

Bemisia tabaci (Gennadius) (Hemiptera: Aleyrodidae): Historia, situación actual y su rol como vector de enfermedades virales de plantas en Venezuela

Gustavo Romay¹, Francis Geraud-Pouey², Dorys Chirinos², Jhonny Demey¹

¹Instituto de Estudios Avanzados (IDEA). Apartado 17606. Parque Central. Caracas 1015A, Venezuela. E-mail: gromay@gmail.com.

²Laboratorio de Manejo Integrado de Plagas en Frutales y Hortalizas, Unidad Técnica Fitosanitaria (MIPFH-UTF), Facultad de Agronomía, La Universidad del Zulia (LUZ), Maracaibo, 4005, estado Zulia, Venezuela.

Resumen

ROMAY G, GERAUD-POUEY F, CHIRINOS D, DEMEY J. 2016. *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Hemiptera: Aleyrodidae): Historia, situación actual y su rol como vector de enfermedades virales de plantas en Venezuela. ENTOMOTROPICA 31(35): 276-293.

La mosca blanca *Bemisia tabaci* (Gennadius, 1889) es considerada actualmente como un complejo de 31-36 especies crípticas sugeridas, de las cuales las especies denominadas Mediterránea (Med) y Medio Oriente-Asia Menor 1 (MEAM1, por sus siglas en inglés) se encuentran distribuidas a nivel mundial, mientras que especies denominadas Nuevo Mundo 1 y 2 (NW1 y NW2, respectivamente; por sus siglas en inglés) se encuentran distribuidas solo en el continente americano. En Venezuela, han sido identificadas las especies NW1 y MEAM1, siendo esta última reconocida como un excelente vector de enfermedades virales de plantas. Los virus causantes de estas enfermedades pertenecen a cinco géneros: *Begomovirus*, *Carlavirus*, *Crinivirus*, *Ipomovirus* y *Torradovirus*. Previo a la introducción de MEAM1 en América, en Venezuela se conocía principalmente un begomovirus (virus del mosaico amarillo del tomate) que infectaba cultivos de tomate y papa. Actualmente, al menos 11 begomovirus y un carlavirus han sido señalados en el país, en algunos casos asociados con fuertes epifitias y graves consecuencias para la agricultura nacional. En el presente estudio se pretende plantear una reseña histórica de *B. tabaci* en Venezuela, su estatus taxonómico actual y su relevancia como vector de enfermedades virales que afectan diversos cultivos en Venezuela.

Palabras clave adicionales: Aleyrodidae, *Begomovirus*, *Carlavirus*, complejo de especies, mosca blanca.

Abstract

ROMAY G, GERAUD-POUEY F, CHIRINOS D, DEMEY J. 2016. *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Hemiptera: Aleyrodidae): History, current status and its role as plant vector of viral diseases in Venezuela. ENTOMOTROPICA 31(35): 276-293.

The Whitefly *Bemisia tabaci* (Gennadius) is currently known as a complex of 31-36 cryptic putative species in which two species, Mediterranean (Med) and Middle East-Asia Minor 1 (MEAM1) are spread worldwide. Meanwhile, the putative species New World 1 and 2 are spread only in the Americas. In Venezuela, NW1 and MEAM1 have been reported and the last one is well known to be an excellent plant viral vector. The viruses causing these plant diseases belong to five genus: *Begomovirus*, *Carlavirus*, *Crinivirus*, *Ipomovirus* and *Torradovirus*. Prior to the introduction of MEAM1 in the Western Hemisphere, in Venezuela one begomovirus was mainly found in tomato and potato crops, the tomato yellow mosaic virus. Currently, at least 11 begomoviruses and one carlavirus have been reported in the country, even in some cases associated to severe outbreaks with devastating consequences to the local production. The present study aims to review the history, current taxonomic status of *B. tabaci* and its impact as a viral disease vector in several important crops of Venezuela.

Additional key words: Aleyrodidae, *Begomovirus*, *Carlavirus*, species complex, whitefly.

Introducción

La mosca blanca del tabaco o de la batata, *Bemisia tabaci* (Gennadius, 1889) *sensus lato* (Hemiptera: Aleyrodidae) es una de las principales amenazas para la producción de muchos cultivos a nivel mundial (De Barro et al. 2011). *B. tabaci* puede causar daños directos como insecto chupador y daños indirectos por maduración desuniforme de los frutos y desarrollo de hongos saprófitos sobre el melado de las excreciones del insecto depositado en la superficie de la planta, lo cual interfiere con el funcionamiento de las hojas y mancha externamente los frutos (Geraud et al. 1995, Flores-Alaña et al. 2015). Sin embargo, la mayor importancia como problema fitosanitario deriva de su capacidad para transmitir enfermedades virales en varios cultivos ocasionando cuantiosas pérdidas a escala mundial (Polston y Anderson 1997, Varma y Malathi 2003, Morales 2010). *B. tabaci* es cosmopolita, distribuida principalmente en toda la faja tropical y subtropical del planeta, aunque también en cultivos bajo invernaderos de países de clima templado (Broaden et al. 1989). África tropical ha sido sugerida como la región de origen de *B. tabaci* (Oliveira et al. 2001) y su introducción en América, aunque no es precisa, se estima ocurrió desde África o Asia en tiempos coloniales a través de la actividad comercial y tráfico de esclavos hacia este continente (Morales 2010).

Aunque a *B. tabaci* se le conoce en América desde finales del siglo XIX (Perring 2001), su estatus como insecto plaga comenzó a ser prominente en el continente a partir de la década de 1980 cuando grandes y repentinos

brotos poblacionales de este insecto comenzaron a ser frecuentes (Polston y Anderson 1997, De Barro et al. 2011).

Estudios realizados sobre dos poblaciones de *B. tabaci*, definidas como razas diferentes, reveló evidencias biológicas y moleculares que sugerían la existencia de dos especies en lugar de una única especie, a pesar de ser indistinguibles morfológicamente (Perring et al. 1993). Así, posteriormente fue propuesta una nueva especie denominada *Bemisia argentifolli* Bellows y Perring, 1994 (Bellows et al. 1994); para diferenciarla de *B. tabaci*. El epíteto específico asignado a la especie propuesta, se debió a síntomas de plateado en las hojas, que ésta última, puede causar en plantas del género *Cucurbita* (Figura 1). La propuesta de dos especies distintas generó rápidamente gran controversia, debido a que se consideraba prematuro separar especies, cuando al mismo tiempo, eran usados a nivel mundial términos como biotipos o razas según el hospedero, para poblaciones de *B. tabaci* con comportamiento biológico y perfiles genéticos diferentes entre sí (Brown et al. 1995, De Barro et al. 2005).

En el caso de Venezuela, los grandes brotes poblacionales de *B. tabaci* comenzaron a observarse en plantaciones de melón y posteriormente en otros cultivos de ciclo corto a finales de esa misma década (Geraud et al. 1995, Salas y Mendoza 1995). Esta situación impulsó las investigaciones alrededor de este insecto sobre diversos aspectos como su relación con plantas hospederas (Salas y Mendoza 1995, Sánchez et al. 1997), diversidad genética y estatus taxonómico (Salas y Arnal 2001, Tovar et al.



Figura 1. Síntoma del plateado de la hoja de la cucurbita observado en planta de auyama (*Cucurbita moschata* Duchesne ex Poir.) con altas poblaciones de *B. tabaci*, en el estado Guárico.

2005, Romay et al. 2011, Alvarado y Laurentin 2013), manejo fitosanitario (Chirinos et al. 2012, 2014, Flores-Alaña et al. 2015), entre otros.

Poco más de 20 años han transcurrido desde el inicio de este debate y más allá de su estatus taxonómico, *B. tabaci* continua siendo uno de los principales problemas fitosanitarios para la producción de un gran número de cultivos en todo el mundo, en especial asociado con la transmisión de enfermedades virales (Navas-Castillo et al. 2011). En este trabajo se pretende hacer una revisión y análisis de la evolución de *B. tabaci* como problema fitosanitario en Venezuela.

Estatus taxonómico actual de *Bemisia tabaci*

Alrededor de 1 500 especies de moscas blancas de la familia Aleyrodidae son referidas en el mundo (Martin y Mound 2007). En Venezuela se han mencionado 32 especies de las cuales existen 20 determinadas y 12 no determinadas (Arnal et al. 1993). La mosca blanca *B. tabaci*

fue descrita por primera vez en Grecia en el año de 1889, asociada con tabaco (*Nicotiana tabacum* L.), bajo el nombre *Aleyrodes tabaci* Gennadius, 1889 y posteriormente fue también descrita en los EE.UU bajo el nombre de *Aleyrodes inconspicua* Quaintance asociada con batata (*Ipomoea batata* (L.) Lam.) (Brown et al. 1995). Algunos años más tarde ambas especies fueron sinonimizadas en una única especie y reubicada dentro de un nuevo género denominado *Bemisia* Quaintance y Baker, 1914; en el cual esta especie fue asignada como especie tipo bajo el nombre de *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Perring 2001).

Hasta 1978, unas 16 especies descritas dentro del género *Bemisia* pasaron a ser sinonimias de *B. tabaci* (Perring 2001). Los problemas de sinonimia con esta especie se debieron en buena parte a las dificultades para distinguir caracteres de interés taxonómico en adultos de moscas blancas. Los adultos tienen algunos caracteres morfológicos que pueden permitir la separación de especies, sin embargo, en la mayoría de los casos, estos caracteres son más efectivos para la clasificación taxonómica a nivel de género o incluso a niveles superiores (Gill 2012). Los caracteres morfológicos del cuarto instar ninfal (N4) en su fase final, comúnmente denominado pupa, poseen mayor valor taxonómico como criterios de clasificación (Brown et al. 1995). Entre los caracteres morfológicos de la pupa usados en la taxonomía de moscas blancas resaltan: los bordes del cuerpo, el orificio vaciforme, poros, patrón de setas, papillas en el dorso, suturas de muda y morfología de patas (Gill 2012). Sin embargo, algunos de estos caracteres varían notablemente dependiendo de

la planta hospedera sobre la cual se desarrolla el insecto y otros factores tales como variaciones de temperatura y humedad (Gill y Brown 2010). Neil y Bents (1999) observaron que ninfas de *B. tabaci* podían desarrollar mayor número de setas dorsales cuando la planta hospedera presentaba superficie foliar pubescente, a diferencia de aquellas plantas hospederas con superficie foliar glabra donde las setas dorsales podían incluso estar ausentes. Estos mismos autores refieren que la morfología de ninfas en *Trialeurodes vaporariorum* Westwood (1856), también puede variar notablemente según la pubescencia de la superficie foliar del hospedero. Así pues, la plasticidad morfológica del último instar ninfal de moscas blancas es evidenciada más allá del género *Bemisia* y revela ciertas dificultades para su uso con fines taxonómicos, requiriéndose herramientas complementarias.

Herramientas moleculares como criterio de clasificación taxonómica y caracterización de poblaciones

Como se mencionó anteriormente, poblaciones de *B. tabaci* morfológicamente indistinguibles, pero que difieren en su comportamiento biológico, han sido consideradas como razas según hospedero y más comúnmente como biotipos dentro de esta especie. Estos pueden ser diferenciados mediante marcadores moleculares lo cual permite mostrar perfiles genéticos o bioquímicos disimiles. A partir de la década de 1980, comenzaron a aplicarse herramientas moleculares con el fin de apoyar los avances alcanzados en el estudio de las evidencias biológicas diferenciales en *B. tabaci* (Brown et al. 1995). Inicialmente se estudiaron

los patrones electroforéticos generales de esterasas (aloenzimas) que permitieron separar grupos dentro de *B. tabaci* (Prabhaker et al. 1987). Posteriormente los análisis moleculares de poblaciones incluyeron perfiles de ADN. Los primeros marcadores de ADN usados en *B. tabaci*, se basaron en la técnica de amplificación aleatoria del polimorfismo del ADN mediante el uso de la reacción en cadena de la polimerasa (RAPD-PCR, por sus siglas en inglés) (Brown et al. 1995). Adicionalmente, otras técnicas basadas en marcadores de ADN han sido utilizadas. Entre estas se encuentran el polimorfismo de la longitud de fragmentos amplificados (AFLP, por sus siglas en inglés) (Cervera et al. 2000), amplificación de regiones microsátélites o también llamadas secuencias cortas repetidas (SSR, por sus siglas en inglés) (De Barro et al. 2003, Tsagkarakou y Roditakis 2003), amplificación de regiones específicas del ADN mitocondrial que codifican al ARN ribosomal mt16S y a la enzima citocromo oxidasa I (mtCO1) (Frohlich et al. 1999), así como regiones intergénicas ribosomales del espaciador del transcrito 1 (ITS1, por sus siglas en inglés) (De Barro et al. 2005).

En el estudio de moscas blancas, los marcadores moleculares han tenido diversas aplicaciones. Por una parte, los marcadores RAPD, AFLP y SSR han sido usados para estudios de diversidad, estructura de poblaciones y flujo genético (Hadjistylli et al. 2010). Por otra parte, las secuencias de ADN ribosomal ITS1 y las mitocondriales mtCO1 y mt16S han sido examinadas para inferir relaciones filogenéticas entre los diversos grupos que conforman a *B.*

tabaci (Frohlich et al. 1999, De Barro et al. 2000). Entre estos marcadores, las secuencias mtCO1 aportan mayor proporción de sitios informativos lo cual ha privilegiado ampliamente su uso en el establecimiento de sistemas de código de barras para identificación (Brown 2010). Otro marcador molecular usado es la región 18S ribosomal del genoma de moscas blancas, sin embargo, esta región no permite distinguir entre grupos de *B. tabaci* (Campbell 1993), por lo que su aplicación es más apropiada para análisis filogenéticos entre niveles taxonómicos superiores dentro de la familia Aleyrodidae.

En Venezuela, han sido realizados varios estudios sobre la caracterización molecular de poblaciones de *B. tabaci* mediante el uso de perfiles isoenzimáticos (Tovar et al. 2005), perfiles de ADN basados en marcadores RAPD (Salas y Arnal 2001; Alvarado y Laurentin 2013), SSR y secuencias mtCO1 (Romay et al. 2011). El primer estudio molecular sobre *B. tabaci* en Venezuela fue realizado por Salas y Arnal (2001), quienes mediante marcadores RAPD detectaron la presencia del biotipo B de *B. tabaci*. Para esta determinación, los autores evaluaron poblaciones provenientes de los estados Aragua y Lara. Posteriormente, la presencia de este biotipo fue también confirmada en los estados Barinas, Falcón, Mérida, Portuguesa, Nueva Esparta, Sucre, Trujillo y Zulia mediante marcadores SSR (Romay et al. 2011). Tovar et al. (2005) y Alvarado y Laurentin (2013) evaluaron la variabilidad genética de poblaciones de *B. tabaci* en cultivos de ajonjolí y pimentón, respectivamente. Tovar et al. (2005) observaron una diversidad genética total de 0,42 la cual no

estuvo correlacionada con un patrón geográfico para las 7 subpoblaciones analizadas en ese estudio, mientras Alvarado y Laurentin (2013) observaron una diversidad genética total de 0,38 con diferenciación entre las dos subpoblaciones evaluadas que se encontraban separadas un kilómetro de distancia. Es importante señalar que la comparación de resultados entre ambos estudios puede ser limitada debido al uso de técnicas moleculares muy diferentes.

El complejo de especies *B. tabaci*: ¿Desuso del término biotipo?

Como consecuencia del desarrollo y auge de las técnicas moleculares, ha sido posible la descripción de nuevos biotipos y para el año 2011 se contabilizaban 33 biotipos dentro de esta especie, siendo los biotipos denominados B y Q los más diseminados a nivel mundial con graves consecuencias en el desarrollo de epifitias virales (De Barro et al. 2011). Cruzamientos entre algunos biotipos han mostrados diferentes niveles de aislamiento reproductivo y en otros casos se han obtenido generaciones fértiles (De Barro et al. 2005, Liu et al. 2012). En conjunto, la gran variabilidad biológica y molecular de *B. tabaci* ha llevado a considerarla como un complejo de especies (De Barro et al. 2011). El término “complejo” busca agrupar organismos que perteneciendo a diferentes especies exhiben patrones fenotípicos muy similares entre sí y su separación en diferentes grupos taxonómicos incluye perfiles genéticos que permiten distinguirlos (Almeida y Araujo 2013). El uso de secuencias de ADN ha dado una nueva herramienta para la distinción y separación de especies morfológicamente indistinguibles,

trayendo como consecuencia el incremento exponencial de nuevos complejos de especies señaladas en la literatura (Bickford et al. 2007). En el caso de *B. tabaci*, Dinsdale et al. (2010) evaluaron 549 secuencias mtCO1 de individuos provenientes de América, Asia, África, Europa y Oceanía. En ese estudio los autores realizaron análisis filogenéticos bayesianos y de secuencias a pares, llegando a la conclusión que el complejo *B. tabaci* estaba conformado por 24 grupos que mostraron 3,5 % de divergencia genética, lo cual fue consistente con estudios de delimitación de especies en otros grupos de insectos donde fueron usadas las secuencias mtCO1. Sin embargo, aunque es ampliamente usado, este planteamiento es debatido por Lee et al. (2013), quienes proponen 4 % de divergencia genética como criterio para la demarcación de especies en el complejo *B. tabaci*.

Con base en los estudios moleculares previos, De Barro et al. (2011) propusieron sustituir el término biotipo por el de especies crípticas sugeridas según el patrón geográfico de distribución que muestran estas especies. Aunque no es unánimemente adoptada, esta propuesta ha sido tomada en cuenta por la mayoría de la literatura publicada a partir de 2011 sobre *B. tabaci* y consultada en el presente estudio. El número de especies sugeridas de este complejo varía actualmente entre 31 y 36 (Boykin et al. 2013, Lee et al. 2013, Firdaus et al. 2013, Barbosa et al. 2014). Como parte del debate sobre la taxonomía y sistemática de *B. tabaci*, Liu et al. (2012) plantean la necesidad de aplicar el concepto de especie biológica para lo cual se requieren nuevos estudios sobre los

patrones de aislamiento reproductivo dentro de este complejo de especies.

En América hasta el presente han sido identificadas cuatro especies sugeridas dentro del complejo *B. tabaci* (Cuadro 1). Entre éstas, se encuentran las especies denominadas *B. tabaci* Mediterránea (MED, anteriormente referida como biotipo Q) y *B. tabaci* Medio Oriente-Asian Menor 1 (MEAM1, siglas en inglés y anteriormente referida como biotipo B) las cuales son consideradas especies invasivas con capacidad de desplazar las especies consideradas nativas o indígenas dentro del complejo (Perring 2001, De Barro et al. 2011, Hu et al. 2011). Como se observa en el Cuadro 1, en Venezuela han sido señaladas las especies sugeridas New World 1 (NW1) y MEAM1.

En agricultura existen diversos ejemplos de complejos de especies para los cuales la identificación precisa de sus miembros tiene especial interés en aspectos de bioseguridad, tales como establecimiento de medidas cuarentenarias y la certificación de zonas libres de una de las especies en particular (Boykin et al. 2012). Entre estos casos se pueden referir los complejos de moscas de frutas *Anastrepha fraterculus* (Wiedemann) (1830) y *Bactrocera dorsalis* (Hendel 1912) (Smith-Caldas et al. 2001, Clarke et al. 2005). De manera similar ocurre con el complejo *B. tabaci*, la especie MED es reconocida por su capacidad de desarrollar resistencia a insecticidas (Ghanim y Kontsedalov 2007, Gauthier et al. 2014), mientras la especie MEAM1 es reconocida por su gran capacidad para transmitir begomovirus (Bedford et al. 1994, Morales 2010)

Cuadro 1. Especies sugeridas en América dentro del complejo *B. tabaci*.

Especie sugerida	Nomenclatura previa utilizada (Biotipos)	Presencia en América	Referencia
New World1 (NW1)	A, C, D, F, Jatropha, N, R, Sida	Argentina, Belice, Bolivia, Brasil, Colombia, El Salvador, Guadalupe, Guatemala, Honduras, Martinica, México, Nicaragua, Panamá, Puerto Rico, República Dominicana, USA, Venezuela	Bedford et al. 1994, Brown et al. 1995, Barbosa et al. 2014, De Barro et al. 2011, Romay et al. 2011, Dinsdale et al. 2010
New World 2 (NW2)	A	Argentina, Bolivia, Brasil	Alemandri et al. 2012, Barbosa et al. 2014
Middle East Asia Minor 1 (MEAM 1)	B, B2	Antigua y Barbuda, Belice, Bolivia, Colombia, Costa Rica, Cuba, Granada, Guadalupe, Honduras, Jamaica, Martinica, Panamá, Puerto Rico, República Dominicana, Trinidad y Tobago, Uruguay, USA, Venezuela	Bedford et al. 1994, Brown et al. 1995, Brown et al. 2002, Lima et al. 2002, De Barro et al. 2011, Muñiz et al. 2011, Romay et al. 2011, Salas y Arnal 2001, Viscarret et al. 2003
Mediterranean (MED)	Q, J, L, África subsahariana, biotipos "Silverleaf"	Argentina, Bermuda, Brasil, Canadá, Guatemala, México, Uruguay, USA	Bethke et al. 2009, Grille et al. 2011, McKenzie et al. 2012, Barbosa et al. 2015

Especies crípticas sugeridas dentro del complejo *B. tabaci* en Venezuela

Como se mencionó previamente, hacia finales de la década de 1980 comenzaron a producirse serios brotes poblacionales de *B. tabaci* y en consecuencia daños directos en varios cultivos de diferentes regiones del país (Cermeli 1992, Geraud-Pouey et al. 1995, Salas y Mendoza 1995). Al mismo tiempo fuertes brotes poblacionales también fueron observados a escala mundial y estuvieron asociados principalmente con la dispersión, para la misma época, de la mosca blanca MEAM1 (De Barro et al. 2011). En Venezuela, aunque la existencia de la especie MEAM1 se demostró posteriormente (Salas y Arnal 2001), las fuertes infestaciones de mosca

blancas ocurridas a finales de esa década hacen suponer que se trató del mismo fenómeno mundial de dispersión de la mosca MEAM1. No obstante esta suposición podría ser confirmada en futuros estudios de diversidad basados en colecciones de *B. tabaci* realizadas en los años mencionados y actualmente preservadas.

En Venezuela la descripción de las especies NW1 y MEAM1 fue determinada mediante el uso de marcadores SSR y mtCO1, sugiriendo un notable predominio (35:1) de la especie invasora MEAM1 con respecto a la especie nativa NW1 (Romay et al. 2011). En este estudio incluimos un análisis de coordenadas principales (ACoP), basado en siete marcadores SSR usados en el estudio previamente referido,

en el cual se evalúa la diversidad genética de la especie MEAM1 que resultó predominante en Venezuela (102 de 104 individuos recolectados en el país). En la figura 2 se ilustra como las dos primeras coordenadas explican el 35,2 % de la variabilidad total y permiten inferir la formación de seis grupos genéticos diferentes. La diversidad genética promedio para cada grupo varió entre 0,221 y 0,225 sin observarse diferencias significativas entre ellos (datos no mostrados). Es importante resaltar que estas poblaciones de la especie MEAM1 fueron recolectadas en plantas de tomate (*Solanum lycopersicum* L.), melón (*Cucumis melo* L.), papa (*Solanum tuberosum* L.), tabaco (*Nicotiana tabacum* L.) y col (*Brassica oleracea* L.), en las cuales la diversidad genética promedio de esta especie varió entre 0,219 y 0,225, siendo 0,224 la diversidad total. Estos resultados no muestran variabilidad entre poblaciones de la especie MEAM1 que puedan estar asociadas al hospedero en el cual fueron recolectadas. El notable predominio de la especie MEAM1 en Venezuela tiene consecuencias importantes para el desarrollo de cultivos hortícolas en el país, debido a la capacidad de estas especies para transmitir enfermedades virales, tal como fue mencionado previamente.

Virus transmitidos por el complejo *B. tabaci* en Venezuela

B. tabaci es especialmente relevante como vector de virus de plantas (Navas-Castillo et al. 2011). La incidencia de muchos de estos virus ha reducido más del 50 %, y en algunos casos hasta el 100 % del rendimiento de cultivos tales como tomate (*Solanum lycopersicum* L.),

algodón (*Gossypium hirsutum* L.), caraota (*Phaseolus vulgaris* L.) y yuca (*Manihot esculenta* Crantz) (Polston y Anderson 1997, Navas-Castillo et al. 2000, Varma y Malathi 2003). Los virus transmitidos por este complejo de especies pertenecen a cinco géneros: *Carlavirus* (familia *Betaflexiviridae*), *Crinivirus* (familia *Closteroviridae*), *Ipomovirus* (familia *Potyviridae*), *Torradovirus* (familia *Secoviridae*) y *Begomovirus* (familia *Geminiviridae*) (Navas-Castillo et al. 2011). En América, ha sido señalada al menos una especie dentro de cada uno de estos cinco géneros transmitidos por *B. tabaci* (Verbeek et al. 2008, Morales 2010, Romay et al. 2014a). Para *B. tabaci* son reconocidos dos modos de transmisión de enfermedades virales, la transmisión semi-persistente en la cual las partículas virales tienen un período de retención de horas a unos días en el sistema digestivo y la transmisión persistente en la cual el período de retención de partículas virales en la hemolinfa es de días o durante toda la vida del insecto (Ng y Falk 2006). Este último modo de transmisión puede ser persistente-circulativa, donde las partículas virales permanecen en el sistema circulatorio del vector sin replicarse, y persistente-propagativo en el cual el virus permanece en el sistema circulatorio y es capaz de replicarse usando la maquinaria celular del vector (Ng y Falk 2006).

En Venezuela, los virus transmitidos por moscas blancas pertenecen principalmente al género *Begomovirus* y más recientemente se ha encontrado una especie viral del género *Carlavirus* infectando caraota (Cuadro 2). Una breve descripción de estos dos géneros

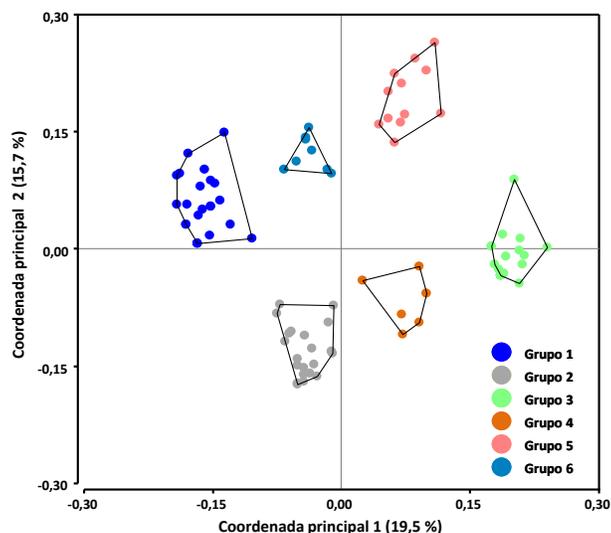


Figura 2. Análisis de Coordenadas Principales basado en marcadores 7 SSR de 102 individuos de la especie sugerida MEAM1 del complejo de especies *B. tabaci* en Venezuela. Grupos genéticos observados para esta especie son representados en colores diferentes.

es presentada a continuación, así como de las especies dentro de estos grupos que han sido señaladas en el país.

Begomovirus

Los begomovirus, como miembros de la familia *Geminiviridae*, son partículas que contienen ADN de cadena simple circular cubierta de una cápside icosaédrica geminada (partícula viral formada por dos porciones gemelas) de aproximadamente 18 nm de diámetro (Hull 2002). La mayoría de los begomovirus contienen dos distintas moléculas de ácido nucleico, ADN-A y ADN-B, de aproximadamente 2,5 a 2,7 kb cada una, por lo que su genoma es definido como bipartito (Brown et al. 2012), aunque algunos miembros, como Tomato yellow leaf curl (TYLCV), poseen un solo tipo de ADN o monopartito cuyo tamaño es de aproximadamente 2,7 kb (Hull 2002). Los

begomovirus representan el grupo de virus de plantas con mayor número de especies reconocidas mundialmente (Navas-Castillo et al. 2011). El origen de esta amplia diversidad es en parte atribuida a los eventos de recombinación genética no solo entre aislados del mismo virus, sino también entre especies e incluso géneros, lo cual favorece el incremento de variantes con mayor virulencia por esta vía, en perjuicio de los sistemas agrícolas (Varma y Malathi 2003).

En Venezuela, hasta finales de los años 80, el begomovirus de mayor importancia fue el virus del mosaico amarillo del tomate (VMAT), con presencia principalmente en los estados Aragua, Carabobo y Lara (Debrot et al. 1963, Lastra y Uzcátegui 1975), extendiéndose a otras zonas productoras posteriormente (Cuadro 2). El VMAT también fue encontrado en papa, aunque con mucha menor frecuencia que en tomate (Debrot y Centeno 1985). Poco después, fue reportada la secuencia completa del genoma de un begomovirus infectando papa en la misma zona y fue propuesto como una nueva especie denominada Potato yellow mosaic virus (PYMV) (Roberts et al. 1986). Estudios posteriores de comparación de secuencias parciales del componente A del PYMV con el componente A del VMAT, sugirieron que se trataba del mismo agente viral (Morales et al. 2001). Sin embargo, debido a la carencia de la secuencia completa del componente A de VMAT, requisito para la clasificación de begomovirus, este virus no es reconocido por la ICTV y el nombre de PYMV es conservado (Brown et al. 2012).

Cuadro 2. Virus transmitidos por el complejo *Bemisia tabaci* en Venezuela

Virus	Género	Modo de transmisión	Detección por estados	Referencia
Potato yellow mosaic virus (PYMV)	Begomovirus	Circulativa	Aragua, Carabobo, Guárico, Lara, Mérida, Monagas, Portuguesa, Táchira, Trujillo	Debrot et al. 1963, Guzmán et al. 1997, Lastra y Uzcategui 1975, Nava et al. 2006
Tomato yellow leaf curl virus (TYLCV)	<i>Begomovirus</i>	Circulativa	Zulia	Zambrano et al. 2007, Romay et al. 2014b
Merremia mosaic virus (MeMV)	<i>Begomovirus</i>	Circulativa	Trujillo	Nava et al. 2006, 2013
Tomato yellow margin leaf curl virus (TYMLCV)	<i>Begomovirus</i>	Circulativa	Aragua, Guárico y Mérida	Nava et al. 2013
Tomato chlorotic leaf distortion virus (ToCLDV)	<i>Begomovirus</i>	Circulativa	Zulia	Zambrano et al. 2011
Euphorbia mosaic Venezuela virus (EuMVV)	<i>Begomovirus</i>	Circulativa	Aragua	Zambrano et al. 2012
Melon chlorotic mosaic virus (MeCMV)	<i>Begomovirus</i>	Circulativa	Falcón, Guárico, Lara, Zulia	Ramírez et al. 2004, Romay et al. 2010b, 2014c
Bean yellow chlorosis virus (BYCV)	<i>Begomovirus</i>	Circulativa	Barinas	Fiallo-Olivé et al. 2013a
Bean white chlorosis mosaic virus (BWCMV)	<i>Begomovirus</i>	Circulativa	Táchira	Fiallo-Olivé et al. 2013a
Datura leaf distortion virus (DLDV)	<i>Begomovirus</i>	Circulativa	Táchira	Fiallo-Olivé et al. 2013b
Dalechampia chlorotic mosaic virus (DCMV)	<i>Begomovirus</i>	Circulativa	Yaracuy	Fiallo-Olivé et al. 2013b
Jacquemontia yellow mosaic virus (JacYMV)	<i>Begomovirus</i>	Circulativa	Monagas	Fiallo-Olivé et al. 2014
Cowpea mild mottle virus (CPMMV)	<i>Carlavirus</i>	No persistente	Aragua	Brito et al. 2012

Adicionalmente al PYMV, en el país han sido señalados en tomate cinco especies del género *Begomovirus*, Merremia mosaic virus (MeMV), Tomato yellow margin leaf curl virus (TYMLCV), Tomato chlorotic leaf distortion virus (ToCLDV), Euphorbia mosaic Venezuela virus (EuMVV) y el TYLCV el cual es originario del Medio Oriente y fue señalado en el continente América a inicios de los años 90 (Nava et al. 2006, 2013; Zambrano et al. 2007, 2011, 2012; Romay et al. 2014b). Una especie tentativa fue señalada como Tomato Venezuela

Virus (Guzmán et al. 1997, Romay et al. 2010a), sin embargo, el ADN-A de este aislado viral fue parcialmente secuenciado por lo que no es reconocido como una nueva especie. En Venezuela, los virus PYMV y TYLCV son los begomovirus con mayor frecuencia en el cultivo del tomate (39,6 % y 23,7 %, respectivamente), de acuerdo a un estudio publicado recientemente (Geraud-Pouey et al. 2016), lo cual resulta interesante para el caso de TYLCV puesto que la mosca blanca MEAM1 transmite con alta eficiencia este virus que fue introducido en el

continente americano a inicios de la década de 1990 (Navas-Castillo et al. 2011); sin embargo, su dispersión en el país parece ser más eficiente en comparación con otros begomovirus en tomate considerados como nativos y señalados en Venezuela para la misma época que el TYLCV (Geraud-Pouey et al. 2016).

En cucurbitáceas (melón, *Cucumis melo* L.; patilla, *Citrullus lanatus* Matsum y Nakai; auyama, *Cucurbita moschata* Duchesne y pepino, *Cucumis sativus* L.) ha sido reportado un begomovirus en diferentes regiones del país, Melon chlorotic mosaic virus (MeCMV) (Ramírez et al. 2004, Romay et al. 2014c). MeCMV tiene la particularidad de estar frecuentemente asociado en campo con una partícula de ADN subviral denominada Melon chlorotic mosaic alphasatellite, cuyo rol en el proceso de infección causado por el virus es aún desconocido (Romay et al. 2010b, 2015). Análisis filogenéticos de esta partícula subviral sugieren una mayor diversidad genética en comparación con el virus al cual está asociada, el MeCMV (Romay et al. 2015). En el caso de las cucurbitáceas resulta interesante como a mediados de los años 60 las enfermedades virales eran principalmente aquellas transmitidas por áfidos y con una ocurrencia superior al 80 % en plantas sintomáticas (Lastra 1968). En la actualidad MeCMV, el único virus transmitido por mosca blanca en cucurbitáceas en Venezuela, supera el 60 % de ocurrencia en muestras de plantas sintomáticas colectadas en campos de cucurbitáceas en general y más del 80 % en los cultivos de melón y patilla (Romay et al. 2014c). En cultivos de caraota (*Phaseolus vulgaris* L.),

dos nuevos begomovirus han sido señalados en Venezuela, Bean yellow chlorosis virus (BYCV) en el estado Barinas y Bean white chlorosis mosaic virus (BWCMV) en el estado Táchira, aunque estas enfermedades fueron reportadas en campos con fuertes niveles de infestación por *B. tabaci*, la presencia de plantas infectadas fue relativamente escasa (Fiallo-Olivé et al. 2013a) como también es reducida la superficie de siembra de este cultivo en el país, lo que probablemente influye en que estos tipos de enfermedades virales no constituyan hasta ahora grandes limitaciones para la producción de este cultivo en Venezuela.

La incidencia de begomovirus en Venezuela no está limitada a especies cultivadas, también en plantas arvenses se han encontrado al menos cuatro begomovirus lo que sugiere a estas especies de plantas como potenciales reservorios de estos virus y su vector *B. tabaci*. Entre estos begomovirus se encuentran Datura leaf distortion virus (DLDV), Dalechampia chlorotic mosaic virus (DCMV) (Fiallo-Olivé et al. 2013b), Jacquemontia yellow mosaic virus (JacYMV) (Fiallo-Olivé et al. 2014). El MeCMV ha sido también encontrado infectando plantas espontáneas de las especies *Cucumis anguria* L. y *Cucumis dipsaceus* Ehrenb. (Romay et al. 2014c). También se han indicado como hospederos experimentales, y potenciales reservorios del TYLCV, el ñongué morado (*Datura stramonium* L.) (Chirinos et al. 2009) y el bleo (*Amaranthus dubius* Mart.) (Güerere et al. 2012).

B. tabaci es la principal razón de las frecuentes aplicaciones de insecticidas en tomate, melón y

patilla, debido a la transmisión de enfermedades virales (Chirinos y Geraud-Pouey 2011). Las pérdidas asociadas con estas enfermedades en algunos cultivos en Venezuela han sido estimadas por encima del 50 % de la producción (Polston y Anderson 1997, Romay et al. 2010a, Chirinos y Geraud 2011). Tratando de buscar alternativas para el manejo integrado de este problema y así disminuir su impacto en la producción del cultivo de tomate en Venezuela, se han realizado ensayos de campo y laboratorio para el manejo de *B. tabaci* (Chirinos et al. 2011, 2014, Flores-Alaña et al. 2015), así como observar el comportamiento de genotipos de tomate mejorados para resistencia a algunos de estos begomovirus (Geraud et al. 2009, Fernández et al. 2011, Chirinos et al. 2012).

Carlavirus

Los carlavirus, miembros de la familia *Betaflexiviridae*, son partículas flexuosas de 600 a 700 nm de longitud que contienen ARN de cadena sencilla lineal y cuyo genoma comprende entre 8,3 y 8,7 kb (Adams et al. 2012). La mayoría de los carlavirus son transmitidos por áfidos; sin embargo, dos especies dentro de este género, Cowpea mild mottle virus (CPMMV) y Melon yellowing-associated virus (MYaV), son transmitidos por *B. tabaci* de manera semi-persistente (Navas-Castillo et al. 2011).

En Venezuela, CPMMV ha sido señalado infectando frijol (*Vigna unguiculata* subsp. *sesquipedalis*) en parcelas experimentales y comerciales en el estado Aragua bajo fuertes infestaciones de *B. tabaci* (Brito et al. 2012). Adicionalmente a este hallazgo, CPMMV no ha sido reportado en otras regiones del país.

Este virus es común en Brasil donde causa serios problemas en la producción de soya (Zanardo et al. 2013). Aunque se desconoce el origen del virus en Venezuela, un posible escenario que se plantea es la introducción del CPMMV a través del comercio internacional de material de propagación, debido a que este virus puede ser portado y transmitido por semilla (Adams et al. 2012, Brito et al. 2012).

Conclusion

Desde la descripción original de *Bemisia tabaci* como *Aleurodes tabaci* por Panayiotis Gennadius, se han cernido numerosas controversias a nivel taxonómico y biológico sobre esta especie. Cerca de dos decenas de especies han sido reubicadas dentro de *B. tabaci* (Perring 2001). La llegada de la era molecular y sus aplicaciones en la discriminación taxonómica ha dado nuevas luces sobre la diversidad genética y el estatus taxonómico de *B. tabaci*, la cual se considera como un complejo de especies crípticas formado por al menos 31 especies morfológicamente indistinguibles (Lee et al. 2013). Sin embargo, evidencias biológicas, como el aislamiento reproductivo entre estas especies, son definitivamente requeridas para establecer con mayor precisión el número de especies que conforman este complejo.

La necesidad de identificación de especies dentro del complejo *B. tabaci* tiene implicaciones más allá del aspecto taxonómico. Al menos dos especies dentro del complejo, las moscas blancas MEAM1 y MED han sido dispersadas en el mundo causando severas epifitias virales (De Barro et al. 2011). De estas especies invasivas,

en Venezuela solo se ha reportado MEAM1, basado en colectas en campos de cultivo, mientras que en varios países de Latinoamérica se han señalado ambas especies, de las cuales MED ha sido principalmente encontrada en invernaderos, por lo que es importante ampliar colectas de moscas blancas en Venezuela, incluyendo diversos ambientes como casas de cultivo, así como plantas espontáneas, en zonas con poca intervención agrícola, para evaluar la diversidad de especies “nativas” e introducidas dentro del complejo *B. tabaci*.

La introducción y diseminación de la especie MEAM1 en Venezuela ha estado asociada con la emergencia de al menos 12 virus (11 begomovirus y un carlavirus) transmitidos por este insecto (Cuadro 2). Hasta mediados de la década de 1980 se conocía principalmente el VMAT o PYMV como se le refiere actualmente. La especie MEAM1 es conocida por ser un eficiente vector de begomovirus los cuales pueden ser transmitidos simultáneamente, facilitando las condiciones para eventos de recombinación viral que conlleva a la generación de nuevas especies virales (Navas-Castillo et al. 2000). Hasta el presente, en Venezuela solo el begomovirus JacYMV ha sido reportado como un virus recombinante en el cual otro virus presente en el país, el MeMV, es considerado como uno de sus parentales (Fiallo-Olivé et al. 2014). La mayoría de los begomovirus descritos recientemente en el país se han caracterizado básicamente a nivel de sus genomas por lo que sus interacciones con *B. tabaci* permanecen desconocidas. La necesaria superación de tan incipiente nivel de conocimiento, requiere de

nuevas investigaciones para aproximar futuros eventos epifitóticos, así como establecer estrategias de manejo racional de ese gran complejo virus-vector-planta.

Referencias

- ADAMS MJ, CANDRESSE T, HAMMOND J, KREUZE JF, MARTELLI GP, NAMBA S, PEARSON MN, RYU KH, SALDARELLI P, YOSHIKAWA N. 2012. Betaflexiviridae. En: King AMQ, Adams MJ, Carstens EB, Lefkowitz EJ (eds). *Virus Taxonomy: Ninth Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses*. pp. 920-941. Elsevier/Academic Press, Amsterdam, Netherlands.
- ALEMANDRI V, DE BARRO P, BEJERMAN N, ARGÜELLO-CARO EB, DUMÓN AD, MATTIO MF, RODRIGUEZ SM, TRUOL G. 2012. Species within the *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) complex in soybean and bean crops in Argentina. *Journal of Economic Entomology* 105(1): 48-53.
- ALMEIDA LA, ARAUJO R. 2013. Highlights on molecular identification of closely related species. *Infection Genetic and Evolution* 13: 67-75.
- ALVARADO N, LAURENTIN HE. 2013. Evaluación de la diversidad genética de mosca blanca (*Bemisia tabaci* Gennadius, 1889) sobre pimentón (*Capsicum annum* L.) en Moroturo, estado Lara, mediante RAPD. *Entomotropica* 28(3): 219-226.
- ARNAL E, RUSSELL M, DEBROT E, RAMOS F, CERMEI M, MARCANO R, MONTANGNE A. 1993. Lista de moscas blancas (Homoptera: Aleyrodidae) y sus plantas hospederas en Venezuela. *Florida Entomologist* 76(2): 365-381.
- BARBOSA L, MARUBAYASHI JM, DE MARCHI BR, YUKI VA, PAVAN MA, MORIONES E, NAVAS-CASTILLO J, KRAUSE-SAKATE R. 2014. Indigenous American species of the *Bemisia tabaci* complex are still widespread in the Americas. *Pest Management Science* 70(10): 1440-1445.
- BARBOSA L, YUKI VA, MARUBAYASHI JM, DE MARCHI BR, PERINI FL, PAVAN MA, DE BARROS DR, GHANIM M, MORIONES E, NAVAS-CASTILLO J, KRAUSE-SAKATE R. 2015. First report of *Bemisia tabaci* Mediterranean (Q biotype) species in Brazil. *Pest Management Science* 71(4): 501-504.

- BEDFORD I, MARKHAM P, BROWN J, ROSELL R. 1994. Geminivirus transmission and biological characterization of whitefly (*Bemisia tabaci*) biotypes from different world regions. *Annals of Applied Biology* 125(2): 311-325.
- BELLOWS T, PERRING T, GILL R, HEADRICK D. 1994. Description of a species of *Bemisia* (Homoptera: Aleyrodidae). *Annals of the Entomological Society of America* 87(2): 195-206.
- BETHKE JA, BYRNE FJ, HODGES GS, MCKENZIE CL, SHATTERS RG. 2009. First report of the Q biotype of the sweetpotato whitefly, *Bemisia tabaci*, in Guatemala. *Phytoparasitica* 37(1): 61-64.
- BICKFORD D, LOHMAN D, SODHI N, NG P, MEIER R, WINKER K, INGRAM K, DAS I. 2007. Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 22(3): 148-155.
- BOYKIN LM, ARMSTRONG KF, KUBATKO L, DE BARRO P. 2012. Species Delimitation and Global Biosecurity. *Evolutionary Bioinformatics* 8: 1-37.
- BOYKIN LM, BELL CD, EVANS G, SMALL I, DE BARRO PJ. 2013. Is agriculture driving the diversification of the *Bemisia tabaci* species complex (Hemiptera: Sternorrhyncha: Aleyrodidae)? Dating, diversification and biogeographic evidence revealed. *BMC Evolutionary Biology* 13: 228.
- BRITO M, FERNÁNDEZ-RODRÍGUEZ T, GARRIDO M, MEJÍAS A, ROMANO M, MARYS E. 2012. First report of Cowpea mild mottle carlavirus on yardlong bean (*Vigna unguiculata* subsp. *sesquipedalis*) in Venezuela. *Viruses* 4: 3804-3811.
- BROADEN A, FOOTIT R, MURPHY G. 1989. Sweetpotato whitefly *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Homoptera: Aleyrodidae), a potential insect pest in Canada. *Canadian Entomology* 121: 1027-1028.
- BROWN J, FROHLICH D, ROSELL R. 1995. The sweetpotato or silverleaf whiteflies: Biotypes of *Bemisia tabaci* or species complex?. *Annual Review of Entomology* 40: 511-534.
- BROWN S, McLAUGHLIN W, JEREZ IT, BROWN JK. 2002. Identification and distribution of *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Homoptera: Aleyrodidae) haplotypes in Jamaica. *Tropical Agriculture*. 79(3): 140-149.
- BROWN JK. 2010. Phylogenetic biology of the *Bemisia tabaci* sibling species group. En: Stansly PA y Naranjo SE (eds.). *Bemisia: bionomics and management of a global pest*. Springer, Dordrecht. pp. 31-67.
- BROWN JK, FAUQUET CM, BRIDDON RW, ZERBINI M, MORIONES E, NAVAS-CASTILLO J. 2012. Geminiviridae. En: King AMQ, Adams MJ, Carstens EB, Lefkowitz EJ (eds). *Virus Taxonomy: Ninth Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses*, Elsevier Inc., San Diego, CA, USA. pp. 351-373.
- CAMPBELL B. 1993. Congruent evolution between whiteflies (Homoptera: Aleyrodidae) and their bacterial endosymbionts based on respective 18S and 16S rDNAs. *Current Microbiology* 26(3): 129-132.
- CERMELI M. 1992. Control de *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Homoptera, Aleyrodidae) en poinsettia con aldicarb granulado. *Boletín de Entomología Venezolana* 7(1): 19-23.
- CERVERA M, CABEZAS J, SIMON B, MARTÍNEZ-ZAPATERO J, BEITIA F, CENIS J. 2000. Genetic relationships among biotypes of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) based on AFLP analysis. *Bulletin Entomological Research* 90(5): 391-396.
- CLARKE AR, ARMSTRONG KF, CARMICHAEL AE, MILNE JR, RAGHU S, RODERICK GK, YEATES DK. 2005. Invasive phytophagous pests arising through a recent tropical evolutionary radiation: the *Bactrocera dorsalis* complex of fruit flies. *Annual Review of Entomology* 50: 293-319.
- CHIRINOS DT, GERAUD-POEUY F. 2011. El manejo de plagas agrícolas en Venezuela. Reflexiones y análisis sobre algunos casos. *Interciencia* 36(3): 192-199.
- CHIRINOS DT, GÜERERE P, GERAUD-POUEY F, ROMAY G, SANTANA MA, BASTIDAS L. 2009. Transmisión experimental de *Tomato yellow leaf curl virus* (TYLCV) por *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) a algunas solanáceas en Venezuela. *Revista Colombiana de Entomología* 35(1): 22-27.
- CHIRINOS D, PARASIDO M, DAVILA R, GERAUD-POUEY F. 2011. Interferencia en la transmisión del Tomato Venezuela Virus (ToVEV) por *Bemisia tabaci* con imidacloprid. *Revista de la Facultad de Agronomía (LUZ)* 28: Suplemento 1. 73-82.
- CHIRINOS DT, GERAUD-POUEY F, ROMAY G, GÜERERE P, FRANCO MA, GALINDO-CASTRO I. 2012. Evaluación de genotipos comerciales de tomate por su resistencia a Begomovirus. *Interciencia* 37(6): 451-456.
- CHIRINOS DT, GERAUD-POUEY F, ROMAY G, FERNÁNDEZ C, BASTIDAS L, FLORES L. GÜERERE P. 2014. Infección en begomovirus en plantas de tomate propagandas bajo diferentes condiciones de protección física de semilleros. *Bioagro* 26(1): 57-62.

- DE BARRO P, DRIVER F, TRUEMAN J, CURRAN J. 2000. Phylogenetic relationship of world populations of *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Hemiptera: Aleyrodidae) using ribosomal ITS1. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 16(1): 29-36.
- DE BARRO P, SCOTT K, GRAHAM G, LANGE C, SCHUTZE M. 2003. Isolation and characterization of microsatellite loci in *Bemisia tabaci*. *Molecular Ecology Notes* 3(1): 40-43.
- DE BARRO P, TRUEMAN J, FROHLICH, D. 2005. *Bemisia argentifolii* is a race of *B. tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae): the molecular genetic differentiation of *B. tabaci* populations around the world. *Bulletin Entomological Research* 95(3): 193-203.
- DE BARRO PJ, LIU S, BOYKIN LM, DINSDALE AB. 2011. *Bemisia tabaci*: A statement of species status. *Annual Review of Entomology* 56: 1-19.
- DEBROT E, HEROLD F, DAO F. 1963. Nota preliminar sobre un "mosaico amarillento" del tomate en Venezuela. *Agronomía Tropical* 13(1): 33-42.
- DEBROT E, CENTENO F. 1985. Infección natural de la papa en Venezuela con el Mosaico amarillo del tomate, un Geminivirus transmitido por moscas blancas. *Agronomía Tropical* 35(3): 125-138.
- DINSDALE A, COOK L, RIGINOS C, BUCKCLEY YM, DE BARRO P. 2010. Refined global analysis of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Sternorrhyncha: Aleyrodidae: Aleyrodidae) mitochondrial cytochrome oxidase 1 to identify species level genetic boundaries. *Annals of the Entomological Society of America* 103(2): 196-208.
- FERNÁNDEZ C, CHIRINOS J, MEJIAS J, GOMEZ A, GERAUD-POUEY F, CHIRINOS D. 2011. Growth of four tomato (*Solanum esculentum* L.) accessions infected with Tomato Venezuela Virus (ToVEV). *Revista de la Facultad de Agronomía (LUZ)* 28: Suplemento 1. 291-300.
- FIALLO-OLIVÉ E, MÁRQUEZ-MARTÍN B, HASSAN I, CHIRINOS DT, GERAUD-POUEY F, NAVAS-CASTILLO J, MORIONES E. 2013a. Complete genome sequences of two novel begomoviruses infecting common bean in Venezuela. *Archives of Virology* 158(3): 723-727.
- FIALLO-OLIVÉ E, CHIRINOS DT, GERAUD-POUEY F, MORIONES E, NAVAS-CASTILLO J. 2013b. Complete genome sequences of two begomoviruses infecting weeds in Venezuela. *Archives of Virology* 158(1): 277-280.
- FIALLO-OLIVÉ E, CHIRINOS DT, GERAUD-POUEY F, MORIONES E, NAVAS-CASTILLO J. 2014. Complete genome sequence of *Jacquemontia yellow mosaic virus*, a novel begomovirus from Venezuela related to other New World bipartite begomoviruses infecting Convolvulaceae. *Archives of Virology* 159(7): 1857-1860.
- FIRDAUS S, VOSMAN B, HIDAYATI N, JAYA SUPENA ED, VISSER RG, VAN HEUSDEN AW. 2013. The *Bemisia tabaci* species complex: additions from different parts of the world. *Insect Science* 20(6): 723-733.
- FLORES-ALANA L, GERAUD-POUEY F, CHIRINOS DT, MELENDEZ-RAMIREZ L. 2015. Efectividad de algunos insecticidas para el control de *Bemisia tabaci* (Gennadius) en tomate, *Solanum lycopersicum* L. *Interciencia* 40(2): 121-126.
- FROHLICH D, TORRES-JEREZ I, BEDFORD I, MARKHAM P, BROWN J. 1999. A phylogeographic analysis of the *Bemisia tabaci* species complex based on mitochondrial DNA markers. *Molecular Ecology* 8(10): 1683-1691.
- GAUTHIER N, CLOUET C, PERRAKIS A, KAPANTAIKAKI D, PETERSCHMITT M, TSAGKARAKOU A. 2014. Genetic structure of *Bemisia tabaci* Med populations from home-range countries, inferred by nuclear and cytoplasmic markers: impact on the distribution of the insecticide resistance genes. *Pest Management Science* 70(10): 1477-1491.
- GERAUD-POUEY F, CHIRINOS DT, RIVERO G. 1995. Artrópodos asociados con el cultivo del tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.) en Venezuela. *Boletín de Entomología Venezolana* 10(1): 31-49.
- GERAUD F., CHIRINOS DT, ROMAY G., SANTANA MA, BASTIDAS L, FLORES L. 2009. Transmisión del TYLCV a diferentes materiales de tomate (*Lycopersicon esculentum* Miller) mediado por el Biotipo B del complejo *Bemisia tabaci* (Gennadius) en Venezuela. *Bioagro* 21(1): 23-31.
- GERAUD-POUEY, CHIRINOS DT, GALINDO-CASTRO I, FRANCO MA, SANTANA MA, GILLIS A, ROMAY G. 2016. Occurrence of Six Begomoviruses Infecting Tomato Fields in Venezuela and Genetic Characterization of Potato Yellow Mosaic Virus Isolates. *Journal of Phytopathology* 164(9): 697-703.
- GHANIM M, KONTSEDALOV S. 2007. Gene expression in pyriproxyfen-resistant *Bemisia tabaci* Q biotype. *Pest Management Science* 63(8): 776-783.

- GILL R, BROWN J. 2010. Systematics of *Bemisia* and *Bemisia* relatives: can molecular techniques solve the *Bemisia tabaci* complex cunundrum – a taxonomist’s viewpoint. En: Stansly PA, Naranjo SE (eds.). *Bemisia: bionomics and management of a global pest*. Springer; Dordrecht. pp. 1-29.
- GILL R. 2012. A preliminary report on the World species of *Bemisia* Quaintance and Baker and its congeners (Hemiptera: Aleyrodidae), with a comparative analysis of morphological variation and its role in there cognition of species. *Insecta Mundi* 0219: 1-99.
- GRILLE G, GAUTHIER N, BUENAHORA J, BASSO C AND BONATO O. 2011. First report of the Q biotype of *Bemisia tabaci* in Argentina and Uruguay. *Phytoparasitica* 39(3): 235-238.
- GÜERERE P, CHIRINOS DT, GERAUD-POUEY F, MORIONES E, SANTANA MA, FRANCO MA, GALINDO-CASTRO I, ROMAY G. 2012. Experimental transmission of the mild strain of Tomato yellow leaf curl virus (TYLCV) to *Amaranthus dubius* by *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae). *Phytoparasitica* 40(4): 369-373.
- GUZMÁN P, ARREDONDO C, EMMATTY D, PORTILLO R, GILBERTSON R. 1997. Partial characterization of two whitefly-transmitted Geminiviruses infecting tomatoes in Venezuela. *Plant Disease* 81(3): 312.
- HADJISTYLLI M, BROWN JK, RODERICK GK. 2010. Tools and recent progress in studying gene flow and population genetics of the *Bemisia tabaci* sibling species group. En: Stansly PA, Naranjo SE (eds.). *Bemisia: bionomics and management of a global pest*. Springer, Dordrecht. pp. 69-103.
- HU J, DE BARRO P, ZHAO H, WANG J, NARDIA F, LIU SS. 2011. An extensive field survey combined with a phylogenetic analysis reveals rapid and widespread invasion of two alien whiteflies in China. *PLoS One* 6(1): e16061.
- HULL R. 2002. Matthews. Plant Virology. Academic Press, San Diego, CA. 1001 p.
- LASTRA R. 1968. Occurrence of cucurbit viruses in Venezuela. *Plant Disease Reporter* 52: 171-174.
- LASTRA R, USCÁTEGUI R. 1975. Viruses affecting tomatoes in Venezuela. *Phytopathologische Zeitschrift* 84(3): 253-258.
- LEE W, PARK J, LEE G-S, LEE S, AKIMOTO S. 2013. Taxonomic status of the *Bemisia tabaci* complex (Hemiptera: Aleyrodidae) and reassessment of the number of its constituent species. *PLoS One* 8(5): e63817.
- LIU S, COLVIN J, DE BARRO PJ. 2012. Species concepts as applied to the whitefly *Bemisia tabaci* systematics: how many species are there? *Journal of Integrative Agriculture* 11(2): 176-186.
- LIMA L, CAMPOS L, MORETZSOHN M, NÁVIA D, OLIVEIRA M. 2002. Genetic diversity of *Bemisia tabaci* (Genn.). Populations in Brazil revealed by RAPD markers. *Genetic Molecular Biology* 25(2): 217-223.
- MARTIN J, MOUND L. 2007. An annotated list of the world’s whiteflies (Insecta: Hemiptera: Aleyrodidae). *Zootaxa* 1492: 1-84.
- MCKENZIE CL, BETHKE JA, BYRNE FJ, CHAMBERLIN JR, DENNEHY T, DICKEY AM, GILREIN D, HALL PM, LUDWIG S, OETTING RD, OSBORNE LS, SCHMALE L, SHATTERS JR RG. 2012. Distribution of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) biotypes in North America after the Q invasion. *Journal of Economic Entomology* 105(3): 753-766
- MORALES F. 2010. Distribution and dissemination of begomoviruses in Latin America and the Caribbean. En: Stansly PA, Naranjo SE (eds.). *Bemisia: bionomics and management of a global pest*. Springer; Dordrecht. pp. 283-318.
- MORALES F, LASTRA R, UZCÁTEGUI R, CALVERT L. 2001. *Potato yellow mosaic virus*: a synonym of *Tomato yellow mosaic virus*. *Archives of Virology* 146(11): 2249-2253.
- MUÑIZ Y, GRANIER M, CARUTH C, UMAHARAN P, MARCHAL C, PAVIS C, WICKER E, MARTÍNEZ Y, PETERSCHMITT M. 2011. Extensive settlement of the invasive MEAM1 population of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) in the Caribbean and rare detection of indigenous populations. *Environmental Entomology* 40(5): 989-998.
- NAVAS-CASTILLO J, SÁNCHEZ-CAMPOS S, NORIS E, LOURO D, ACCOTTO G, MORIONES E. 2000. Natural recombination between *Tomato yellow leaf curl virus-Is* and *Tomato yellow leaf curl virus*. *Journal of General Virology* 81(11): 2797-2801.
- NAVAS-CASTILLO J, FIALLO-OLIVÉ, SÁNCHEZ-CAMPOS S. 2011. Emerging virus diseases transmitted by whiteflies. *Annual Review of Phytopathology* 49: 219-248.
- NAVA AR, PATTE CP, HIEBERT E, POLSTON JE. 2006. Detection and variability of Begomoviruses in tomato from the Andean States of Venezuela. *Plant Disease* 90(1): 61-66.

- NAVA A, LONDONO A, POLSTON J E. 2013. Characterization and distribution of tomato yellow margin leaf curl virus, a begomovirus from Venezuela. *Archives of Virology* 158(2): 399-406.
- NEIL J W, BENTZ J. 1999. Evidence for the stage inducing phenotypic plasticity in pupae of the polyphagous whiteflies *Trialeurodes vaporariorum* and *Bemisia argentifolii* (Homoptera: Aleyrodidae) and the raison d'être. *Annals of the Entomological Society of America* 92(6): 774-787.
- NG J C, FALK B W. 2006. Virus-vector interactions mediating nonpersistent and semipersistent transmission of plant viruses. *Annual Review of Phytopathology* 44: 183-212.
- OLIVEIRA M, HENNEBERRY T, ANDERSON P. 2001. History, current status, and collaborative research projects for *Bemisia tabaci*. *Crop Protection* 20(9): 709-723.
- PERRING T, COOPER A, RODRIGUEZ R, FARRAR C, BELLOWS T. 1993. Identification of a whitefly species by genomic and behavioral studies. *Science* 259(5091): 74-77.
- PERRING T. 2001. The *Bemisia tabaci* species complex. *Crop Protection* 20(9): 725-737.
- POLSTON J, ANDERSON P. 1997. The emergence of whitefly-transmitted geminiviruses in tomato in the Western Hemisphere. *Plant Disease* 81(12): 1358-1369.
- PRABHAKER N, COUDRIET D L, MEYERDICK D E. 1987. Determination of three whitefly species by electrophoresis of nonspecific esterases. *Journal of Applied Entomology* 103: 447-451.
- RAMÍREZ P, CHICAS M, SALAS J, MAXWELL D, KARKASHIAN J. 2004. Identificación de un nuevo begomovirus en melón (*Cucumis melo* L.) en Lara, Venezuela. *Manejo Integrado de Plagas y Agroecología* (Costa Rica) 72: 22-30.
- ROBERTS E, BUCK K, COUTTS R. 1986. A new Geminivirus infecting potatoes in Venezuela. *Plant Disease* 70(6): 603.
- ROMAY G, GERAUD-POUEY F, CHIRINOS D T, MORALES F, HERRERA E, FERNÁNDEZ C, MARTÍNEZ A K. 2010a. Transmission of tomato Venezuela virus by *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Hemiptera: Aleyrodidae), in Maracaibo, Venezuela. *Neotropical Entomology* 39(2): 266-274.
- ROMAY G, CHIRINOS D, GERAUD-POUEY F, DESBIEZ C. 2010b. Association of an atypical alphasatellite with a bipartite New World begomovirus. *Archives of Virology* 155(11): 1843-1847.
- ROMAY G, GERAUD-POUEY F, CHIRINOS D T, SANTANA M A, GALINDO-CASTRO I, MÁRQUEZ L M. 2011. Microsatellites reveal widespread predominance of an invasive over an indigenous *Bemisia tabaci* in Venezuela. *Phytoparasitica* 39(5): 419-428.
- ROMAY G, LECOQ H, DESBIEZ C. 2014a. Cucurbit crops and their viral diseases in Latin America and the Caribbean islands: A review. *Journal of Plant Pathology* 96 (2): 227-242.
- ROMAY G, CHIRINOS D T, GERAUD-POUEY F, GILLIS A. 2014b. Full-length genome sequencing of the mild strain of Tomato yellow leaf curl virus in Venezuela reveals a third introduction event of this virus in New World. *Australasian Plant Disease Notes* 9: 123.
- ROMAY G, LECOQ H, GERAUD-POUEY F, CHIRINOS D T, DESBIEZ C. 2014c. Current status of cucurbit viruses in Venezuela and characterization of Venezuelan isolates of *Zucchini yellow mosaic virus*. *Plant Pathology* 63(1): 78-87.
- ROMAY G, LECOQ H, DESBIEZ C. 2015. Melon chlorotic mosaic virus and associated alphasatellite from Venezuela: Genetic variation and sap transmission of a begomovirus-satellite complex. *Plant Pathology* 63(5): 1224-1234.
- SALAS J, MENDOZA O. 1995. Biology of the sweetpotato whitefly (Homoptera: Aleyrodidae) on tomato. *Florida Entomologist* 78(1): 154-160.
- SALAS J, ARNAL E. 2001. *Bemisia tabaci* (Gennadius, 1899) biotipo B, primer registro para Venezuela utilizando RAPD's- PCR. *Entomotropica* 16(3): 181-185.
- SÁNCHEZ A, GERAUD-POUEY F, ESPARZA D. 1997. Biología de la mosca blanca del tabaco, *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae) y potencial para desarrollar sus poblaciones sobre cinco especies de plantas hospederas. *Revista de la Facultad de Agronomía (LUZ)* 14: 193-206.
- SMITH-CALDAS M R B, MCPHERON B A, SILVA J G, ZUCCHI R. 2001. Phylogenetic relationships among species of the fraterculus group (*Anastrepha*: Diptera: Tephritidae) inferred from DNA sequences of mitochondrial cytochrome oxidase I. *Neotropical Entomology* 30(4): 565-573.

- TOVAR L, DÍAZ A, ARNAL E, RAMIS C. 2005. La diversidad isoenzimática de *Bemisia tabaci* Gennadius 1889 (Hemiptera: Aleyrodidae) en el cultivo del ajonjolí (*Sesamum indicum* L) en Venezuela. *Entomotropica* 20(3): 249-263.
- TSAGKARAKOU A, RODITAKIS N. 2003. Isolation and characterization of microsatellite loci in *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae). *Molecular Ecology Notes* 3(2): 196-198.
- VARMA A, MALATHI V. 2003. Emerging Geminivirus problems: A serious threat to crop production. *Annals of Applied Biology* 142(2): 145-164.
- VERBEEK M, DULLEMANS AM, VAN DEN HEUVEL JF, MARIS PC, VAN DER VLUGT RA. 2008. Tomato marchitez virus, a new plant picorna-like virus from tomato related to Tomato torrado virus. *Archives of Virology* 153(1): 127-134.
- VISCARRET M, TORRES-JEREZ I, AGOSTINI DE MANERO E, LÓPEZ S, BOTTO E, BROWN J. 2003. Mitochondrial DNA evidence for a distinct New World Group of *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Hemiptera: Aleyrodidae) Indigenous to Argentina and Bolivia, and presence of the Old World B biotype in Argentina. *Annals of the Entomological Society of America* 96(1): 65-72.
- ZAMBRANO K, CARBALLO O, GERAUD F, CHIRINOS D, FERNANDEZ C, MARYS E. 2007. First Report of *Tomato yellow leaf curl virus* in Venezuela. *Plant Disease* 91: 768.
- ZAMBRANO K, FERNÁNDEZ-RODRÍGUEZ T, MARYS E. 2012. Molecular characterization of a new begomovirus that infects *Euphorbia heterophylla* and *Solanum lycopersicum* in Venezuela. *Archives of Virology* 157(2): 379-382.
- ZAMBRANO K, GERAUD-POUEY F, CHIRINOS D, ROMAY G, MARYS E. 2011. Tomato chlorotic leaf distortion virus, a new bipartite begomovirus infecting *Solanum lycopersicum* and *Capsicum chinense* in Venezuela. *Archives of Virology* 156(12): 2263-2266.
- ZANARDO LG, SILVA FN, BICALHO AAC, URQUIZA GPC, LIMA ATM, ALMEIDA AMR, ZERBINI FM, CARVALHO CM. 2013. Molecular and biological characterization of Cowpea mild mottle virus isolates infecting soybean in Brazil and evidence of recombination. *Plant Pathology* 63(2): 456-465.