópteros. Algunas especies son más eficientes que otras al transmitir un mismo virus; asimismo, la eficiencia de transmisión de varios virus por las mismas especies es también variable (Nayudu, 2008). *C. ruficornis* transmite al BRMV con una eficiencia de ca 80%, mientras que *Diabrotica balteata* y *D. adelpha* transmiten al mismo virus en una proporción mucho menor, ca 20 y 10%, respectivamente. Por otra parte, *C. trifurcata* transmite el CCMV a un nivel de 20% o menos, pero transmite el CPSMV o el SBMV con una alta eficiencia, ca 100% (Gergerich *et al.*, 1986a).

La especie de planta en la cual se multiplica el virus también es muy importante cuando se realizan pruebas de transmisión con coleópteros (Nayudu, 2008). En bioensayos con el CPSMV se han observado diferencias al utilizar frijol y soya (*Glycine max*) como fuente de inóculo, aun cuando no existe en estas fabáceas diferencias en susceptibilidad al inocularlas mecánicamente con el virus. *C. trifurcata* transmite eficientemente al CPSMV desde caraota (*Phaseolus vulgaris*) cv Black Valentine a frijol cv Monarch, pero no desde caraota cv Black Valentine al mismo cultivar, aun cuando ambos cultivares son susceptibles al virus mediante inoculación mecánica. Estos resultados sugieren que diferencias en los hospedantes, no relacionadas con la susceptibilidad producto de la inoculación mecánica, pueden afectar la habilidad de los coleópteros para transmitir algunos virus (Gergerich y Scott, 2013; 1991).

Experimentos para validar la técnica de heridas graves (*gross wounding technique*) como método de inoculación, la cual consiste en cortar discos de hojas con un cilindro de vidrio impregnado con virus, simulando el tipo de heridas hechas por los coleópteros al alimentarse, revelaron que algunos hospedantes eran

no susceptibles a ciertos virus inoculados por la técnica mencionada, pero resultaban susceptibles al inocularlos mecánicamente con esos virus. Por ejemplo, el cultivar Black Valentine de caraota no es infectado por el CPMV cuando es inoculado por la técnica de heridas graves con el virus purificado, pero es infectado cuando es inoculado mecánicamente con savia infectiva. Estos resultados permiten inferir que el método tradicional de evaluación para resistencia por medio de inoculación mecánica con el uso de abrasivos (carborundo) podría no detectar algunas formas de resistencia a la transmisión viral mediante este tipo de vectores, que es el tipo de transmisión que ocurre en condiciones de campo. Por otra parte, el uso de la técnica de heridas graves para detectar resistencia a virus transmitidos por coleópteros en programas de selección ofrece algunas ventajas: es una técnica menos engorrosa que la transmisión por coleópteros y el inóculo puede prepararse fácilmente y estandarizarse, y así evitar la variabilidad asociada con las pruebas de transmisión por coleópteros. Otros resultados sugieren que la inoculación por coleópteros o por la técnica de heridas graves es menos eficiente que la transmisión por inoculación mecánica (Gergerich y Scott, 2013; 1991).

La transmisión de virus de plantas por estados larvales de crisomélidos ha sido demostrada en unos pocos casos; sin embargo, no hay evidencias que indiquen que el virus adquirido por las larvas del coleóptero vector pase de la pupa al adulto (Gergerich *et al.*, 1986a). Algunas investigaciones concluyen que las larvas son más eficientes en la transmisión que los adultos, mientras que otros trabajos reportan que ocurre todo lo contrario (Gergerich, 2001; Fulton *et al.*, 1980).

Asociación virus-vector

Los virus han sido detectados en los excrementos, regurgitados y hemolinfa de coleópteros infectivos (Sastry y Zitter, 2014). Varios virus han sido encontrados en la hemolinfa de sus coleópteros vectores, lo cual sugiere que la hemolinfa podría servir de reservorio viral, especialmente durante períodos largos de retención (Fulton *et al.*, 1980). No se ha establecido una correlación entre la presencia de viriones en la hemolinfa y la transmisión exitosa del virus, lo cual impide una posible comparación con las transmisiones del tipo circulativa y no circulativa (Blanc, 2010). Sin embargo, algunos autores consideran que, por el hecho de los coleópteros adquirir de forma rápida los virus y no presentar un período de latencia, la transmisión podría ser del tipo semi-persistente (Sastry y Zitter, 2014) o no circulativa (Blanc y Drucker, 2011). Los virus han sido

detectados en la hemolinfa de sus coleópteros vectores al transcurrir solo segundos después de la adquisición en plantas infectadas (Blanc, 2010). En estudios realizados con el SBMV-raza frijol (actualmente SCPMV) y su vector *C. trifurcata*, se determinó que después de 30 segundos de haberse dado igual período de alimentación, el virus era detectado en la hemolinfa (Fulton *et al.*, 1980).

En los regurgitados los virus pueden encontrarse en concentraciones más altas que en las plantas infectadas, lo cual evidencia que el movimiento de los virus en el coleóptero es un proceso selectivo (Fulton *et al.*, 1980); sin embargo, esto no está correlacionado con la habilidad de transmisión por parte del vector (Harris, 1981; Fulton *et al.*, 1980). Por otra parte, se ha establecido que el fluido regurgitado durante la alimentación es el factor clave para determinar si un virus es transmitido o no por coleópteros (Sastray y Zitter, 2014; Gergerich *et al.*, 1983).

En los excrementos de coleópteros que se han alimentado de plantas infectadas también se han detectado virus y se ha sugerido que de esta manera, durante la alimentación, podría haber transmisión. Sin embargo, no hay suficientes evidencias que soporten esta idea (Fulton *et al.*, 1980). Asimismo, no existen evidencias definitivas de que ocurra multiplicación de los virus en sus coleópteros vectores (Sastray y Zitter, 2014; Gergerich y Scott, 1991), ya que la concentración del virus en la hemolinfa disminuye con el tiempo (Gergerich *et al.*, 1986a). No obstante, podría interpretarse que el intestino del vector constituye un sitio apropiado para la multiplicación viral, si es que ésta ocurriera (Harris, 1981).

MECANISMO DE TRANSMISIÓN

Los coleópteros fitófagos tienen un aparato bucal del tipo masticador y no poseen glándulas salivales. Ellos regurgitan durante la alimentación, cubriendo sus partes bucales con savia. Estos regurgitados contendrán virus si el insecto se ha alimentado de una planta infectada. Los coleópteros pueden adquirir el virus después de una sola mordida y pueden infectar a una planta sana al cortar un solo bocado. Sin embargo, la transmisión de virus de plantas por coleópteros no es un proceso puramente mecánico; existe un alto grado de especificidad entre el insecto vector y el virus (Blanc, 2010; Hull, 2009).

Si la contaminación de las partes bucales del vector fuera el único factor determinante en la transmisión, el *Tobacco mosaic virus* y el *Tobacco ringspot virus* serían rápidamente transmitidos por coleópteros. Estos virus han sido detectados en los regurgitados de coleópteros que se han alimentado de plantas infectadas y son depositados

en la superficie de las hojas de plantas sanas durante la alimentación. Sin embargo, las plantas no son infectadas; es más, algunos de esos virus son retenidos en la hemolinfa del insecto (Gray y Banerjee, 1999; Gergerich *et al.*, 1986a). En un principio, era difícil explicar por qué esos virus no eran transmitidos por coleópteros y en cambio otros lo hacían rápidamente (Fulton *et al.*, 1980).

Los virus transmitidos por coleópteros tienen un modo único de transmisión. Este proceso ocurre a través de los regurgitados y no hay período de latencia en el vector. La suposición original fue que los componentes de los regurgitados inactivaban selectivamente las partículas de los virus no transmisibles por coleópteros o éstos no eran capaces de penetrar una célula funcional de la planta que soportara la infección viral (Gergerich y Scott, 1991; Gergerich *et al.*, 1983). Gergerich *et al.* (1986b) demostraron el papel único de los regurgitados en el proceso de infección. Los virus no transmisibles por coleópteros fueron transmitidos mecánicamente a sus hospedantes. Sin embargo, cuando se le añadió regurgitado a la mezcla de inóculo y la transmisión se realizó por la técnica de heridas graves (cortando discos de hojas con un cilindro de vidrio contaminado con una mezcla de virus y regurgitados que simulan las heridas que hacen los coleópteros al alimentarse), sólo los transmitidos por coleópteros fueron infecciosos. Asimismo, al utilizar inoculación mecánica convencional y la mezcla de inóculo con regurgitados, todas las mezclas resultaron no infecciosas.

La incapacidad del virus para infectar a los hospedantes no se debió a la inactivación, ya que cuando se purificaban las partículas virales a partir de los regurgitados o se hacían diluciones de la mezcla, mantenían la infectividad. Es decir, los componentes de los regurgitados, aparentemente, no destruyen la infectividad de los virus de plantas (Gergerich y Scott, 1991). Este hallazgo sugirió que un inhibidor en el regurgitado afectaría al propio hospedante o la interacción entre el virus y éste, y que los virus transmisibles por coleópteros difieren de otros virus en la forma rápida de moverse a células no heridas a través del xilema y en la manera en que inician la infección primaria (Feres y Racciah, 2015; Hull, 2014; Blanc y Drucker, 2011). Utilizando tinción con anticuerpos fluorescentes en hojas inoculadas con virus a través de la técnica de heridas graves o mediante coleópteros se evidenció que los virus transmitidos por estos insectos se mueven fácilmente a través del xilema, pero se conoce muy poco sobre el proceso de infección después del movimiento por este tejido conductor (Gergerich y Scott, 1991).

Los regurgitados de varias especies de coleópteros fitófagos (*C. trifurcata*, *E. varivestis* y *Diabrotica undecimpunctata*) contenían una actividad de ribonucleasa (RNasa) equivalente a 0,1–1,0 mg/mL de RNasa pancreática. Esta enzima usada en este rango de concentración inactiva los virus no transmisibles por coleópteros como el TMV cuando son inoculados por la técnica de heridas graves, pero, la transmisión de los virus que son transmitidos normalmente por coleópteros no es afectada. Por lo tanto, la RNasa pancreática podría imitar el efecto de los regurgitados de los coleópteros. Otros tres tipos de RNasa encontrados actúan de manera similar a la RNasa pancreática. Algunas otras proteínas básicas no inhiben la transmisión de virus no transmisibles por coleópteros. Al parecer, es la actividad enzimática de las proteínas lo que afecta la transmisión. Es decir, hay una transmisión selectiva de los virus en presencia de RNasa, lo que sugiere que esta enzima bloquea eficazmente algún evento temprano con muchos virus de plantas. Estos resultados evidencian que la RNasa en los regurgitados es el factor responsable de la especificidad de la transmisión viral por los coleópteros; su acción selectiva puede ser una ayuda valiosa en el estudio de estos eventos en el proceso de infección (Gergerich y Scott, 1991; Gergerich *et al.*, 1986b). Sin embargo, los regurgitados de los coleópteros son una mezcla compleja que incluye otras enzimas, tales como DNasa, celulasa y proteasas, cuya actividad también puede influenciar el proceso de transmisión (Blanc y Drucker, 2011; Langham *et al.*, 1990).

Aunque los regurgitados contienen numerosas proteasas y altos niveles de ribonucleasas, los virus de plantas, aparentemente, no son inactivados por estas enzimas. No obstante, algunas enzimas proteolíticas de los regurgitados digieren parcialmente la cápside de partículas intactas de varios comovirus. La digestión genera un cambio en la superficie de carga de las partículas virales pero no inactiva al virus. La tripsina es una de las enzimas conocidas que digiere las proteínas de la cápside. Aunque esta modificación aparentemente no es necesaria para la infectividad del virus, puede jugar un rol necesario en la interacción virus-coleóptero (Gergerich y Scott, 2013).

Por otra parte, los coleópteros transmiten sobemovirus después de adquirirlos de preparaciones purificadas, lo que evidencia que no requieren de un componente auxiliar para una eficiente transmisión (Andret-Link y Fuchs, 2005). Sin embargo, al reensamblar viriones con la capa proteica (cápside) de un virus transmisible por coleópteros (SBMV) y el ARN de un virus no transmitido por coleópteros (TMV-

cepa frijol) ocurrió transmisión mediante el vector *E. varivestis* (Mahmood *et al.*, 1993). Asimismo, usando un virus quimérico en el cual la cápside de un clon infeccioso del *Cucumber mosaic virus* (no transmitido por coleópteros) fue sustituida con la del CCMV (transmitido por coleópteros), lograron la transmisión. Esto evidenció que la cápside del CCMV es un determinante viral para la transmisión por su coleóptero vector, *D. undecimpunctata* (Hull, 2014; Mello *et al.*, 2010). Los resultados de estos experimentos sugieren que el reconocimiento, ya sea en el vector o en el hospedante, para que el virus sea transmitido de manera eficiente por un coleóptero vector, está mediado por las propiedades de la cápside (Andret-Link y Fuchs, 2005; Mahmood *et al.*, 1993), tal como ocurre en otros grupos de insectos vectores (Whitfield *et al.*, 2015).

DISPERSIÓN

La dispersión de los coleópteros y los comovirus que ellos transmiten al parecer ocurre a distancias relativamente cortas. Observaciones de campo de la incidencia del *Broad bean stain virus* y *Broad bean true mosaic virus* en siembras de habas (*Vicia faba*) evidenciaron que *Apion vorax* no diseminó estos comovirus entre campos que estaban separados por unos cientos de metros. En un estudio sobre el comportamiento de vuelo del crisomélido *C. trifurcata* en campos de soya se encontró que sus vuelos eran muy cortos, menos de 30 m. Estos resultados sugieren que la dispersión del BPMV dentro del campo por *C. trifurcata* ocurre a distancias relativamente cortas (Gergerich y Scott, 2013). Sin embargo, introducciones recurrentes del RYMV en el Archipiélago de Zanzibar desde Tanzania continental, a unos 40 km, han sido asociadas con la capacidad de vuelo registrada de sus crisomélidos vectores, estimada en unas pocas decenas de kilómetros (Ferreles, 2015).

ORIGEN DE LOS COLEÓPTEROS PARA PRUEBAS DE TRANSMISIÓN

En la mayoría de los estudios de transmisión de virus de plantas por coleópteros se han utilizado insectos colectados en el campo, debido a la dificultad de criarlos. Sin embargo, esto trae ciertos inconvenientes, ya que los insectos colectados en el campo pueden estar contaminados con algunos virus fitopatógenos y solo se presentan en algunas épocas del año. Por otra parte, se desconoce la edad, la eficiencia de transmisión y la historia de vida de una determinada población (Gergerich *et al.*, 1986a; Fulton *et al.*, 1980). Afortunadamente, algunas de las especies de coleópteros usadas en estudios de

transmisión de virus de plantas pueden ser criadas bajo condiciones parcialmente controladas (Branson *et al.*, 1988) o en laboratorios (Jackson, 1986; Yépez, 1982; Holcomb y Fulton, 1978; Herzog *et al.*, 1974), lo que permite un mejor control de la población de vectores que se utiliza.

Cuando se utilizan insectos colectados en el campo para pruebas de transmisión se pueden tomar varias precauciones para eliminar los virus que pudieran llevar. Se pueden colectar de plantas que son inmunes a los virus que serían usados en los ensayos de transmisión subsiguientes o de campos o áreas geográficas en los cuales no hay evidencias de la existencia de esos virus. Otra alternativa es dejar los insectos colectados en el campo sobre un hospedante inmune en el laboratorio o invernadero por varios días o semanas antes de los bioensayos de transmisión para eliminar la posible presencia de virus fitopatógenos. Otra opción es colocar los coleópteros colectados en el campo sobre plantas susceptibles para que se alimenten y someter a observación esas plantas para verificar si aparecen síntomas típicos de infección viral. Los coleópteros que no transmitan virus a esas plantas bajo observación se pueden utilizar en las pruebas de transmisión (Gergerich *et al.*, 1986a).

INVESTIGACIONES REALIZADAS EN VENEZUELA

De acuerdo a la literatura revisada, es poco lo que se ha investigado en Venezuela con relación a la transmisión de virus de plantas por coleópteros. La transmisión a través de estos insectos ha sido utilizada como uno de los criterios de identificación de varios virus que infectan principalmente fabáceas. A continuación se citan algunos de los trabajos realizados en el país que involucran este tipo de bioensayo.

Debrot y Benitez (1967) transmitieron al CPMV- raza severa a través de los vectores *Andrector arcuatus* y *Andrector ruficornis*. Los insectos, mantenidos en ayuna por 24 h, se les permitió alimentarse individualmente por 20 h sobre hojas enfermas de frijol; luego, cada insecto fue transferido a una planta sana de frijol por el mismo lapso de tiempo y así sucesivamente hasta haberse alimentado sobre seis plantas. Un insecto podía transmitir la enfermedad a más de una planta y, una vez que habían adquirido el virus, eran capaces de retenerlo y transmitirlo por un tiempo relativamente largo. Citan a *A. arcuatus* por primera vez como vector del CPMV- raza severa.

Lastra (1968) transmitió el SqMV de *Cucurbita*

pepo a *C. pepo* mediante el coleóptero *Acalymma thiemei*. No observó diferencias entre períodos de adquisición de 1 ó 5 d y los coleópteros transmitieron el virus desde el primer día después de la adquisición; algunos de los insectos permanecían infectivos hasta por 9 d. *A. thiemei* es citado por primera vez como vector del SqMV.

Pardo (1978) describió la metodología empleada para la obtención de nuevas generaciones de *A. ruficornis*, partiendo de adultos colectados en el campo, con el fin de obtener suficiente cantidad de individuos libres de virus, con los cuales se pudieran realizar pruebas de transmisión en plantas de caraota y frijol bajo condiciones de laboratorio. Además, describió algunas características mostradas por el insecto en sus diferentes fases, bajo las condiciones a que fueron sometidos.

Yépez (1982) describió algunos aspectos de la biología de *A. arcuatus*, *A. ruficornis* y *Gynandrobrotica equestris* criados bajo condiciones de laboratorio en plantas de caraota. Discute ciertos aspectos ecológicos de los representantes estudiados del género *Andrector* basado principalmente en muestreos y observaciones realizadas en algunas localidades de los estados Aragua y Carabobo. Incluye la distribución geográfica de estas especies, especialmente en Venezuela y los hospedantes que han sido reportados. Describe la historia de vida y hábitos de *A. arcuatus* y *A. ruficornis* con base en observaciones de campo y de laboratorio. Además, incluye información para la diferenciación específica de huevos y larvas, y cita algunos caracteres que permiten separar adultos de las tres especies, así como sus sexos. Estos resultados pueden ser de mucho interés para los virólogos interesados en la transmisión de virus por estas especies de coleópteros en cultivos como caraota, frijol y soya.

Debrot y Centeno (1986) detectaron en siembras de soya y caraota un nuevo virus que fue identificado como QPMV, el cual ocasionaba retardo en la maduración y una reducción considerable en el rendimiento de la caraota. Aislamientos del virus fueron transmitidos mecánicamente a varios hospedantes, y por los coleópteros *A. arcuatus* y *A. ruficornis* a caraota.

Debrot *et al.* (1988b), a partir de muestras de soya colectadas en siembras experimentales y comerciales en los estados Aragua y Guárico, identificaron a los virus QPMV, CCMV y CPSMV, y a sus vectores los coleópteros *A. arcuatus* y *A. ruficornis*. Los autores consideran al primero de los virus como el de mayor importancia por su alta difusión y severidad. Posteriormente, Debrot *et al.* (1988a) confirman la presencia del QPMV en caraota y citan por primera

vez en esta fabácea al CCMV en baja frecuencia. En ambos casos utilizaron como vectores a los crisomélidos *A. arcuatus* y *A. ruficornis*.

Patiño y Garrido (1996) identificaron al SBMV a partir de un aislamiento proveniente de caraota cv Tacarigua colectada en Maracay, Aragua. Entre los criterios de identificación utilizados figura la transmisión del virus, de caraota a caraota, mediante el crisomélido *A. ruficornis*. Con base en todas las pruebas realizadas concluyen que el aislamiento viral en estudio corresponde a la raza B del SBMV (SBMV-B). Por otra parte, el virus también fue detectado serológicamente en varias localidades del estado Aragua.

Savini y Garrido (1994) caracterizaron al coleóptero *Ledesmodina auricollis* (Chrysomelidae: Eumolpinae) como un nuevo insecto plaga en caraota en un ataque masivo localizado, en Maracay. Los mismos autores observaron en los años subsiguientes a este coleóptero afectando ocasionalmente siembras experimentales de caraota en la misma localidad. Por esta razón, decidieron determinar la capacidad de transmisión del SBMV-B por *L. auricollis*, ya que este virus es común en la zona. *L. auricollis* transmitió al virus con una eficiencia de 12% en plantas de caraota; los resultados fueron confirmados por sintomatología y serología. Este representa el primer reporte de este crisomélido como vector del SBMV-B (Garrido y Savini, 1996).

Patiño *et al.* (1997), en bioensayos de transmisión del BSMV-B con *Diphaulaca aulica* (Coleoptera, Chrysomelidae, Alticinae), lograron transmitir el virus a plantas de caraota cv Tacarigua con una eficiencia de 75%. Los resultados fueron confirmados mediante sintomatología y serología. Los autores mencionan que esta representa la primera cita de *D. aulica* como vector del BSMV-B.

Brito *et al.* (2015) identificaron al CCMV infectando vainita china (*Vigna unguiculata* subsp. *sesquipedalis*) en Maracay, Aragua. Utilizaron pruebas biológicas y moleculares, y dentro de las primeras incluyeron la transmisión por vectores. Para ello, utilizaron los coleópteros *A. ruficornis*, *A. arcuatus* y *L. auricollis*. Las tres especies de crisomélidos transmitieron el virus y la infección fue corroborada por sintomatología y RT-PCR. Los autores mencionan que este constituye el primer registro del CCMV infectando vainita china y el primer reporte de transmisión de este bromovirus por *L. auricollis*.

AGRADECIMIENTOS

Los autores expresan su gratitud a Mario Cermeli y Vilma Savini (UCV, Facultad de Agronomía, Instituto de Zoología Agrícola, Maracay) por la revisión del manuscrito.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Andret-Link, P.; M. Fuchs. 2005. Transmission specificity of plant viruses by vectors. *J. Plant Pathol.* 87: 153-165.
- Blanc, S. 2010. Vector transmission of plant viruses. *In* Mahy, B.W.J.; M.H.V. van Regenmortel (Eds.). *Desk Encyclopedia of Plant and Fungal Virology*. Academic Press. San Diego, EUA. pp. 10-18.
- Blanc, S.; M. Drucker. 2011. Functions of virus and host factors during vector-mediated transmission. *In* Caranta, C.; M.A. Aranda; M. Tepfer; J.J. López-Moya (Eds.). *Recent advances in Plant Virology*. Caister Academic Press. Norfolk, Reino Unido. pp. 103-120.
- Branson, T.F.; J.J. Jackson; G.R. Sutter. 1988. Improved method for rearing *Diabrotica virgifera virgifera* (Coleoptera: Chrysomelidae). *J. Econ. Entomol.* 81: 410-414.
- Brito, M.; M.J. Garrido; T. Ruiz; A. Mejías; M. Romano; D. Avilán; K. Zambrano; E. Marys. 2015. Natural infection of yardlong bean (*Vigna unguiculata* subsp. *sesquipedalis*) by *Cowpea chlorotic mottle virus*. *Plant Dis.* 99: 1656.
- Bujarski, J.J. 2010. Bromoviruses. *In* Mahy, B.W.J.; M.H.V. van Regenmortel (Eds.). *Desk Encyclopedia of Plant and Fungal Virology*. Academic Press. San Diego, EUA. pp. 120-124.
- Bujarski, J.; M. Figlerowicz; D. Gallitelli; M.J. Roossinck; S.W. Scott. 2012. Family Bromoviridae. *In* King, A.M.Q.; M.J. Adams; E.B. Carstens; E.J. Lefkowitz (Eds.). *Virus Taxonomy: Ninth report of the International Committee on Taxonomy of Viruses*. Academic Press. San Diego, EUA. pp. 965-976.
- Debrot, E.A.; C.E. Benitez. 1967. El virus del mosaico del frijol, *Vigna sinensis* Endl. (Cowpea mosaic virus) en Venezuela. *Agronomía Trop.* 17: 3-15.
- Debrot, E.A.; F. Centeno. 1986. Occurrence of quail pea mosaic virus (QPMV) infecting beans and soybeans in Venezuela. *Phytopathology* 76: 1089-1090. (Abstract).
- Debrot, E.A.; F. Centeno; E. Brown. 1988a. Detección de virus en siembras de caraota en los Valles de Aragua. *Fitopatol. Venez.* 1: 26 (Resumen).
- Debrot, E.A.; F. Centeno; E. Brown. 1988b. Prospección de virus que atacan a la soya (*Glycine max*) en Venezuela. *Fitopatol. Venez.* 1: 26 (Resumen).

- Dreher, T.W.; M.C. Edwards; A.J. Gibbs; A-L. Haenni; R.W. Hammond; I. Jupin; R. Koenig; S. Sabanadzovic; G.P. Martelli. 2012. Family *Tymoviridae*. In King, A.M.Q.; M.J. Adams; E.B. Carstens; E.J. Lefkowitz (Eds.). *Virus Taxonomy: Ninth report of the International Committee on Taxonomy of Viruses*. Academic Press. San Diego, EUA. pp. 944-952.
- Fereres, A. 2015. Insect vectors as drivers of plant virus emergence. *Curr. Opin. Virol.* 10: 42-46.
- Fereres, A.; B. Raccach. 2015. Plant virus transmission by insects. In *Encyclopedia of Life Sciences*. John Wiley & Sons. Chichester, Reino Unido, pp. 1-12.
- Fulton, J.P.; H.A. Scott; R. Gamez. 1980. Beetles. In Harris K.F.; K. Maramorosch (Eds.). *Vectors of Plant Pathogens*. Academic Press. Nueva York, EUA. pp. 115-132.
- Garrido, M.J. 1985. Transmisión por coleópteros de virus de plantas. En *Insectos Vectores de Enfermedades de Plantas*. Sociedad Venezolana de Fitopatología (Ed.). Maracay, Venezuela. pp. 57-70.
- Garrido, M.J.; V. Savini. 1996. Nuevo insecto transmisor del virus del mosaico sureño de la caraota. *Bol. Entomol. Venez. N.S.* 11: 201.
- Gergerich, R.C. 2001. Mechanism of virus transmission by leaf-feeding beetles. In Harris, K.F.; O.P. Smith; J.E. Duffus (Eds.). *Virus-Insect-Plant Interactions*. Academic Press. San Diego, EUA. pp. 133-142.
- Gergerich, R.C.; H.A. Scott. 1991. Determinants in the specificity of virus transmission by leaf-feeding beetles. In Harris, K.F. (Ed.). *Advances in Disease Vector Research*. Vol. 8. Springer-Verlag. Nueva York, EUA. pp. 1-13.
- Gergerich, R.C.; H.A. Scott. 2013. Comoviruses: transmission, epidemiology, and control. In Harrison, B.D.; A. F. Murrant (Eds.). *The Plant Viruses*. Vol. 5: Polyhedral virions and bipartite RNA genomes. Springer Science & Business Media. Nueva York, EUA. pp. 77-93.
- Gergerich, R.C.; H.A. Scott; J.P. Fulton. 1983. Regurgitant as a determinant of specificity in the transmission of plant viruses by beetles. *Phytopathology* 73: 936-938.
- Gergerich, R.C.; H.A. Scott; J. P. Fulton. 1986a. Evaluation of *Diabrotica* beetles as vectors of plant viruses. In Krysan, J.L.; T.A. Miller (Eds.). *Methods for the Study of Pest Diabrotica*. Springer, Nueva York, EUA. pp. 227-249.
- Gergerich, R.C.; H.A. Scott; J.P. Fulton. 1986b. Evidence that ribonuclease in beetle regurgitant determines the transmission of plant viruses. *J. Gen. Virol.* 67: 367-370.
- Ghoneim, K.S. 2013. Enhancement of research interests in physiology and biochemistry of blister beetles (Coleoptera: Meloidae): A review. *Int. Res. J. Biochem. Bioinform.* 3: 75-92.
- Gray, S.M.; N. Banerjee. 1999. Mechanisms of arthropod transmission of plant and animal viruses. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 63: 128-148.
- Haenni, A-L.; T.W. Dreher. 2010. Tymoviruses. In Mahy, B.W.J.; M.H.V. van Regenmortel (Eds.). *Desk Encyclopedia of Plant and Fungal Virology*. Academic Press. San Diego, EUA. pp. 360-368.
- Harris, K.F. 1981. Arthropod and nematode vectors of plant viruses. *Ann. Rev. Phytopathol.* 19: 391-426.
- Herzog, D.C.; C.E. Eastman; L.D. Newson. 1974. Laboratory rearing of the bean leaf beetle. *J. Econ. Entomol.* 67: 794-795.
- Holcomb, C.E.; J.P. Fulton. 1978. Rearing the bean leaf beetle for plant virus vector studies. *Plant Dis. Rep.* 62: 12-14.
- Hull, R. 2009. *Comparative Plant Virology*, 2da ed. Academic Press. Londres, Reino Unido. 376 p.
- Hull, R. 2014. *Plant Virology*, 5ta ed. Academic Press. Londres, Reino Unido. 1118 pp.
- Jackson, J.J. 1986. Rearing and handling of *Diabrotica virgifera* and *Diabrotica undecimpunctata howardi*. In Krysan, J.L.; T.A. Miller (Eds.). *Methods for the Study of Pest Diabrotica*. Springer. Nueva York, EUA. pp. 25-47.
- King, A.M.Q.; M.J. Adams; E.B. Carstens; E.J. Lefkowitz (Eds.). 2012. *Virus Taxonomy: Ninth Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses*. Academic Press. San Diego, EUA. 1327 pp.
- Krysan, J.L.; T.A. Miller (Eds.). 1986. *Methods for the study of pest Diabrotica*. Springer. Nueva York, EUA. 260 p.
- Langham, M.A.C.; R.C. Gergerich; H.A. Scott. 1990. Conversion of comovirus electrophoretic forms by leaf-feeding beetles. *Phytopathology* 80: 900-906.
- Lastra, R. 1968. Occurrence of cucurbit viruses in Venezuela. *Plant Dis. Rep.* 52: 171-174.

- Lomonosoff, G.P. 2010. Cowpea mosaic virus. In Mahy, B.W.J.; M.H.V. van Regenmortel (Eds.). Desk Encyclopedia of Plant and Fungal Virology. Academic Press. San Diego, EUA. pp. 165-170.
- Mahmood, T.; R.C. Gergerich; K.S. Kim. 1993. Coat protein as a determinant of virus transmission by leaf-feeding beetles. *Phytopathology* 83: 1375 (Abstr.).
- Majka, C.G.; D.B. McCorquodale. 2010. Ladybird beetles (Coleoptera: Coccinellidae) of the Atlantic Maritime Ecozone. In McAlpine, D.F.; I.M. Smith (Eds.). Assessment of Species Diversity in the Atlantic Maritime Ecozone. NRC Research Press. Ottawa, Canada. pp. 439-452.
- Mello, A.F.; A.J. Clark; K.L. Perry. 2010. Capsid protein of cowpea chlorotic mottle virus is a determinant for vector transmission by a beetle. *J. Gen. Virol.* 91: 545-551.
- Morrone, J.J. 2014. Biodiversidad de Curculionoidea (Coleoptera) en México. *Rev. Mex. Biodiver. Supl.* 85: S312-S324.
- Mukhopadhyay, S. 2010. Plant Virus, Vector: Epidemiology and Management. CRC Press. Boca Ratón, EUA. pp. 67-146.
- Nayudu, M.V. 2008. Plant Viruses. Tata Mc-Graw Hill. Nueva Delhi, India. pp. 236-238.
- Ordóñez, M.M.; S. López; G. Rodríguez. 2014. Biodiversidad de Chrysomelidae (Coleoptera) en México. *Rev. Mex. Biodiver. Supl.* 85: S271-S278.
- Pardo, A. 1978. Cría artificial del coquito pintado *Andrector arcuatus* (Oliver) Coleoptera: Galerucidae. En: Resúmenes III Encuentro Venezolano de Entomología. Maracaibo, Venezuela. pp. 30-31.
- Patiño, Y.; M.J. Garrido. 1996. Identificación y detección del virus del mosaico sureño de la caraota en varias localidades del estado Aragua, Venezuela. *Fitopatol. Venez.* 9: 16-17.
- Patiño, Y.; M.J. Garrido; V. Savini. 1997. *Diphaulaca aulica*: Nuevo vector del virus del mosaico sureño de la caraota. *Bol. Entomol. Venez. N.S.* 12: 121-122.
- Qu, F.; T.J. Morris. 2010. *Carmovirus*. In Mahy, B.W.J.; M.H.V. van Regenmortel (Eds.). Desk Encyclopedia of Plant and Fungal Virology. Academic Press. San Diego, EUA. pp. 143-147.
- Rochon, D.; S. Lommel; G.P. Martelli; L. Rubino; M. Russo. 2012. Family *Tombusviridae*. In King, A.M.Q.; M.J. Adams; E.B. Carstens; E.J. Lefkowitz (Eds.). Virus Taxonomy: Ninth report of the International Committee on Taxonomy of Viruses. Academic Press. San Diego, EUA. pp. 1111-1138.
- Sanfaçon, H.; T. Iwanami; A.V. Karasev; R. van der Vlugt; J. Wellink; T. Wetzel; N. Yoshikawa. 2012. Family *Secoviridae*. In King, A.M.Q.; M.J. Adams; E.B. Carstens; E.J. Lefkowitz (Eds.). Virus Taxonomy: Ninth report of the International Committee on Taxonomy of Viruses. Academic Press. San Diego, EUA. pp. 881-899.
- Sastry, K.S.; T.A. Zitter. 2014. Plant Virus and Viroid Diseases in the Tropics. Volume 2: Epidemiology and Management. Springer. Nueva York, EUA. 489 p.
- Savini, V.; M.J. Garrido. 1994. *Ledesmodina auricollis* Lefevre (Coleoptera, Chrysomelidae, Eumolpinae) sobre *Phaseolus vulgaris* L. (Leguminosae) en un ataque masivo localizado. *Bol. Entomol. Venez. N.S.* 9: 127.
- Scheets, K. 2010. *Machlomovirus*. In Mahy, B.W.J.; M.H.V. van Regenmortel (Eds.). Desk Encyclopedia of Plant and Fungal Virology. Academic Press. San Diego, EUA. pp. 204-209.
- Sõmera, M.; C. Sarmiento; E. Truve. 2015. Overview on sobemoviruses and a proposal for the creation of the family *Sobemoviridae*. *Viruses* 7: 3076-3115.
- Syller, J. 2014. Biological and molecular events associated with simultaneous transmission of plant viruses by invertebrate and fungal vectors. *Mol. Plant Pathol.* 15: 417-426.
- Tidona, C.; G. Darai (Eds.). 2011. The Springer Index of Viruses. Springer. Nueva York, EUA. 2090 p.
- Truve, E.; D. Fargette. 2012. Genus *Sobemovirus*. In King, A.M.Q.; M.J. Adams; E.B. Carstens; E.J. Lefkowitz (Eds.). Virus Taxonomy: Ninth report of the International Committee on Taxonomy of Viruses. Academic Press. San Diego, EUA. pp. 1185-1189.
- Whitfield, A.E.; B.W. Falk; D. Rotenberg. 2015. Insect vector-mediated transmission of plant viruses. *Virology* 479-480: 278-289.
- Yépez, G. 1982. Estudio sobre algunos aspectos de la biología y ecología de *Andrector arcuatus* Olivier, *A. ruficornis* Olivier y *Gynandrobrotica equestris* Fabricius (Coleoptera: Chrysomelidae). Trabajo de Grado M.Sc. Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela. Maracay, Venezuela. 84 p.