

Transmisión de virus de plantas por nematodos

M. J. Garrido*

INTRODUCCION

Los nematodos se encuentran diseminados en una gran variedad de medios y condiciones. Aproximadamente la mitad de las especies descritas hasta ahora son parásitas en los animales vertebrados; muchas especies son marinas y un gran número vive como saprófitos en aguas dulces y suelos húmedos. Sólo un número comparativamente pequeño de especies son fitoparásitas (González, 1977).

El estudio de los nematodos fitoparásitos fue iniciado por investigadores interesados en las formas saprófitas del suelo. Paralelamente se notó que las especies que parasitaban las raíces a menudo tenían un efecto dañino en los cultivos de importancia económica, y eso originó el interés en este campo, ahora cada día más importante (González, 1977).

Aunque los nematodos puedan causar enfermedades a las plantas por si solos, la mayoría de ellos vive y opera en el suelo, donde están constantemente rodeados por hongos y bacterias, mucho de los cuales también pueden causar enfermedades a las plantas. En muchos casos se han desarrollado asociaciones entre nematodos y algunos de los otros patógenos. Los nematodos, entonces, se transforman en parte de un complejo etiológico que origina un potencial patogénico combinado mu-

* Sección de Fitopatología, Instituto de Botánica Agrícola, Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela. Apdo. 4579, Maracay 2101-A.

cho más grande que la suma de los daños que cada uno de los patógenos pueden producir individualmente (Agrios, 1988).

Varios complejos de enfermedades nematodo-hongo y nematodo-bacteria son conocidos. Sin embargo, las interrelaciones entre nematodos y virus son las más estudiadas (Agrios, 1988). Los nematodos pueden ingerir y llevar internamente varios virus de plantas, pero sólo pueden transmitir algunos de ellos a plantas sanas, lo cual sugiere que existe una estrecha asociación biológica entre los nematodos vectores y los virus que ellos pueden transmitir (Roca, 1984; Agrios, 1988). El objetivo de este trabajo fue realizar una revisión bibliográfica sobre este tipo de interacción entre nematodos y virus.

VIRUS Y ENFERMEDADES

La primera evidencia experimental de una asociación entre un nematodo y un virus de planta fue proporcionada por Hewitt *et al.* (1958), quienes demostraron la transmisión del virus de la hoja abanico de la vid (grapevine fanleaf virus) por *Xiphinema index*. Posteriormente, han sido realizadas numerosas investigaciones relacionadas con la transmisión de virus de plantas a través de nematodos (Lamberti *et al.*, 1975; Taylor, 1980; Roca, 1984; Lamberti y Roca, 1987; Brown *et al.*, 1988).

Entre los virus de plantas que son llevados de hospedero a hospedero por organismos vivos, los transmitidos por nematodos constituyen, en general, una colección heterogénea de entidades infecciosas, las cuales pueden ser diferenciadas a grandes rasgos por la morfología de la partícula e interrelaciones con sus vectores (Martelli, 1975). Todos esos virus están incluidos en dos de los 36 grupos de virus de plantas que se conocen actualmente: los nepovirus y los tobravirus (Matthews, 1981; Milne, 1991).

Las principales diferencias entre los dos grupos de virus son que los nepovirus presentan partículas isométricas y son transmitidos por especies de *Xiphinema*, *Longidorus* y *Paralongidorus*, mientras que los tobravirus tienen partículas en forma de filamentos rígidos y son transmitidos por especies de *Trichodorus* y *Paratrichodorus* (Martelli, 1975; Lamberti y Roca, 1987).

Nepovirus

Presentan partículas isométricas de aproximadamente 28 nm de diámetro y el genoma es bipartido, consistiendo de dos moléculas de

ácido ribonucleico (ARN) en partículas diferentes. Ambos tipos de partículas son necesarias para la infección, pero cada una tiene funciones biológicas diferentes. En las plantas infectadas frecuentemente es detectada una tercera partícula que no contiene ARN. Los virus del grupo tienen un amplio rango de hospederos y causan síntomas del tipo manchas en anillo y moteados. En algunos hospederos es común detectar infección latente, especialmente en plántulas provenientes de semillas infectadas. Los nepovirus son transmitidos a través de inoculación con savia (mecánicamente) y por nematodos Longidoridae (*Xiphinema*, *Longidorus* y *Paralongidorus*); frecuentemente se diseminan a través de la semilla y en gran proporción. Muchos miembros del grupo se pueden transmitir a través del polen (Matthews, 1981; Murant, 1981).

Los principales nepovirus asociados a especies de Longidoridae en su transmisión son los siguientes: virus de la mancha anillada del tomate (tomato ringspot virus, **TomRV**), virus de la mancha anillada del tabaco (tobacco ringspot virus, **TobRV**), virus del mosaico arrosado del duraznero (peach rosette mosaic virus, **PRMV**), virus de la hoja raspadora del cerezo (cherry rasp leaf virus, **CRLV**), virus del mosaico del *Arabidopsis* (arabidopsis mosaic virus, **AMV**), virus del enrollamiento foliar del cerezo (cherry leaf roll virus, **CLRV**), virus latente de la mancha anillada de la fresa (strawberry latent ringspot virus, **SLRV**), virus de la mancha anillada del frambueso (raspberry ringspot virus, **RRV**), virus de la hoja abanico de la vid (grapevine fanleaf virus, **GFV**), virus del mosaico cromado de la vid (grapevine chrome mosaic virus, **GCMV**), virus latente italiano de la alcachofa (artichoke italian latent virus, **AiLV**), virus del anillo negro del tomate (tomato black ring virus, **TBRV**) y el virus de la mancha anular del moro (mulberry ringspot virus, **MRV**) (Lamberti y Roca, 1987).

Los nepovirus como grupo se encuentran diseminados en todo el mundo; sin embargo, algunos de ellos tienen una distribución geográfica restringida, la cual está determinada por su nematodo vector (Martelli, 1975; Taylor, 1980). Algunos virus y sus vectores han sido diseminados a otras regiones geográficas: **AMV** y *Xiphinema diversicaudatum* de Europa a Nueva Zelanda (Thomas y Proctor, 1972); **GFV** y *X. index* de la antigua Persia a Europa y norte América (Hewitt, 1968). También varios de los nepovirus han sido diseminados en material vegetal: **SLRV** de Europa a California, USA (Hanson y Campbell, 1979); **TBRV** de Europa a Kenya, Africa (Kaiser *et al.*, 1978); **TomRV** de norte América a Europa (Martelli, 1975).

TomRV se encuentra asociado a *Xiphinema americanum* y *Xiphinema californicum* y está ampliamente distribuido en EE.UU. Es de menor importancia en tomate, pero infecta muchos otros hospederos

y causa severas pérdidas en varios cultivos perennes, en los cuales ocasiona mosaico o manchas en anillo, algunas veces acompañadas de necrosis sistémica. Ciertos patrones y variedades de duraznero, albaricoquero, ciruelo, cerezo, manzano, vid y frambueso son muy sensibles al TomRV. En árboles injertados afecta el área de la unión del injerto, causando acanaladuras en el tallo, líneas oscuras y necrosis, y luego, un declinamiento y muerte del árbol (Agrios, 1988). *Xiphinema brevicolle* ha sido asociado con el TomRV en observaciones de campo, pero no en experimentos bajo condiciones controladas. *Xiphinema rivesi* también ha sido señalado como vector del TomRV (Lamberti y Roca, 1987).

TobRV se encuentra limitado a norte América, donde está asociado con *X. americanum*. Está prácticamente ausente de la costa del Pacífico, pero su ocurrencia es frecuente en otras regiones de EE.UU. y sur de Canadá. Representa un problema muy importante en cultivos anuales tales como tabaco, soya, berenjena y cucurbitáceas; también causa enfermedades en arándano y cerezo (Taylor, 1980; Roca, 1984).

PRMV está restringido al estado de Michigan (USA). Además de infectar al duraznero, también afecta a la vid, causándole retardo en el crecimiento, escaso rendimiento y ocasionalmente la muerte (Ramsdell y Myers, 1974). El PRMV es transmitido por *X. americanum* y *Longidorus diadecturus* (Lamberti y Roca, 1987). Allen *et al.* (1984) determinaron en pruebas de laboratorio que *L. diadecturus* era un eficiente vector del PRMV, logrando 53% de transmisión en comparación a 23% obtenido con *X. americanum*. Este es uno de los pocos casos de transmisión de un virus por especies pertenecientes a géneros diferentes.

CRLV es transmitido por *X. americanum* y con una distribución, aparentemente, restringida al oeste de las montañas rocosas de California, Colorado y Utah al sur de British Columbia. El virus afecta al cerezo y al manzano y ha sido detectado en varias malezas (Taylor, 1980).

AMV fue identificado por primera vez en Inglaterra y representa el primer virus europeo asociado con un nematodo vector, *X. diversicaudatum* (Jha y Posnette, 1961). Posteriormente, fue encontrado afectando frambueso, pepino, remolacha azucarera, fresa, trebol blanco, rosál, narciso y en asociación con el PNRV en cerezo. Además, infecta a la vid y serológicamente está muy poco relacionado con el GFV (Cadman, 1960; Cadman *et al.*, 1960). El AMV también es transmitido por *Xiphinema bakeri*, *Xiphinema coxi* y *X. index* (Roca, 1984; Lamberti y Roca, 1987).

CLRV ocurre en norte América y Europa. Afecta al cerezo, olmo, moral, frambueso, nogal y otros árboles y arbustos, ocasionando severas

pérdidas (Agrios, 1988). *Xiphinema vuittenezi*, *X. diversicaudatum* y *X. coxi* han sido señalados como vectores del CLRV; no obstante, las primeras dos especies, aparentemente, han sido mencionadas de manera errónea (Lamberti y Roca, 1987). El virus se disemina fácilmente a través del polen y la semilla (Taylor, 1980). El CLRV también ha sido asociado con especies de *Longidorus* y *Paralongidorus*. Sin embargo, estos señalamientos carecen de validez, ya que corresponden sólo a transmisiones en condiciones de laboratorio y no están basados en la asociación entre virus y nematodo a nivel de campo (Lamberti y Roca, 1987).

SLRV se encuentra distribuido en Europa y fue descrito por primera vez sobre fresa y otros cultivos en Gran Bretaña. Además de la fresa también infecta al frambueso, apio, espárrago, rosas, olivo y duraznero. Es transmitido por *X. coxi* y *X. diversicaudatum*; además es transmitido a través de la semilla de algunas especies (Lister, 1964; Murant, 1974; Lamberti y Roca, 1987).

RRV es un virus de importancia económica en Europa. Es transmitido en una alta proporción a través de la semilla (Agrios, 1988) y por los nematodos *Longidorus elongatus* y *Longidorus macrosoma*. Además, *Longidorus caespiticola*, *Longidorus leptcephalus*, *Longidorus profundorum* y *Paralongidorus maximus* han sido señalados como vectores del RRV, pero esos resultados requieren confirmación por otros trabajos (Lamberti y Roca, 1987). Valdez (1972) citó a *X. diversicaudatum* como agente transmisor del RRV; sin embargo, parece ser que tal transmisión fue debida a contaminación en el proceso experimental (Lamberti y Roca, 1987). En Inglaterra ha sido detectada una raza serológicamente distinta a la raza tipo, y causa enfermedades en frambueso y mora, y es transmitida por *L. macrosoma* (Harrison, 1964).

GFV se originó en la antigua Persia y de allí fue diseminado a Europa y posteriormente al Nuevo Mundo y a países como Australia en el hemisferio sur, por medio de plantas de vid infectadas, llevando a *X. index* en el suelo adherido a las raíces (Taylor, 1980). El virus presenta muchas razas y afecta solamente a la vid, la cual es su hospedero natural. Dependiendo de la raza, las hojas infectadas muestran síntomas de mosaico, anillos, rayas o puntos cloróticos; algunas variedades presentan hojas más pequeñas y ligeramente asimétricas, mientras que en otras las venas se distribuyen anormalmente, dando la apariencia de un abanico. Los tallos frecuentemente se deforman, presentando internudos desiguales, doble nudos y acanaladuras en la corteza y en la madera. La producción de frutos es baja y muchos de ellos son anormales. El vigor y el rendimiento de las plantas se reducen

progresivamente y las plantas gradualmente degeneran y mueren (Agrios, 1988). GFV también es transmitido por *Xiphinema italiae* (Cohn *et al.*, 1970), yemas, injertos y estacas (Agrios, 1988).

GCMV fue descrito en Hungría asociado con un mosaico amarillo-cromado, enanismo y declinamiento en vid. En Inglaterra un aislamiento del virus causa el amarillamiento de las nervaduras del apio español (Taylor, 1980). Es transmitido por *X. index* (Lamberti y Roca, 1987).

AILV es transmitido por *Longidorus apulus* y *Longidorus fasciatus* (Lamberti y Roca, 1987). Solamente ha sido señalado al sur de Italia donde causa enanismo y amarillamiento en alcachofa y achicoria, y en Bulgaria, donde fue aislado de vid exhibiendo síntomas de hoja de abanico y escaso crecimiento (Taylor, 1980; Roca, 1984).

TBRV presenta varias razas y es transmitido por *Longidorus attenuatus* y *L. elongatus*. Causa enfermedades en un amplio rango de cultivos, y además infecta muchas malezas hospederas, generalmente sin ningún tipo de síntomas (Taylor, 1980; Roca, 1984).

MRV solamente ha sido encontrado infectando morales en Japón y es transmitido por *Longidorus martini* (Taylor, 1980; Roca, 1984).

Existen otros virus no clasificados como nepovirus y que han sido transmitidos por medio de especies de Longidoridae. Tales virus son los siguientes: virus del mosaico del *Bromus* (brome mosaic virus, **BMV**), virus de la mancha anillada del clavel (carnation ringspot virus, **CRV**), virus del mosaico del frijol (cowpea mosaic virus, **CPMV**) y virus de la mancha anular necrótica del ciruelo (prunus necrotic ringspot virus, **PNRV**) (Lamberti y Roca, 1987).

Tobravirus

Los virus de este grupo tienen partículas en forma de varillas rígidas (tubulares) de dos longitudes: 180-215 nm y 46-114 nm x 22 nm de ancho. Cada una de las partículas contiene una hebra sencilla de ARN y ambas son requeridas para la infección. El rango de hospederos del grupo es amplio, incluyendo 50 familias de monocotiledóneas y dicotiledóneas. Los miembros son transmitidos por nematodos Trichodoridae (*Trichodorus* y *Paratrichodorus*) en los cuales el virus persiste, pero no hay evidencia de replicación; asimismo se transmiten por semilla (en algunos hospederos) y por contacto, pero con dificultad en algunos casos (Matthews, 1981; Harrison y Robinson, 1981).

El grupo tobravirus presenta sólo dos miembros: virus sonajero del tabaco (tobacco rattle virus, **TRV**) y virus del bronceamiento precoz del guisante (pea early-browning virus, **PEBV**) (Matthews, 1981).

TRV ocurre en muchas partes del mundo y es el agente causal de enfermedades económicamente importantes en cultivos de plantas ornamentales de bulbo en Holanda y Gran Bretaña; en Europa y EE.UU. afecta al cultivo de la papa. Los síntomas que ocasiona varían desde hojas encrespadas o arrugadas, colapso de las nervaduras y necrosis sistémica en tabaco a moteado del tallo y manchas anulares corchosas en papa y manchas en anillo y lesiones amarillas en pimentón, remolacha azucarera y otros. En muchas ornamentales de bulbo el TRV induce moteado, distorsión y enanismo; en gladiolas causa síntoma de hoja recortada (Harrison y Robinson, 1981; Agrios, 1988). Este virus presenta varias razas y es transmitido por varias especies de los géneros *Trichodorus* y *Paratrachodorus* (Harrison y Robinson, 1981; Lamberti y Roca, 1987).

PEBV fue detectado por primera vez en Holanda y posteriormente en Inglaterra e Italia (Gibbs y Harrison, 1964; Van Hoof *et al.*, 1966). Hasta el momento, no ha sido señalado en EE.UU. Algunos aislamientos del virus muestran una cierta relación serológica con el TRV (Cooper y Mayo, 1972). El PEBV es transmitido por varias especies de *Trichodorus* y *Paratrachodorus* y a través de la semilla (Harrison, 1973). Los síntomas que induce en guisantes son áreas necróticas irregulares en las hojas y estípulas, enanismo severo y muerte prematura de las plantas (Harrison, 1973).

NEMATODOS VECTORES

Los nematodos que transmiten virus de plantas están incluidos en el orden Dorylaimida, clase Adenophorea, mientras que la mayor parte de los nematodos fitoparásitos están en el orden Tylenchida, clase Secernentea (Luc *et al.*, 1990). Los Dorylaimida presentan esófago dorylaimoideo (tipo botella) y glándulas con conductos cortos que vierten su contenido en el lumen del esófago (Taylor, 1980; Wyss, 1982).

El orden Dorylaimida comprende dos familias: a) Longidoridae con los géneros *Xiphinema*, *Longidorus* y *Paralongidorus*; b) Trichodoridae con los géneros *Trichodorus* y *Paratrachodorus*. Todos estos géneros son vectores de virus (Lamberti y Roca, 1987).

Longidoridae

Son nematodos largos, de 2 a 12 mm de longitud en estado adulto y su estilete está constituido fundamentalmente por un tubo escleroti-

zado, delgado y largo en su porción apical, el odontostilo, y es más robusto y consistente en su porción basal, el odontóforo. El primero sirve para atravesar la célula y penetrar profundamente los tejidos radicales, mientras que el segundo da soporte a los músculos extractores del odontostilo (Roca, 1984). El odontóforo es un tubo flexible y angosto al principio, con lumen circular que posteriormente se transforma en un amplio bulbo basal cilíndrico, el cual tiene lumen triradial con una cutícula gruesa que forma tres pares de plaquetas. Los músculos radiales, unidos a esas plaquetas, ejercen una acción de bombeo por la cual el alimento (protoplasma) es ingerido y pasa a través del lumen interno del odontostilo y del esófago y es empujado al intestino por medio del cardia (Wyss, 1982; Roca, 1984).

Trichodoridae

Son nematodos pequeños, de 0,5 a 1,5 mm de longitud y el estilete usado para la perforación de la célula de la planta se desarrolla dentro del estoma y se denomina onquiostilo. El onquiostilo es un diente grueso desprovisto de cavidad interna, curvado ventralmente y adherido al revestimiento interno de la cavidad estomática. El alimento por lo tanto no pasa a través del estilete, sino que va directamente a la cavidad faríngea, ventralmente adyacente al estilete. La farínge es seguida por el esófago, el cual contiene células glandulares y músculos que intervienen en el proceso alimenticio (Wyss, 1982; Roca, 1984).

El onquiostilo es usado para penetrar la pared de las células de la epidermis del ápice radical y disturbar el contenido celular durante la ingestión, pero no es usado como tubo de alimentación, como en el caso de los Longidoridae (Taylor, 1980). Después de una primera exploración de la superficie externa de la pared de las células de la epidermis, el éxito final dependerá del contacto entre la pared celular y la región labial del nematodo. Una vez que el nematodo introduce el estilete, a su alrededor se produce una condensación del citoplasma y toma aspecto de una masa granulosa. Esta reacción es una prueba evidente de la emisión de secreciones glandulares por parte del nematodo. Con pulsaciones rápidas del bulbo esofágico, el citoplasma condensado pasa rápidamente a través del conducto faringo-esofágico y, finalmente al intestino, a través de la válvula esófago-intestinal (cardia). Las emisiones de "saliva" y la ingestión ocurren hasta agotar el citoplasma; el nematodo entonces retira el estilete y abandona la célula, dejando adherido a la pared, en el punto de alimentación, un pequeño tubo bien visible que sirvió, probablemente, de unión al conducto faríngeo durante la succión (Roca, 1984).

Especies de nematodos implicados en la transmisión de virus de plantas

El interés en las relaciones taxonómicas de los nematodos Dorylaimidos fue estimulado por el descubrimiento de su rol como vectores de virus. Así tenemos, que el 80-90% de las especies de *Xiphinema* y *Longidorus* y más del 50% de las especies de *Trichodorus* y *Paratrachodorus*, han sido descritas a partir de 1958 (Taylor, 1980). Hasta el momento existen 22 especies de Longidoridos (Cuadros 1 y 2) y 14 especies de Trichodoridos (Cuadro 3) que han sido señalados como vectores de virus de plantas. Entre los Longidoridae, 11 especies pertenecen al género *Xiphinema*, 10 al género *Longidorus* y una a *Paralongidorus*. De los Trichodoridae, cinco especies pertenecen al género *Trichodorus* y nueve a *Paratrachodorus* (Lamberti y Roca, 1987).

Solamente una pequeña proporción de las especies incluidas en los géneros vectores de virus ha sido capaz de transmitir. Estas especies están localizadas principalmente en Europa y norte América. La asociación entre virus y nematodos vectores, posiblemente, se originó en forma independiente en los dos continentes, ya que los virus y los vectores son completamente distintos entre ellos (Brown *et al.*, 1988).

Las especies transmisoras de virus pertenecientes al género *Xiphinema* han sido encontradas en América, Asia, Europa, Australia y Nueva Zelanda. Sin embargo, en algunos casos están limitadas a una determinada región o continente. De igual manera, las especies de *Longidorus* se encuentran en todo el mundo, pero las transmisoras de virus son principalmente del norte de Europa. Los trichodoridos vectores están diseminados principalmente en Norte América y Europa (Taylor, 1980; Roca, 1984).

La distribución geográfica de muchas especies transmisoras puede estar correlacionada con el tipo de suelo. El espacio poroso y el contenido de humedad son, probablemente, las características más importantes de un suelo que determinan su capacidad como habitat para nematodos. La mayoría de las observaciones sobre la distribución de *Xiphinema* y *Longidorus*, en relación al tipo de suelo, están basadas en muestras de suelos cultivados y fallan al indicar que las especies presentes son un residuo de la fauna original o han sido recientemente introducidas. Los nematodos trichodoridos están casi totalmente restringidos a suelos arenosos de buen drenaje y se encuentran raramente en suelos arcillosos o aluviales (Taylor, 1980).

Los nematodos en general están distribuidos en forma irregular, tanto horizontal como verticalmente. Dado que las especies de nemato-

Cuadro 1. Especies de *Xiphinema* implicadas en la transmisión de virus de plantas.¹

Especie	Virus
<i>X. americanum</i> Cobb	TomRV (tomato ringspot virus) TobRV (tobacco ringspot virus) PRMV (peach rosette mosaic virus) CRLV (cherry rasp leaf virus)
<i>X. bakeri</i> Williams	AMV (arabic mosaic virus)
<i>X. brevicolle</i> Lordello et Da Costa	TomRV
<i>X. californicum</i> Lamberti et Bleve-Zacheo	TomRV
<i>X. coxi</i> Tarjan	AMV TobRV BMV (brome mosaic virus) CLRV (cherry leaf roll virus) SLRV (strawberry latent ringspot virus)
<i>X. diversicaudatum</i> (Micoletzky) Thorne	AMV SLRV BMV CLRV CRV (carnation ringspot virus) RRV (raspberry ringspot virus)
<i>X. ifacolum</i> Luc (nec <i>X. basiri</i> Siddiqi)	CPMV (cowpea mosaic virus)
<i>X. index</i> Thorne et Allen	GFV (grapevine fanleaf virus) GCMV (grapevine chrome mosaic virus) AMV
<i>X. italiae</i> Meyl	GFV
<i>X. rivesi</i> Dalmasso	TomRV
<i>X. vuittenezi</i> Luc, Lima, Weischer et Flegg	CLRV

¹ Información tomada de Lamberti y Roca (1987).

Cuadro 2. Especies de *Longidorus* y *Paralongidorus* implicadas en la transmisión de virus de plantas.

Especie	Virus
<i>L. apulus</i> Lamberti et Bleve-Zacheo	AILV (artichoke italian latent virus) Apulian strain
<i>L. attenuatus</i> Hooper	TBRV (tomato black ring virus) English strain
<i>L. caespiticola</i> Hooper	AMV RRV
<i>L. diadecturus</i> Eveleigh et Allen	PRMV
<i>L. elongatus</i> (de Man) Thorne et Swanger	TBRV (Scottish strain) RRV CLRV CRV
<i>L. fasciatus</i> Roca et Lamberti	AILV (Greek strain)
<i>L. leptcephalus</i> Hooper	RRV CLRV
<i>L. macrosoma</i> Hooper	RRV (English and Scottish strains) CLRV BMV CRV PNRV (prunus necrotic ringspot virus)
<i>L. martini</i> Merny	MRV (mulberry ringspot virus)
<i>L. profundorum</i> Hooper	RRV
<i>P. maximus</i> (Bütschli) Siddiqi	AMV RRV SLRV CLRV

1 Información tomada de Lamberti y Roca (1987).

dos vectores son ectoparásitos y se alimentan principalmente de los ápices radiculares, su distribución vertical en el suelo, generalmente, corresponde con la distribución de las raíces de las plantas que ellos parasitan. La distribución en el suelo de los trichodoridos, tanto horizontal como vertical, parece más variable que la de los longidoridos y generalmente habitan a mayor profundidad que otros nematodos fitoparásitos (Taylor, 1980).

Cuadro 3. Especies de *Paratrichodorus* y *Trichodorus* implicadas en la transmisión de virus de plantas.¹

Especie	Virus
<i>P. allius</i> (Jensen) Siddiqi	TRV (tobacco rattle virus) Oregon TRV California
<i>P. anemones</i> (Loof) Siddiqi	PEBV (pea early browning virus) English strain TRV
<i>P. christiei</i> (Allen) Siddiqi	TRV Winsconsin, California
<i>P. minor</i> (Colbran) Siddiqi	TRV Japan
<i>P. nanus</i> (Allen) Siddiqi	TRV Dutch and English strains
<i>P. pachydermus</i> (Seinhorst) Siddiqi	TRV Dutch and English strains PEBV Dutch and English strains
<i>P. porosus</i> (Allen) Siddiqi	TRV California
<i>P. teres</i> (Hooper) Siddiqi	PEBV Dutch strain TRV Dutch strain, Oregon
<i>P. tunisiensis</i> (Siddiqi) Siddiqi	TRV
<i>T. cylindricus</i> Hooper	TRV Dutch strain
<i>T. hooperi</i> Loof	TRV
<i>T. primitivus</i> (de Man) Micoletzky	TRV English, German and Scottish strains PEBV English strain
<i>T. similis</i> Seinhorst	TRV
<i>T. viruliferus</i> Hooper	PEBV English and Italian N. 6 strains TRV

¹ Información tomada de Lamberti y Roca (1987).

CARACTERÍSTICAS Y MECANISMOS DE LA TRANSMISIÓN VIRAL

La primera evidencia de la existencia de una infección viral transmitida por nematodos es frecuentemente la aparición de parchos o manchones de plantas enfermas en un cultivo. La baja diseminación de la infección desde los bordes del manchón y la persistencia de la enfermedad durante una rotación de cultivo, son otros indicios de infección a través del suelo y diferente de las virosis transmitidas por vectores aéreos, tales como áfidos y saltahojas (Taylor, 1980).

Cuadro 4. Secuencia de interacciones entre planta, virus y nematodo en el proceso de transmisión.¹

Secuencia ²	Proceso	Interacción	Identificación ³
P	multiplicación	P/V	inoculación mecánica
P/N	alimentación	P/N	agallas, inoculación (nematodo)
N	retención	V/N	microscopio electrónico
N/P	inoculación	P/N/V	agallas radiculares
P	infección	V/P	síntomas; plantas indicadoras

1 Información tomada de Taylor (1980)

2 P = planta; N = nematodo; V = virus

3 Técnicas usadas para identificar la ocurrencia del proceso e interacción.

Desde el descubrimiento inicial de *X. index* como vector del GFV, el problema de asociar un nematodo vector con un virus causal de una determinada enfermedad ha sido investigado con numerosas técnicas bajo diferentes condiciones experimentales, y por lo tanto, los datos publicados sobre los procesos de transmisión no son estrictamente comparables (Taylor y Robertson, 1975).

Los nematodos adquieren y transmiten los virus cuando se alimentan de los ápices radiculares de las plantas hospederas. Sin embargo, la transmisión es una secuencia de interacciones entre virus, nematodo y planta. La probabilidad y eficiencia de transmisión depende del éxito de cada evento en la secuencia (Taylor, 1980; Cuadro 4).

Transmisión por diferentes estados del nematodo

Los adultos y juveniles de los nematodos vectores son capaces de transmitir los virus asociados a ellos. Raski y Hewitt (1963) transmitieron al GFV mediante todos los estados de *X. index*; Teliz *et al.* (1966) transmitieron al TomRV por todos los estados de *X. americanum*. AMV y SLRV fueron transmitidos por adultos y juveniles de *X. diversicaudatum*; los machos, aparentemente, transmitieron al SLRV menos frecuente que las hembras, aunque esto podía ser debido a diferencias en la frecuencia de alimentación y no a diferencias en la eficiencia de transmisión (Taylor y Robertson, 1975; Harrison, 1967).

Los virus transmitidos por nematodos no persisten a través de la muda y no pasan a través de los huevos del nematodo. Por analogía con los áfidos, esto sugiere que los virus son retenidos de una manera no persistente, probablemente unidos extracelularmente a alguna parte del

aparato alimenticio, la cual es desprendida durante la muda (Taylor, 1980).

Adquisición y transmisión

Los nematodos adquieren los virus cuando se alimentan de las plantas infectadas, lo cual sugiere que los virus están fácilmente accesibles en las raíces. No obstante, la eficiencia y frecuencia con la cual los nematodos vectores transmiten los virus se incrementan cuando se aumenta el tiempo de acceso a las plantas infectadas y a las plantas indicadoras (Taylor, 1980; Roca, 1984).

Teliz *et al.* (1966) obtuvieron un bajo porcentaje de transmisión de TomRV a plántulas de pepino después de exponer a *X. americanum* durante una hora, pero obtenían 100% de transmisión con un período de acceso de cuatro días. McGuire (1964) obtuvo poco éxito en la transmisión del TobRV a través de *X. americanum* al permitirle un período de acceso de 24 horas, pero el porcentaje de transmisión se incrementó proporcionalmente a medida que se aumentaba el período de acceso hasta 10 días.

En otras investigaciones se ha encontrado que los nematodos vectores pueden adquirir el virus de plantas infectadas en períodos de acceso mucho más cortos; Ejemplo: TomRV por *X. americanum* en una hora (Teliz *et al.*, 1966), TRV por *Paratrichodorus allius* en una hora (Ayala y Allen, 1968), GFV por *X. index* en 15 minutos (Das y Raski, 1968) o menos de cinco minutos (Alfaro y Goheen, 1974).

Los nematodos vectores adquieren los virus tan pronto como se inicia el proceso de alimentación sobre las raíces infectadas y no existe período de latencia dentro del nematodo antes de que ocurra la transmisión. La inoculación de una planta sana por nematodos portadores de virus (virulíferos) puede ocurrir simplemente al nematodo alimentarse de manera muy rápida (pocos segundos) y existen razones para pensar que esta debe ser la vía más eficiente de transmisión viral, particularmente en el caso de los Trichodoridae, que tienden a destruir la célula de la planta sobre la cual se alimentan (Taylor, 1980).

En los Longidoridae al inicio del proceso de alimentación ocurre una breve exploración de la pared celular con la región labial en la búsqueda de un sitio apropiado para la perforación; luego, el nematodo saca vigorosamente el estilete con una rápida contracción muscular. En *Xiphinema* este movimiento está acompañado de una pequeña rotación de la base del odontóforo. En su trayectoria el odontostilo perfora más de una célula antes de detenerse a iniciar la succión. Esta ocurre inme-

diatamente después de la penetración y está precedida por la emisión de "saliva" (Roca, 1984).

El aparato alimenticio de los Longidoridae y su funcionamiento parecen ser muy adecuados para la adquisición e inoculación del virus, cuyas partículas pueden ser adquiridas y transmitidas en un tiempo relativamente corto (Roca, 1984).

En los Trichodoridae la adquisición del virus sucede, probablemente, durante la fase de ingestión del contenido citoplasmático. La inoculación, al contrario, es un evento que se verifica en condiciones particulares: el citoplasma condensado alrededor de la punta del estilete es ingerido rápidamente por el nematodo y la célula atacada muere en un tiempo muy breve. La partícula viral inyectada con la "saliva" no tiene posibilidad de invadir la célula vecina, porque sería inmediatamente reabsorbida por el nematodo en la fase sucesiva de ingestión. La inoculación ocurre cuando el nematodo, después de haber inyectado la "saliva", abandona la célula sin ingerir el contenido citoplasmático. La alteración del citoplasma producida por la saliva es un hecho transitorio; la célula no muere y adquiere su aspecto normal cuando el nematodo abandona el sitio de alimentación sin ingerir el citoplasma condensado (Wyss, 1982; Roca, 1984).

Aun cuando el proceso de alimentación de los Trichodoridae parece ser más favorable a la adquisición que a la inoculación, la eficiencia de transmisión generalmente aumenta con un período más largo de acceso a la fuente viral, analógicamente a lo que ocurre en los Longidoridae (Roca, 1984). La distribución de los trichodoridos en el suelo es muy errática y afectada por varios componentes físicos y químicos. Sin embargo, cuando el nematodo está presente, aún en bajo número, la transmisión viral es eficiente. El establecimiento y/o reproducción de los trichodoridos en el suelo es más difícil que en el caso de muchos nematodos longidoridos, pero las interrelaciones virus-vector-planta parecen ser más estables entre trichodoridos que entre longidoridos (Lamberti y Roca, 1987).

Brown (1986) determinó que la capacidad de transmitir virus de *X. diversicaudatum* es heredada y posiblemente controlada por un simple gen.

Persistencia o retención

Los nematodos vectores mantenidos en suelos en barbecho sin acceso a plantas infectadas pierden su infectividad lentamente y el período de retención excede considerablemente la longevidad *in vitro* del virus en savia de planta (Taylor, 1980).

Generalmente, para investigar la retención del virus por sus vectores, se toman nematodos de una población altamente infectiva y se incorporan en lotes a envases (potes) que contienen una mezcla para siembra (compost), estéril, en la cual se siembran plantas indicadoras a intervalos de tiempo, para determinar el índice de transmisión. Otra forma consiste en sembrar plantas indicadoras sobre muestras de suelo procedentes del campo a diferentes intervalos de tiempo, pero existe la posibilidad de que germinen semillas de malezas que actúen como fuente de infección del virus (Taylor y Robertson, 1975; Taylor, 1980).

Una vez adquirido el virus es retenido internamente en el nematodo vector por un período relativamente largo. Generalmente los virus transmitidos por especies de *Xiphinema* persisten en el vector por muchos meses (Roca, 1984). *X. americanum* transmitió TobRV después de 49 semanas (Bergeson *et al.*, 1964) y *X. diversicaudatum* transmitió SLRV después de 84 días y AMV después de 112 días (Taylor y Thomas, 1968). Los virus también son retenidos por largos períodos en especies de *Xiphinema* a las cuales se les permite alimentarse sobre hospederos inmunes al virus (Taylor, 1980). Así tenemos que *X. index* retuvo al GFV por 12 semanas cuando se le permitió alimentarse sobre plantas de higo inmunes al virus (Das y Raski, 1968) y *X. diversicaudatum* retuvo al AMV por 8 meses, cuando se le dejó alimentarse sobre plantas de frambueso 'Malling Jewel' inmunes al virus (Harrison y Winslow, 1961).

Las especies de *Longidorus* que son vectores retienen sus virus asociados por períodos de tiempo mucho más cortos que *Xiphinema* y los Trichodoridae, generalmente menos de tres meses (Taylor y Robertson, 1975; Roca, 1984). RRV y TBRV persistieron en *L. elongatus* por un período de aproximadamente 8 semanas a 20 °C (Taylor y Robertson, 1975); Debrot (1964) encontró que *L. macrosoma* retenía la raza inglesa del RRV por 34 días.

Los virus transmitidos por *Longidorus* se diseminan naturalmente a través de la semilla; esta propiedad asegura la constante presencia de un buen número de plantas infectadas en el campo como fuente de inóculo (Roca, 1984).

Los Trichodoridae pueden retener los virus hasta 10 meses y excepcionalmente hasta un año (Lamberti y Roca, 1987). Van Hoof (1964) encontró que un solo macho de *Paratrachodoros pachydermus* transmitía el TRV a varias plantas cuando se le dejaba alimentar durante un día sobre las raíces de cada planta en forma separada. Ayala y Hallen (1968) detectaron que la raza 'California' del TRV persistía en *P. allius* durante 20 semanas en suelo sin plantas hospederas y durante 27 semanas cuando estaban presentes plantas de guisantes inmunes.

Van Hoof (1970) determinó que el TRV se transmitía a través de *P. pachydermus* en suelo almacenado por dos años.

Aunque los nematodos vectores retienen los virus por largos períodos, no hay evidencia experimental de una asociación biológica similar a la que ocurre entre los virus persistentes o circulativos y áfidos (Taylor, 1980). Un análisis de los datos disponibles indica que la transmisión de un virus de plantas por nematodos es del tipo no circulativo, parecido al mecanismo de transmisión del tipo ingestión-egestión propuesto por Harris (1981) para áfidos y saltahojas.

Sitios de retención

Las observaciones al microscopio electrónico de secciones de los órganos de nutrición de nematodos vectores han revelado la presencia de partículas virales adsorbidas a su superficie interna (Taylor, 1980; Roca, 1984). Taylor y Robertson (1969) observaron a través del microscopio electrónico secciones ultrafinas de *L. elongatus* mantenido sobre plantas infectadas con RRV o TBRV y encontraron la presencia de partículas virales acumuladas entre el odontostilo y la vaina guía, y muy raramente adheridas a la pared interna del odontostilo. En *L. macrosoma*, vector de la raza inglesa del RRV y *L. apulus*, agente transmisor del AILV, las partículas virales fueron encontradas adsorbidas a la superficie interna del odontostilo (Taylor y Robertson, 1975; Taylor *et al.*, 1976). De acuerdo a las especies de *Longidorus* examinadas hasta ahora, aparentemente, los virus son retenidos por asociación con el odontostilo o la vaina guía (Taylor, 1980; Figura 1).

En *X. diversicaudatum*, vector del AMV y SLRV (Taylor y Robertson, 1970a y 1975); en *X. index*, vector del GFV (Raski *et al.*, 1973) y en *X. americanum*, vector del TBRV (McGuire *et al.*, 1970), las partículas virales se mantienen adheridas a la cutícula interna del lumen del odontóforo y del esófago.

En *Trichodorus* y *Paratrichodorus* las partículas virales permanecen adheridas a la cutícula interna que reviste la faringe y el lumen del esófago (Taylor y Robertson, 1970b; Roca, 1984; Figura 1).

En conclusión, las especies de *Xiphinema* y Trichodoridae que transmiten virus muestran una cierta afinidad en la retención de la partícula viral a la superficie interna del esófago, mientras que en las especies de *Longidorus* el virus está asociado al odontostilo y a la vaina guía (Taylor, 1980; Roca, 1984). Estas diferencias también se evidencian en los períodos de retención de los virus por los grupos de vectores (Taylor, 1980).

Parece razonable asumir que las partículas virales son selectiva y específicamente adsorbidas a los sitios de retención durante la ingestión del citoplasma a través del tracto alimenticio. Otros virus presentes en el citoplasma, no transmitidos por nematodos, no son retenidos en los sitios específicos, aunque excepcionalmente razas de un virus pueden ser retenidas y no transmitidas (Taylor, 1980; Roca, 1984).

Taylor y Robertson (1969) no encontraron partículas asociadas con el aparato alimenticio de *L. elongatus* alimentado sobre plantas infectadas con AMV, el cual no es transmitido por esta especie. Sin embargo, la presencia del virus podía ser demostrada en el intestino. Este constituye un caso específico de asociación entre vector y virus y refleja la asociación específica entre las propiedades de la capa proteica del virus y de la cutícula en el sitio de retención dentro del nematodo (Harrison *et al.*, 1974b).

En *X. diversicaudatum*, vector poco eficiente del AMV y SLRV, después de haber sido alimentado sobre plantas infectadas con estos virus, se encontró muy pocas o ninguna partícula viral asociada con el odontóforo y esófago; sin embargo, estaban presentes en el intestino. Por lo tanto, se asume que en las poblaciones de *X. diversicaudatum* que no transmiten el virus, la capa proteica de la partícula viral y la cubierta cuticular del canal alimenticio asociada con la retención del virus no son compatibles, y por ello, ocurre muy poca o ninguna retención específica (Brown *et al.*, 1988). Se ha especulado que en la retención específica de virus en *X. diversicaudatum* está involucrada una capa de carbohidratos a nivel del odontóforo y esófago, la cual puede reconocer moléculas de lectinas sobre la capa proteica del virus (Robertson y Henry, 1986).

De las evidencias obtenidas a través de microscopía electrónica, no existe duda que la superficie de la partícula viral es importante en la retención específica, aunque los factores envueltos en la interfase entre la partícula viral y la cutícula del nematodo no han sido claramente determinados (Taylor, 1980; Brown *et al.*, 1988). Aparentemente, durante la transmisión no existe replicación del virus en el vector, y nunca se han observado partículas virales dentro de las células del nematodo (Matthews, 1981).

Especificidad de transmisión

Los virus transmitidos por nematodos se ubican en dos grupos: los nepovirus transmitidos por *Xiphinema*, *Longidorus* y *Paralongidorus*, y los tobnavirus, transmitidos por *Trichodorus* y *Paratrachodorus* (Lamberti y Roca, 1987). Este puede ser considerado el primer nivel de especificidad (Taylor, 1980).

A nivel de cada género de nematodo existe un segundo nivel de especificidad, ya que un determinado virus puede ser transmitido por un vector pero no por otro. Por ejemplo, *L. elongatus* transmite RRV y TBRV, pero no AMV (Taylor, 1980).

Un tercer nivel de especificidad, el cual es más evidente entre los nepovirus, indica que razas serológicamente distintas de un virus particular requieren diferentes especies del mismo género de nematodo

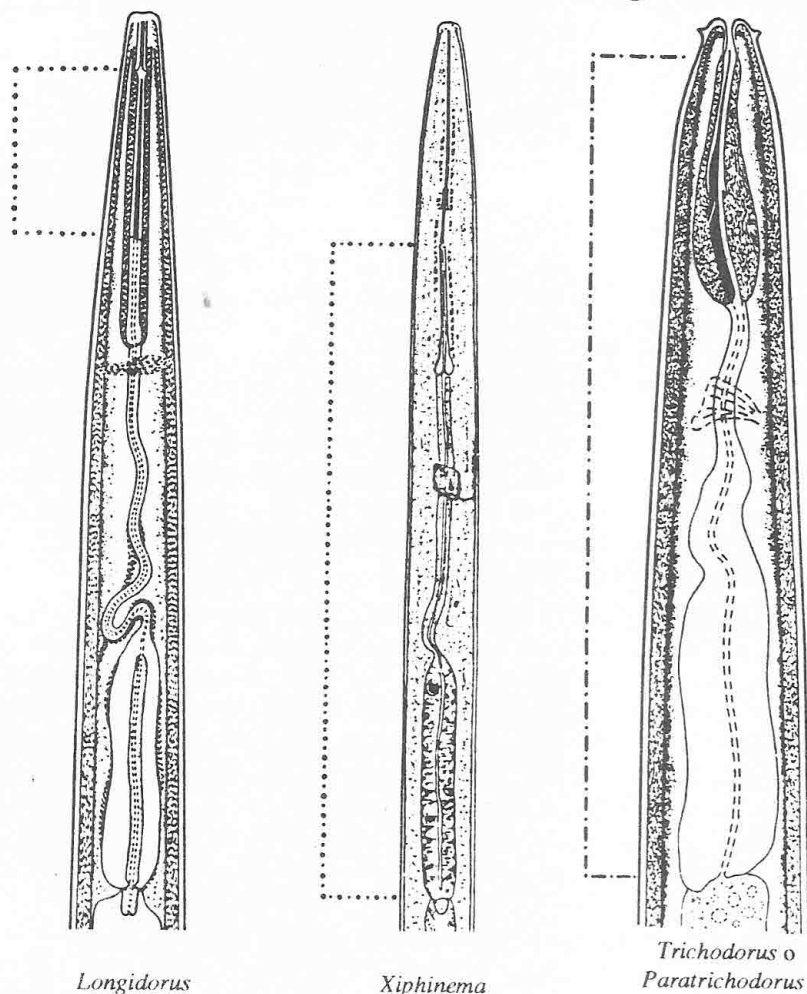


Figura 1. Sitios de retención específica de los virus dentro de los nematodos vectores. Las líneas punteadas indican las porciones del tracto alimenticio donde son retenidas las partículas virales (Tomado de Taylor, 1980).

(estrechamente relacionados) para su transmisión. Así, *X. diversicaudatum* transmite AMV pero no GFV (transmitido por *X. index*), el cual serológicamente está muy poco relacionado con AMV (Taylor, 1980).

Variantes de un virus que muestran solamente pequeñas diferencias serológicas pueden ser transmitidas por el mismo vector. *X. americanum* puede transmitir la raza tipo y la raza del amarillamiento de la nervadura del TomRV (Teliz *et al.*, 1966).

Razas serológicamente distintas de un virus pueden tener diferentes vectores (ej. razas inglesa y escocesa del TBRV transmitidas por *L. macrosoma* y *L. elongatus*, respectivamente) y virus no relacionados serológicamente pueden tener el mismo vector (ej. AMV y SLRV transmitidos por *X. diversicaudatum*) (Taylor y Robertson, 1975; Taylor, 1980). Harrison *et al.* (1974b) consideran que esto puede ocurrir porque las características de la superficie de la partícula que están involucradas en la especificidad serológica puede que no sean idénticas a las que determinan la retención específica.

La capacidad de transmisión de los Trichodoridae no es tan evidente como en los Longidoridae. Los aislamientos americanos y europeos del TRV, serológicamente distinguibles, son transmitidos por especies distintas (Roca, 1984). Sin embargo, cada aislamiento del virus puede ser transmitido por más de una especie, y una sola especie de *Trichodorus* o *Paratrachodorus* puede transmitir más de un aislamiento (Ayala y Allen, 1968; Taylor, 1980).

La capacidad de diferentes especies de nematodos del mismo o diferente género de transmitir el mismo virus, o por otro lado, la capacidad de dos virus diferentes de ser transmitidos por la misma especie de nematodo, indica que la especificidad del vector es menos desarrollada en los Trichodoridae que en los Longidoridae. No obstante, algunos investigadores consideran que en los Trichodoridae existe un alto grado de especificidad, lo cual es soportado por la evidencia de que *Paratrachodorus anemones* transmite la raza inglesa pero no la danesa del PEBV y que *P. pachydermus* transmite solamente uno de los cinco aislamientos del TRV (Van Hoof, 1968; Lamberti y Roca, 1987). Es importante mencionar que los aislamientos americanos del TRV siempre han sido transmitidos por especies de *Paratrachodorus* (Lamberti y Roca, 1987).

Van Hoof (1968), comparando la transmisión del TRV por nueve especies de *Trichodorus* o *Paratrachodorus* de Holanda, encontró que la transmisión ocurría solamente cuando el nematodo tenía acceso al aislamiento viral con el cual estaba asociado en el campo, lo cual refleja

un alto grado de especificidad. Esto podría ser considerado como un cuarto nivel de especificidad.

Brown *et al.* (1989), usando nematodos recuperados directamente de suelo de un campo en Alemania, encontraron que el 10% de *Longidorus attenuatus* transmitió al aislamiento del TBRV con el cual ellos estaban naturalmente asociados, mientras que en un suelo proveniente de un campo en Inglaterra el 56% de la especie antes citada transmitió al TBRV.

Experimentos de hibridización viral con algunos nepovirus han suministrado fuertes evidencias de que la capa proteica del virus está implicada en la especificidad de transmisión, y por lo tanto, en la unión a la superficie del tracto alimenticio de los vectores (Roca, 1984). Así, Harrison *et al.* (1974a) encontraron que en RRV la especificidad serológica y la transmisibilidad por *L. elongatus* era determinada por el RNA2. Resultados similares han sido obtenidos con el TBRV (Harrison y Murrant, 1977). El hecho de que el virus satélite del TobRV (el cual usa la capa proteica del TobRV) sea transmitido por *X. americanum* de la misma forma que el TobRV, es un soporte indirecto de la importancia de la capa proteica en el proceso de transmisión (McGuire y Schneider, 1973).

Mientras la interacción nematodo-virus determina la especificidad de transmisión, la eficiencia de transmisión puede estar influenciada por la planta hospedera, así como por la especie de nematodo y raza viral. Por ejemplo, TobRV podía ser adquirido por *X. americanum* de soya tan eficientemente como de pepino, pero la transmisión a plantas de soya sanas era mucho más baja que la transmisión a pepino (McGuire y Douthit, 1978).

Mecanismo de transmisión

El proceso de transmisión de virus de plantas por nematodos comprende, en primer lugar, la adsorción de las partículas a los sitios específicos de retención del vector, y en segundo lugar, la liberación de esas partículas y su posterior inoculación en células de plantas sanas por el reflujo de materiales a través del aparato alimenticio (Harris, 1981).

La liberación de las partículas virales parece que ocurre cuando la saliva secretada por las glándulas esofágicas, pasa a través del lumen del esófago a la célula de la planta durante la fase inicial del proceso alimenticio. Esto puede ocasionar cambios en el pH o condiciones iónicas dentro del lumen del esófago, lo cual altera la superficie de carga de las partículas virales y causa su liberación de los sitios de retención (Taylor,

1980; Figura 2). La liberación de las partículas de su sitio de retención también podría ser debido a algún efecto enzimático de la "saliva" sobre la superficie interna del nematodo (lúmen), sobre las partículas virales o sobre materiales que puedan estar implicados en la retención del virus a la superficie cuticular en el nematodo (Taylor y Robertson, 1975).

Mientras la especificidad de transmisión ha sido visualizada principalmente en términos de asociación por adsorción específica, existen algunas evidencias de que la especificidad puede también estar determinada por el mecanismo de liberación de las partículas (Taylor y Robertson, 1975).

L. macrosoma alimentado sobre plantas infectadas con la raza inglesa o con la raza escocesa del RRV fue capaz de transmitir, como era de esperarse, la primera raza pero no la segunda. Sin embargo, al microscopio electrónico se evidenció la presencia de partículas virales adsorbidas a los sitios de retención (odontostilo) en ambos casos. Una posible explicación de este resultado, es que la raza escocesa fue adsorbida al odontostilo de *L. macrosoma*, pero no fue liberada como en el caso de la raza inglesa, y por lo tanto, no fue transmitida. Es probable que la variación del pH provocada por el fluido salival altera la densidad de carga superficial de la partícula de la raza inglesa y produce su liberación o desprendimiento, pero no tiene el mismo efecto en la raza escocesa (Taylor y Robertson, 1975; Taylor, 1980).

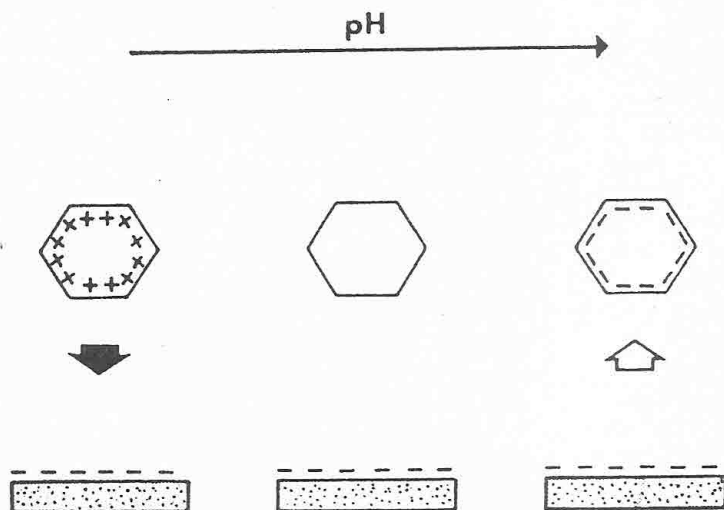


Figura 2. Influencia del pH sobre la superficie de carga de las partículas virales y sobre la adsorción y liberación de las partículas en los sitios de retención en los nematodos vectores (Tomado de Taylor 1980).

Finalmente, la transmisión resulta exitosa sólo cuando las partículas virales infectivas son inoculadas dentro de células que no son dañadas o afectadas por el nematodo, de tal manera que el virus sea capaz de replicarse en ellas o pasar a las células adyacentes (Taylor y Robertson, 1975).

Asociación no persistente o transmisión no específica

Experimentos a nivel de laboratorio han generado algunas situaciones irregulares en las cuales los virus son transmitidos, aparentemente, de una manera no específica. Esto puede ser debido a que los nematodos son transferidos rápidamente de las plantas infectadas a las plantas indicadoras, las cuales están en pequeñas cantidades de suelo para facilitar el inmediato acceso del nematodo a las raíces (Taylor y Robertson, 1975).

Valdez (1972) transmitió la raza inglesa del RRV a través de *X. diversicaudatum*, *Longidorus leptcephalus* y *L. caespiticola*; las dos últimas especies no habían sido asociadas con ninguna infección viral a nivel de campo. Por lo tanto, esos resultados necesitan confirmación por otras investigaciones, ya que puede haber ocurrido contaminación en el desarrollo del experimento (Lamberti y Roca, 1987).

Taylor (1980) cita otros ejemplos de transmisiones, aparentemente no específicas, donde es probable que haya ocurrido contaminación durante la ejecución de las pruebas.

Metodología para estudios de transmisión viral

La mayoría de los trabajos de transmisión de virus han sido realizados transfiriendo un número relativamente alto de nematodos vectores o de un nematodo que se cree es un vector, de potes que contienen plantas infectadas sistémicamente con un virus específico a potes que contienen plantas herbáceas indicadoras susceptibles al virus (Brown *et al.*, 1988).

La transmisión puede ser afectada por muchos factores, entre los cuales se encuentran la forma de extracción del nematodo, la mezcla de suelo utilizada para llenar los potes usados en las pruebas, tamaño de los potes, edad, tamaño y especie de planta indicadora utilizada y contenido de humedad y temperatura del suelo (Taylor, 1980; Brown *et al.*, 1988). Tales fuentes de variación y error deben ser consideradas al momento de evaluar la capacidad de los nematodos como vectores de virus (Taylor, 1980).

Durante el proceso de transmisión las condiciones deben ser óptimas, ya que de lo contrario las diferencias en eficiencia de transmisión por especies vectoras o entre poblaciones pueden ser enmascaradas. De igual manera, si no se dispone de controles adecuados y no se demuestra la infección sistémica de las plantas indicadoras, los resultados obtenidos son dudosos. Por estas razones, al momento de realizar este tipo de investigación es necesario cumplir con los siguientes criterios: a) el virus y el nematodo deben estar completamente identificados y de manera correcta; b) los tejidos de las plantas indicadoras deben mostrar que están infectados con el virus en estudio; c) el nematodo bajo prueba debe ser el único vector posible en ese experimento (Brown *et al.*, 1988).

Para el estudio de la transmisión de virus de plantas a través de nematodos han sido desarrollados varios procedimientos. Sin embargo, según Brown *et al.* (1988), la metodología propuesta por Trudgill *et al.* (1983) es la más refinada y suficientemente sensible para detectar pequeñas diferencias en la eficiencia de transmisión viral. Mediante el uso de dicha técnica se puede determinar la eficiencia de cada proceso en la adquisición, retención y transmisión de un virus.

AGRADECIMIENTO

El autor expresa su agradecimiento al Prof. R. Crozzoli (UCV, Fac. Agronomía, Maracay) por la revisión de este trabajo y por el suministro de algunas referencias bibliográficas. Igualmente al Prof. C.B. Mazzani (UCV, Fac. Agronomía, Maracay) por la traducción de una referencia escrita en italiano.

BIBLIOGRAFIA

- Agrios, G.N. 1988. Plant Pathology, 3rd. ed. New York, Academic Press. pp. 703-746.
- Alfaro, A. and Goheen, A.C. 1974. Transmission of strains of grapevine fanleaf virus by *Xiphinema index*. Pl. Dis. Repr. 58:549-552.
- Allen, W.R., Van Schagen, J.G., and Ebsary, B.A. 1984. Comparative transmission of the peach rosette mosaic virus by Ontario populations of *Longidorus diadecturus* and *Xiphinema americanum* (Nematoda: Longidoridae). Can. J. Plant Pathol. 6:29-32.
- Ayala, A. and Allen, M.W. 1968. Transmission of the California tobacco rattle virus (CTRV) by three species of the nematode genus *Trichodorus*. J. Agric. Univ. P.R. 52:101-125.

- Bergeson, G.B., Athow, K.L., Laviolette, F.A. and Thomasine, M. 1964. Vector relationships of tobacco ringspot virus (TRSV) and *Xiphinema americanum* and the importance of this vector in TRSV infection of soybean. *Phytopathology* 54:723-728.
- Brown, D.J.F. 1986. Transmission of virus by the progeny of crosses between *Xiphinema diversicaudatum* (Nematoda: Dorylaimoidea) from Italy and Scotland. *Revue Nématol.* 9:71-74.
- Brown, D.J.F., Lamberti, F., Taylor, C.E., and Trudgill, D.L. 1988. Nematode-virus plant interactions. *Nematol. mediterr.* 16:153-158.
- Brown, D.J.F., Murant, A.F., and Trudgill, D.L. 1989. Differences between isolates of the English serotype of tomato black ring virus in their transmissibility of an English population of *Longidorus attenuatus* (Nematoda: Dorylaimoidea). *Revue Nématol.* 12:51-56.
- Cadman, C.H. 1960. Studies on the relationships between soil-borne viruses of the ringspot type occurring in Britain and continental Europe. *Virology* 11:653-654.
- Cadman, C.H., Dias, H.F., and Harrison, B.D. 1960. Sap-transmissible viruses associated with diseases of grapevine in Europe and North America. *Nature* 187:577-579.
- Cohn, E., Tanne, E., and Nitzany, F.E. 1970. *Xiphinema italiae*, a new vector of grapevine fanleaf virus. *Phytopathology* 60:181-182.
- Cooper, J.I. and Mayo, M.A. 1972. Some properties of the particles of three tobamovirus isolates. *J. Gen. Virol.* 16:285-297.
- Das, S. and Raski, D.J. 1968. Vector efficiency of *Xiphinema index* in the transmission of grapevine fanleaf virus. *Nematologica* 14:55-62.
- Debrot, E.A. 1964. Studies on a strain of raspberry ringspot virus occurring in England. *Ann. appl. Biol.* 54:183-191.
- Gibbs, A.J. and Harrison, B.D. 1964. A form of pea-early browning virus found in Britain. *Ann. appl. Biol.* 54:1-11.
- González, L.C. 1977. Introducción a la Fitopatología. Costa Rica, I.I.C.A. pp. 57-64.
- Hanson, C.M. and Campbell, R.N. 1979. Strawberry latent ringspot virus from "Plain" parsley in California. *Pl. Dis. Repr.* 63:142-146.
- Harris, K.F. 1981. Arthropod and nematode vectors of plant viruses. *Ann. Rev. Phytopathol.* 19:391-426.
- Harrison, B.D. 1964. Specific nematode vectors for serologically distinctive forms of raspberry ringspot and tomato black ring viruses. *Virology* 22:544-550.
- Harrison, B.D. 1967. The transmission of strawberry latent ringspot virus by *Xiphinema diversicaudatum* (Nematoda). *Ann. appl. Biol.* 60:405-409.
- Harrison, B.D. 1973. Pea early-browning virus. Descriptions of plant viruses Nº 120. Commonw. Mycol. Inst./Assoc. Appl. Biol. Kew, Surrey, England. 4 pp.
- Harrison, B.D. and Murant, A.F. 1977. Nematode transmissibility of pseudo-recombinant isolates of tomato black ring virus. *Ann. appl. Biol.* 86:209-212.

- Harrison, B.D. and Robinson, D.J. 1981. Tobraviruses. In: Handbook of plant virus infections and comparative diagnosis. E. Kurstak (ed.). Amsterdam. Elsevier/North Holland Biomedical Press. pp. 515-540.
- Harrison, B.D. and Wislow, R.D. 1961. Laboratory and field studies on the relation of arabis mosaic virus to its nematode vector *Xiphinema diversicaudatum* (Micoletzky). Ann. Appl. Biol. 49:621-633.
- Harrison, B.D., Murant, A.F., Mayo, M.A., and Roberts, I.M. 1974a. Distribution of determinants for symptom production, host range and nematode transmissibility between the two RNA components of raspberry ringspot virus. J. gen. Virol. 22:233-247.
- Harrison, B.D., Robertson, W.M., and Taylor, C.E. 1974b. Specificity of retention and transmission of viruses by nematodes. J. Nematol. 6:155-164.
- Hewitt, W.B. 1968. Viruses and virus diseases of grapevine. Rev. Appl. Mycol. 47:433-455.
- Hewitt, W.B., Raski, D.J., and Goheen, A.C. 1958. Nematode vector of soil-borne fanleaf virus of grapevine. Phytopathology 48:586-595.
- Jha, A. and Posnette, A.F. 1961. Transmission of *Arabis* mosaic virus by the nematode *Xiphinema diversicaudatum* (Micol.) Virology 13:119-123.
- Kaiser, W.J., Bock, K.R., Guthrie, E.J., and Meredith, G. 1978. Occurrence of tomato black ring virus in potato cultivar Aret in Kenya. Pl. Dis. Reprtr. 62:1088-1092.
- Lamberti, F. and Roca, F. 1987. Present status of nematode as vectors of plant viruses. In: Vistas on Nematology. J.A. Veech and D.W. Dickson (eds.). Hyattsville, Ma, USA. Society of Nematologists. Chap. 43, pp. 321-328.
- Lamberti, F., Taylor, C.E., and Seinhorst, J.W. (eds.). 1975. Nematode vectors of plant viruses. London, Plenum Press. 460 pp.
- Lister, R.M. 1964. Strawberry latent ringspot: a new nematode-borne virus. Ann. appl. Biol. 54:167-176.
- Luc, M., Sikora, R.A., and Bridge, J. (eds.). 1990. Plant parasitic nematodes in subtropical and tropical agriculture. England, CAB International. 629 pp.
- Martelli, G.P. 1975. Some features of nematode-borne viruses and their relationship with the host plants. In: Nematode vectors of plant viruses. F. Lamberti, C.E. Taylor, and J.W. Seinhorst (eds.). London, Plenum Press. pp. 223-252.
- Matthews, R.E.F. 1981. Plant Virology, 2nd. ed. New York, Academic Press. pp. 691-732.
- McGuire, J.M. 1964. Efficiency of *Xiphinema americanum* as a vector of tobacco ringspot virus. Phytopathology 54:799-801.
- McGuire, J.M. and Douthit, L.B. 1978. Host effect on acquisition and transmission of tobacco virus by *Xiphinema americanum*. Phytopathology 68:457-459.
- McGuire, J.M. and Schnedier, I.R. 1973. Transmission of satellite of tobacco ringspot virus by *Xiphinema americanum*. Phytopathology 63:1429-1430.
- McGuire, J.M., Kim, K.S., and Douthit, L.B. 1970. Tobacco ringspot virus in the nematode *Xiphinema americanum*. Virology 42:212-216.

- Milne, R.G. 1991. Plant virus taxonomy and nomenclature: what's new? *Rev. Inv. Agrop.* 22:206-224.
- Murant, A.F. 1974. Strawberry latent ringspot virus. Descriptions of plant viruses N° 26. Commonw. Mycol. Inst./Assoc. Appl. Biol. Kew, Surrey, England. 4pp.
- Murant, A.F. 1981. Nepoviruses. In: Handbook of plant virus infections and comparative diagnosis. E. Kurstak (ed.) Amsterdam. Elsevier/North Holland Biomedical Press. pp. 197-238.
- Ramsdell, D.C. and Myers, R.L. 1974. Peach rosette mosaic virus, symptomatology and nematodes associated with grapevine 'degeneration' in Michigan. *Phytopathology* 64: 1174-1178.
- Raski, D.J. and Hewitt, W.B. 1963. Plant parasitic nematodes as vectors of plant viruses. *Phytopathology* 53:39-47.
- Raski, D.J., Maggenti, A.R., and Jones, N.O. 1973. Location of grapevine fanleaf and yellow mosaic virus particles in *Xiphinema index*. *J. Nematol.* 5:208-211.
- Robertson, W.M. and Henry, C.E. 1986. An association of carbohydrates with particles of arabis mosaic retained within *Xiphinema diversicaudatum*. *Ann. appl. Biol.* 109:229-305.
- Roca, F. 1984. Nematodi vettori di virus e relativa lotta. *Informatore Fitopatologico*. N° 7/8, pp. 33-43.
- Taylor, C.E. 1980. Nematodes. In: Vectors of plant pathogens. K.F. Harris and K. Maramorosch (eds.). New York, Academic Press. pp. 375-416.
- Taylor, C.E. and Robertson, W.M. 1969. The location of raspberry ringspot and tomato black ring viruses in the nematode vector, *Longidorus elongatus*. *Ann. appl. Biol.* 64:233-237.
- Taylor, C.E. and Robertson, W.M. 1970a. Sites of virus retention in the alimentary tract of the nematode vectors, *Xiphinema diversicaudatum* (Micol.) and *X. index* (Thorne and Allen). *Ann. appl. Biol.* 66:375-380.
- Taylor, C.E. and Robertson, W.M. 1970b. Location of tobacco rattle virus in the nematode vector, *Trichodorus pachydermus* Seinhorst. *J. gen. Virol.* 6:179-182.
- Taylor, C.E. and Robertson, W.M. 1975. Acquisition, retention, and transmission of viruses by nematodes. In: Nematode vectors of plant viruses. F. Lamberti, C.E. Taylor, and J.W. Seinhorst. (eds.). London, Plenum Press. pp. 253-276.
- Taylor, C.E. and Thomas, P.R. 1968. The association of *Xiphinema diversicaudatum* (Micoletzky) with strawberry latent ringspot and arabis mosaic viruses in a raspberry plantation. *Ann. appl. Biol.* 62:147-157.
- Taylor, C.E., Robertson, W.N., and Roca, F. 1976. Specific association of artichoke italian latent virus with the odontostyle of its vector *Longidorus attenuatus*. *Nematol. mediterr.* 4:23-30.
- Teliz, D., Grogan, R.G., and Lownsbery, B.F. 1966. Transmission of tomato ringspot, peach yellow bud mosaic and grape yellow vein viruses by *Xiphinema americanum*. *Phytopathology* 56:658-663.

- Thomas, W. and Proctor, C.H. 1972. Arabis mosaic virus in *Chyphomandra betaceae* Sendt. N.Z.J. agric. Res. 15:395-404.
- Trudgill, D.L., Brown, D.J.F., and McNamara, D.G. 1983. Methods and criteria for assesing the transmission of plant viruses by Longidorid nematodes. Revue Nématol. 6:133-141.
- Valdez, R.B. 1972. Transmission of raspberry ringspot virus by *Longidorus caespiticola*, *L. leptcephalus* and *Xiphinema diversicaudatum* and of arabis mosaic by *L. caespiticola* and *X. diversicaudatum*. Ann. appl. Biol. 62:147-157.
- Van Hoof, H.A. 1964. Serial transmission of rattle virus by a single male of *Trichodorus pachydermus* Seinhorst. Nematologica 10:141-144.
- Van Hoof, H.A. 1968. Transmission of tobacco rattle virus by *Trichodorus* species. Nematologica 14:20-24.
- Van Hoof, H.A. 1970. Some observations on retention of tobacco rattle virus in nematodes. Neth. J. Pl. Pathol. 76:329-330.
- Van Hoof, H.A., Maat, D.Z., and Seinhorst, J.W. 1966. Viruses of the tobacco rattle virus group in Northern Italy: their vectors and serological relationship. Neth. J. Pl. Pathol. 72:253-258.
- Wyss, U. 1982. Virus-transmitting nematodes: Feeding behavior and effect on root cells. Plant Disease 66:639-644.