

Artículo de revisión**La mosca blanca *Bemisia tabaci* (Gennadius) como plaga y vectora de virus en fríjol común (*Phaseolus vulgaris* L.)**

The whitefly *Bemisia tabaci* (Gennadius) as pest and vector of plant viruses of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.)

MARÍA ELENA CUÉLLAR¹, FRANCISCO J. MORALES²

Resumen. La mosca blanca *Bemisia tabaci* es una de las plagas más ampliamente distribuidas en regiones tropicales y subtropicales del mundo donde afecta más de 600 especies de plantas cultivadas y silvestres. Los daños que causa se deben a diversos efectos del insecto en las plantas atacadas, como el debilitamiento de la planta por la extracción de nutrientes; problemas fisiológicos causados por el biotipo B de *B. tabaci* (e.g. madurez irregular en tomate y plateado en cucurbitáceas); la excreción de sustancias azucaradas que favorecen el crecimiento de hongos sobre las plantas (i.e. fumagina); y la transmisión de begomovirus (Geminiviridae). En fríjol común, los begomovirus del mosaico dorado y el mosaico dorado amarillo son los patógenos más ampliamente distribuidos en Latinoamérica, donde causan pérdidas en rendimiento hasta del 100%. En Colombia, el arribo del biotipo B de *B. tabaci* y la ocurrencia de condiciones climáticas favorables para el desarrollo de altas poblaciones de este insecto, ha coincidido en los últimos años con la aparición de begomovirus en cultivos de tomate y frijol habichuela. La estrategia más eficiente de control de begomovirus es el uso de variedades resistentes. Desafortunadamente, no existen programas de mejoramiento adecuados para controlar los nuevos brotes de begomovirus en Colombia. Este hecho, sumado a la falta de asistencia técnica, hace que los agricultores afectados dependan casi totalmente de la aplicación de insecticidas para controlar la mosca blanca. En esta revisión se resume la información sobre los principales begomovirus del fríjol reportados en Latinoamérica, incluidos los encontrados recientemente en Colombia, y las medidas de control disponibles.

Palabras clave: Begomovirus, biotipo B.

Abstract. The whitefly *Bemisia tabaci* is one of the most widely distributed pests found in tropical and subtropical agricultural regions of the world, where it affects over 600 different cultivated and wild plant species. The damage it causes is due to diverse effects of the insect on the attacked plant, such as weakening the plant through extraction of nutrients; physiological disorders induced by biotype B of *B. tabaci* (e.g. irregular ripening of tomato and silver leaf of cucurbits); excretion of honeydew that promotes the growth of fungi on the plant (i.e. sooty molds); and the transmission of begomoviruses (Geminiviridae). In common bean, bean golden mosaic and bean golden yellow mosaic begomoviruses are the two most widely distributed pathogens in Latin America, where they cause yield losses of up to 100%. In Colombia, the arrival of biotype B of *B. tabaci* and the occurrence of climatic changes favorable for the development of high populations of the insect, have coincided in recent years with begomovirus outbreaks in crops such as tomato and snap bean. The most efficient control strategy for begomovirus is the use of resistant varieties. Unfortunately, adequate breeding programs for controlling new outbreaks of begomovirus in Colombia do not exist. This situation, plus the lack of proper technical assistance, has led farmers to rely almost exclusively on the application of insecticides to combat whiteflies. This review summarizes the information available on the main begomoviruses of common bean reported in Latin America, including those viruses recently detected in Colombia, and the control measures available.

Keywords: Begomovirus, B biotype.

Introducción

La mosca blanca *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Homoptera: Aleyrodidae) es una especie ampliamente distribuida en regiones tropicales y subtropicales del mundo, donde se alimenta de más de 600 especies de plantas cultivadas y silvestres

(Mound y Halsey 1978; Greathead 1986; Secker *et al.* 1998). Los daños directos causados por este insecto se deben a su alimentación a expensas de los nutrientes de la planta y a desórdenes fisiológicos causados por el biotipo B, mientras que los indirectos se deben al crecimiento de hongos sobre la excreción de melaza por

la mosca blanca y a la habilidad de transmitir virus (Byrne *et al.* 1990; Perring 2001).

B. tabaci transmite virus pertenecientes a por lo menos cuatro géneros; de éstos, los begomovirus (*Begomovirus*: Geminiviridae) se constituyen en el grupo más

1 Autor para correspondencia, Asistente de Investigación Proyecto Mosca Blanca. CIAT, Cali-Valle, Colombia. A.A. 6713 Cali. E-mail: mariaelenacuellar_2013@graffiti.net.

2 Virólogo, Jefe de la Unidad de Virología y Coordinador del Proyecto de Mosca Blanca Tropical, CIAT, Cali, Valle, Colombia. E-mail: f.morales@cgiar.org.

importante de patógenos que están causando pérdidas significativas en cultivos alimenticios e industriales en agroecosistemas tropicales y subtropicales a nivel mundial (Morales y Anderson 2001; Oliveira *et al.* 2001; Polston y Anderson 1999). En la actualidad, América Latina ha sido la región más afectada en términos de número total de begomovirus transmitidos por la mosca blanca, número de cultivos afectados, pérdidas en rendimiento y el área agrícola devastada por estos patógenos. Millones de hectáreas de tierra apta para la agricultura en 20 países sufren el ataque de más de treinta begomovirus (Morales y Anderson 2001).

El fríjol (*Phaseolus vulgaris* L.), es uno de los hospederos más afectados por los begomovirus en más de 14 países de América Latina, donde varias epidemias han tenido lugar en las últimas décadas. Los virus del mosaico dorado y el mosaico dorado amarillo son los más devastadores y los que han representado la mayor amenaza a la producción de fríjol en los trópicos americanos (Morales 2000; Morales 2001; Morales y Anderson 2001).

La mayor contribución en el control de los begomovirus que afectan fríjol en América Latina ha sido el desarrollo de variedades resistentes. Siendo las principales fuentes de resistencia los genotipos de fríjol negro de origen mesoamericano y los pertenecientes a las razas Durango y Nueva Granada (Morales 2000b; Morales 2001).

Desde la llegada a América del biotipo B de *B. tabaci* y su continua expansión, nuevos virus han aparecido en diferentes países de América Latina (Polston y Anderson 1999). Ese es el caso del Virus del arrugamiento foliar del fríjol, el cual se presentó en lotes de habichuela en varios municipios del Valle del Cauca con una incidencia superior al 80% (Morales *et al.* 2003). Según estos autores, la ocurrencia de esta epidemia está estrechamente asociada con la aparición del biotipo B de *B. tabaci* en esta región y a factores que favorecen su reproducción, como es el incremento de períodos de sequía acompañados por altas temperaturas.

Esta revisión resume la información existente sobre los virus de fríjol reportados hasta el momento en América Latina, incluidos los virus transmitidos por *B. tabaci* en diferentes cultivos en Colombia, y las medidas de manejo de estos virus, con énfasis en el uso de variedades resistentes.

Bemisia tabaci (Gennadius)

Origen y distribución

Bemisia tabaci, también conocida como la mosca blanca del algodón, del tabaco o de la batata, fue originalmente observada en tabaco en Grecia, y fue descrita como *Aleyrodes tabaci* (Gennadius 1889). En el Nuevo mundo fue colectada por primera vez en 1897 sobre *Ipomoea batatas* (L.) Lam. en los Estados Unidos, donde se describió como *Aleyrodes inconspicua* Quaintance (Quaintance 1900, citado por Oliveira *et al.* 2001). Debido a la variación morfológica que sufre este insecto de acuerdo con el hospedero donde ha sido encontrado, se le han dado 22 nombres, los cuales hoy se consideran sinónimos de la especie *Bemisia tabaci*. Una detallada revisión de la nomenclatura que rodea el complejo de especies de *Bemisia* es presentada por Perring (2001).

Algunos científicos sugieren que *B. tabaci* puede ser originaria de África tropical, desde donde se dispersó a Europa y Asia, y fue posteriormente introducida al Neotrópico, principalmente por transporte de material de plantas (Brown y Bird 1992; Campbell *et al.* 1996). Sin embargo, otros científicos sugieren que esta especie puede ser nativa de India o Pakistán, donde se ha encontrado la mayor diversidad de especies de sus enemigos naturales (Brown *et al.* 1995).

B. tabaci se extiende en un amplio rango de sistemas agrícolas, desde subtropicales hasta tropicales, pero también ocurre en áreas de climas templados. Es una especie distribuida globalmente y se encuentra en todos los continentes con excepción de la Antártica (Martin *et al.* 2000, Oliveira *et al.* 2001).

Rango de hospederos

B. tabaci ha sido registrada alimentándose de más de 600 especies de plantas hospederas (Mound y Halsey 1978; Greathead 1986; Secker *et al.* 1998). Estas especies se ubican en 74 familias, incluyendo hortalizas, plantas ornamentales, cultivos industriales y numerosas especies silvestres. Entre los hospederos atacados por este insecto se encuentran comúnmente plantas que pertenecen a las familias Cruciferae, Cucurbitaceae, Solanaceae, Leguminosae, entre otras (Brown 1993).

Aunque *B. tabaci* ha sido considerada como una especie polífaga, se han descubierto poblaciones monófagas (Brown *et al.* 1995; Perring 2001; Thompson

2003). Al respecto, se sugiere que existe un amplio rango de diferencias genéticas entre las poblaciones de *B. tabaci* que le permiten adaptarse a nuevos hospederos y climas en distintas regiones geográficas (Basu 1995, citado por Oliveira 2001), y que también podrían asociarse con las variaciones morfológicas que sufre la especie en las diferentes especies de plantas (Mohanty y Basu 1986).

Biotipos

El término biotipo es usado para designar poblaciones que carecen de diferencias morfológicas, pero que poseen otras características que sirven para separarlas de otras (Claridge *et al.* 1997, citado por Perring 2001). Al respecto, se han usado diversas técnicas principalmente electroforesis de esterases no específicas, técnicas moleculares como RAPD-PCR y análisis de genes específicos (18S rARN, 16S rADN), para estudiar 41 poblaciones de *B. tabaci*; de estas poblaciones, 24 han recibido la designación de biotipos (Perring 2001). Sin embargo, en estos estudios se han usado diversas herramientas para los análisis moleculares e interpretación de los resultados, lo cual causa dificultad para poder compararlos y dar conclusiones (Oliveira *et al.* 2001).

En 1986 se encontró una nueva forma de *B. tabaci* en plantas de poinsetia (*Euphorbia pulcherrima* Willd.) mantenidas en invernaderos del estado de La Florida. Esta nueva forma, llamada biotipo "poinsetia" o biotipo B, se introdujo al suroeste de los Estados Unidos, rápidamente reemplazando la forma original, el biotipo A. Para 1991, el biotipo B había causado millones de dólares de pérdidas en los cultivos de California y Arizona (Anderson 2000).

Se ha demostrado que el biotipo B posee un rango más amplio de plantas hospederas (Brown *et al.* 1995), una fecundidad mayor que la del biotipo A (Bethke *et al.* 1991), ingiere una mayor cantidad de savia del floema de las plantas durante la alimentación y consecuentemente excreta un mayor volumen de melaza que el biotipo A (Byrne y Miller, 1990); además, a diferencia del A, el biotipo B induce desórdenes fisiológicos (McAuslane *et al.* 2004).

Con base en datos experimentales biológicos, morfológicos y genéticos, utilizando poblaciones de *Bemisia* de California, Perring *et al.* (1993) y Bellows *et al.* (1994), concluyeron que los biotipos A y B eran especies distintas denominando el biotipo B como *Bemisia argentifolii*

(Bellows y Perring). Sin embargo, esta conclusión no ha sido sustanciada al mirar más ampliamente las poblaciones de *B. tabaci* del Viejo y Nuevo Mundo (Brown *et al.* 1995). Adicionalmente, estudios filogenéticos y reproductivos realizados por Campbell *et al.* (1993) entre los dos biotipos, no soportan la existencia de dos especies. Por consiguiente, se considera que solo existe una especie, *Bemisia tabaci* (Gennadius) como un complejo de biotipos (Anderson 2000).

Daños directos e indirectos

En las últimas tres décadas, *B. tabaci* ha causado millones de dólares en pérdidas de cultivos en agroecosistemas a lo ancho del mundo (Brown *et al.* 1995; Morales y Anderson 2001; Oliveira *et al.* 2001). No obstante, la estimación real del impacto económico de sus poblaciones en la agricultura mundial ha sido difícil de obtener debido a la gran cantidad de áreas afectadas, el número de cultivos y plantas ornamentales involucrados, y los diferentes sistemas monetarios. El daño a los cultivos se debe a su alimentación directa en el floema, a los desórdenes fisiológicos causados por el biotipo B, y de modo indirecto, a la excreción de melaza que favorece el crecimiento de hongos (e.g. *Capnodium* spp.), y a la transmisión de virus. Estos son factores que afectan el rendimiento de los cultivos en términos cuantitativos y cualitativos. La magnitud de la infestación, la especie y variedad de planta, la época del año, el sitio geográfico y el biotipo de *B. tabaci* determinan los daños causados sobre un cultivo (Oliveira *et al.* 2001; Byrne *et al.* 1990). Igualmente, la magnitud del daño causado por virus, depende de este mismo tipo de factores (Brown y Bird 1992; Cohen 1990; Galvez y Morales 1994a; Morales y Niessen 1988).

La alimentación de unas pocas ninfas por planta induce fitotoxicidad o desórdenes fisiológicos (Costa *et al.* 1993) en una variedad de especies de plantas, y los síntomas varían de acuerdo con la especie del hospedero y los diferentes cultivares (Brown *et al.* 1995). El desorden más comúnmente reportado es el plateado de las cucurbitáceas (Costa *et al.* 1993; McAuslane *et al.* 2004). Otros desórdenes incluyen la madurez irregular en el tomate, también conocido como arco iris (Schuster *et al.* 1990; Morales *et al.* 2003), el rayado blanco longitudinal en los tallos de col y la deformación en las hojas y clorosis en el tallo de lechugas (Brown *et al.* 1995; Quintero *et al.* 1998), y más recientemente la decoloración o

albinismo de los tejidos jóvenes y de las vainas del frijol (Hassan y Sayed 1999; Rodríguez *et al.* 2005). En condiciones de campo, estos síntomas han sido definitivos para la identificación y confirmación de la presencia del biotipo B (Quintero *et al.* 1998; Morales *et al.* 2003).

Virus transmitidos por *B. tabaci*

Uno de los daños indirectos y quizá el mayor problema generado por este insecto es la transmisión de virus. *B. tabaci* transmite virus pertenecientes a siete grupos que incluyen *Begomovirus*, *Carlavirus*, *Ipomovirus* y *Crinivirus* (Jones 2003). Los virus más importantes por el daño causado son los *Begomovirus* y los *Crinivirus* (Closteroviridae: *Crinivirus*).

A pesar de que la mayoría de los virus que infectan plantas (80 a 90%) tienen ARN de cadena sencilla como componente genético, los *Begomovirus* poseen ADN de cadena sencilla, con una o dos moléculas de ADN circular y de reducidas dimensiones (aproximadamente de 2.6 a 2.8 kb). El tamaño total del genoma varía de 2.7 a 5.4 kb, lo cual coloca a los *Begomovirus* como uno de los virus más pequeños en poseer genomas de replicación independiente, y como uno de los únicos virus de ADN en poseer el genoma dividido. El nombre de los *Begomovirus* proviene de la morfología característica de su cápside, la cual asemeja dos poliedros regulares idénticos (gemelos o geminados) fusionados por una de sus caras (Fig. 1a). El tamaño de los viriones es de 18 x 30 nanómetros (Harrison 1985).

De acuerdo con su estructura genómica, el vector que los transmite y los hospederos que infectan, la familia Geminiviridae está dividida en cuatro géneros: El primer género, *Mastrevirus*, deriva su nombre de su virus tipo *Maize streak virus*. Estos virus solo tienen un componente genómico, infectan exclusivamente monocotiledóneas y son transmitidos por cicadélidos (Mullineaux *et al.* 1984). El segundo género, *Curtovirus*, nombre derivado del virus tipo *Beet curly top virus* poseen un solo componente genómico, infectan dicotiledóneas y son también transmitidos por cicadélidos (Stanley *et al.* 1986). El tercer género, *Begomovirus*, nombre derivado del virus tipo *Bean golden mosaic Gvirus* (Howart *et al.* 1985), posee uno o dos componentes genómicos, solo infectan dicotiledóneas y son transmitidos por *B. tabaci*. El virus del enrollamiento de la hoja del tomate y varios aislamientos del virus del enro-

llamiento amarillo de la hoja del tomate, son *Begomovirus* atípicos porque poseen genomas monopartitas. Un cuarto género, *Topocuvirus* incluye únicamente el *Tomato pseudo-curly top virus*, transmitido por el membrácido *Micrutalis malleifera* (Rojas 2000).

La transmisión de *Begomovirus* por *B. tabaci* es del tipo persistente circulativo, descrita para otros homópteros (Duffus 1987). Los adultos necesitan un periodo de 20 minutos o más para adquirir el virus de plantas infectadas. Este periodo de adquisición relativamente prolongado (comparado con los 15-60 segundos requeridos para virus semi-persistentes), se debe a la localización de estos virus en el floema de las plantas afectadas. Una vez adquirido, el virus requiere un periodo de incubación en el vector, que varía de algunas horas a un día. Esta observación es la que sugiere que el virus circula en el insecto vector. El proceso de transmisión (inoculación), generalmente requiere un tiempo similar al de adquisición del virus. Esto se debe a que algunos virus transmitidos por mosca blanca, aparentemente pueden iniciar el proceso de infección en tejido no vascular. La persistencia del virus en la mosca blanca varía de algunos días hasta semanas, llegando a ser retenido de por vida en algunos adultos. Sin embargo, hay comúnmente pérdida de infectividad con el tiempo, lo cual sugiere que estos virus no se multiplican dentro de la mosca blanca. Estos virus, sin embargo, parecen ser retenidos por los diferentes estadios del insecto hasta el adulto, a pesar de que solo el primer ínstar y el adulto son móviles (Morales 1994a).

Begomovirus transmitidos por *B. tabaci*

Los *Begomovirus* transmitidos por moscas blancas (*Begomovirus*) comúnmente causan pérdidas totales en el rendimiento de cultivos alimenticios e industriales en agroecosistemas tropicales y subtropicales alrededor del mundo. La distribución global de los *Begomovirus* está estrechamente relacionada con la diseminación pantropical de la mosca blanca vectora *B. tabaci* (Morales y Anderson 2001).

Se sabe que más de 100 especies de *Begomovirus* son transmitidos por *B. tabaci* a más de 20 especies de plantas cultivadas. Algunos de los principales cultivos afectados por los *Begomovirus* son: *Phaseolus vulgaris* L., *Phaseolus lunatus* L., *Lycopersicon esculentum* Mill., *Capsicum annuum* L., *Capsicum frutescens* L., *Cucumis melo* L., *Citrullus*

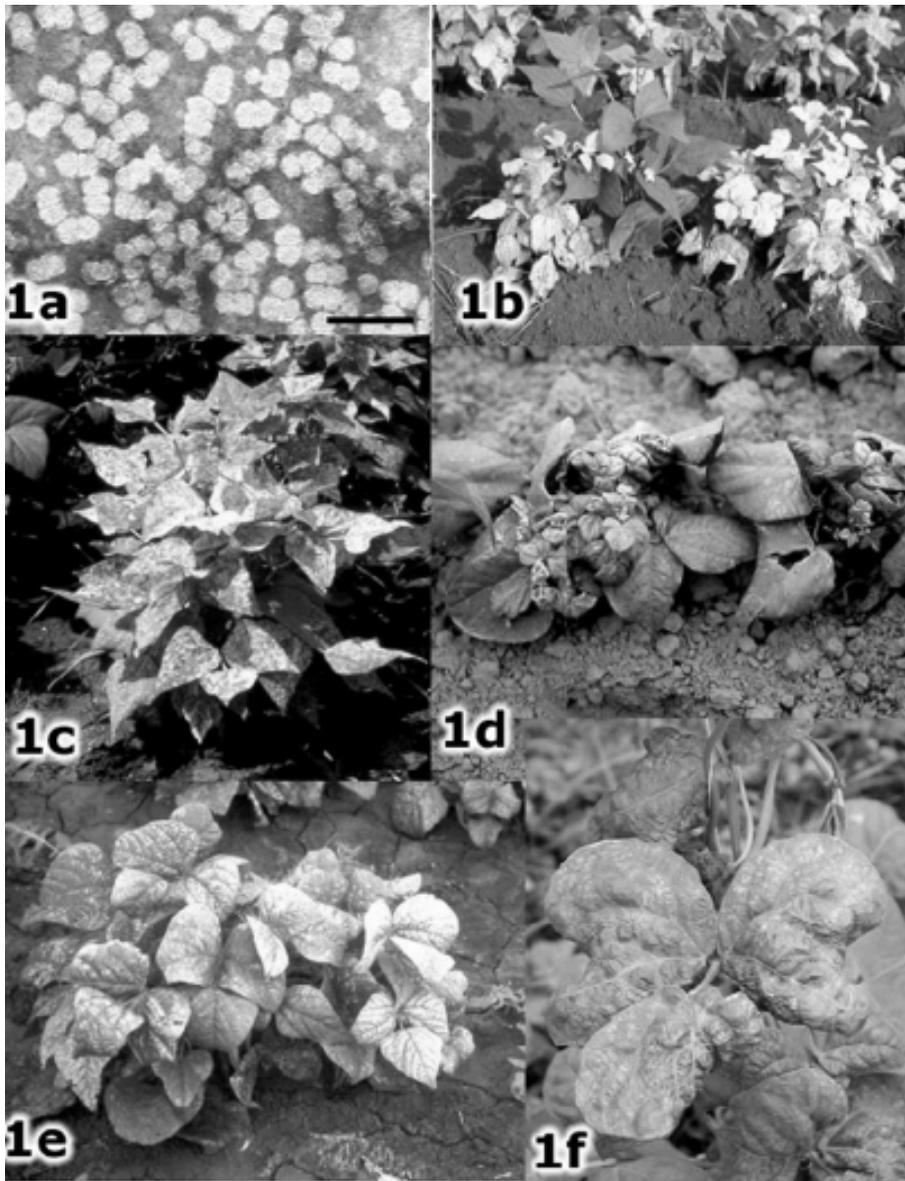


Figura 1. 1a. Partículas geminadas de los begomovirus (Escala = 100 nm), (Foto Unidad de Virología – CIAT). 1b-f Síntomas causados por begomovirus en fríjol: 1b Mosaico dorado, 1c Mosaico dorado amarillo, 1d Mosaico enano, 1e Mosaico cálico, y 1f Arrugamiento foliar (Fotos Francisco J. Morales).

lanatus (Thunb.), *Cucurbita pepo* L., *Manihot esculenta* Crantz, *Gossypium hirsutum* L. y *Nicotiana tabacum* L. (Brown 1994; Oliveira *et al.* 2001). Sin embargo, los begomovirus que infectan tomate, yuca y fríjol se han mencionado entre los más diseminados e importantes (Oliveira *et al.* 2001).

En tomate se han presentado grandes pérdidas económicas como consecuencia del daño causado por *Tomato yellow leaf curl virus* en la región del Mediterráneo, norte y centro de África, sur de Asia (Czosnek y Laterrot 1997). Una variante de este virus fue introducido accidentalmente en las Américas (Polston *et al.* 1994; Polston y Anderson, 1999). En el cultivo de la yuca

en África, el problema más serio es la enfermedad del mosaico africano de la yuca (*African cassava mosaic disease*), causada por un complejo de begomovirus. Estos virus son transmitidos por *B. tabaci*, pero el principal método de diseminación es a través de la propagación vegetativa de estacas infectadas (Morales 2001). En fríjol común, el Virus del mosaico dorado del fríjol y el Virus del mosaico dorado amarillo del fríjol son considerados los patógenos más limitantes en las Américas (Morales 2001; Oliveira *et al.* 2001).

Reportes de begomovirus en Colombia

En Colombia, la información sobre begomovirus transmitidos por moscas

blancas es sintetizada por Morales *et al.* (2000). Según los autores, este país había estado relativamente libre de problemas causados por begomovirus, pero en los últimos años se han observado ataques severos de estos patógenos en diversos cultivos de importancia socio-económica. Los primeros reportes sobre la presencia de begomovirus transmitidos por mosca blanca en Colombia fueron presentados por Galvez *et al.* (1975), cuando encontraron en Espinal, Tolima plantas de fríjol común afectadas por mosaico dorado y mosaico enano. Para el año 2000 se reportan nuevos begomovirus para Colombia (Morales *et al.* 2000; Morales *et al.* 2003; Morales y Anderson 2001). En el Valle del Cauca, el Virus del moteado amarillo de la soya; en el Valle central del Magdalena, el Virus del arrugamiento foliar del tabaco y el Virus de la clorosis del melón en la Costa Atlántica. Secuencias parciales de estos begomovirus indican que pertenecen a los grupos del Virus del mosaico del abutilón y al Virus del encrespamiento de la hoja de la calabaza, respectivamente. Para *Passiflora quadrangularis* L. se reportó el Virus de la deformación de la badea en el departamento de Córdoba. Más recientemente, y a tan solo tres años del último reporte de begomovirus para Colombia, Morales *et al.* (2003) reportan dos nuevas especies de virus en el Valle del Cauca, el Virus del arrugamiento foliar del fríjol y el Virus del mosaico suave del tomate. Los mismos autores mencionan que también se presentó en el municipio de Fusagasugá, Cundinamarca, el Virus del mosaico amarillo del tomate, originalmente descrito en Venezuela.

Virus transmitidos por *B. tabaci* en fríjol en América Latina

El área cultivada de fríjol común está por encima de nueve millones de hectáreas, siendo Brasil el país que produce más del 50% de la cosecha total en América, seguido por México con cerca de dos millones de hectáreas. En los países de América Central se cultivan aproximadamente 500 mil hectáreas, lo cual representa una de las más altas densidades de siembra de fríjol en América Latina (Morales 2000a).

Según Morales y Anderson (2001), el fríjol común (*Phaseolus vulgaris* L.) no es un hospedero preferido por *B. tabaci*, pero en ausencia de otras especies más adecuadas, este insecto puede alimentarse y reproducirse sobre esta leguminosa causando un daño severo como plaga y

como vector de virus. Es así como desde mediados del siglo XX diferentes geminivirus transmitidos por *B. tabaci* se han reportado afectando fríjol en América Latina (Morales 2000a).

Virus del mosaico dorado del fríjol

En 1961, en el Estado de São Paulo, Costa (1965) observó una enfermedad en un cultivo de fríjol caracterizada por un amarillamiento foliar intenso, a la cual llamó “mosaico dorado” (Fig. 1b). Esta enfermedad fue descrita como una enfermedad menor, por presentarse en baja incidencia. A principios de los años 1970, la expansión de los cultivos de soya en Brasil, un hospedero reproductor de *B. tabaci*, trajo como consecuencia una explosión de las poblaciones de *B. tabaci*, y con esto el inicio de la diseminación de enfermedades por todas las principales regiones productoras de fríjol en Brasil (Costa 1975; Morales y Anderson 2001), causando pérdidas en la producción entre 40 y 100% (Costa 1987). Posteriormente, la enfermedad llegó a las regiones productoras de fríjol del noroccidente de Argentina hacia 1983 y al suroriente de Bolivia en los comienzos de la década de 1990 (Morales 2000a). De este modo, la enfermedad causada por el virus del mosaico dorado se constituyó en un factor limitante en la producción de fríjol de estos países, principalmente durante los meses de verano cuando las poblaciones de la mosca alcanzaban su máxima densidad (Morales 2000a).

Morales y Anderson (2001) destacan la importancia del incremento de cultivos de soya como una de las causas fundamentales en la explosión del virus del mosaico dorado no solo en Brasil sino también en Argentina y Bolivia. Según estos autores, debido a los altos costos del precio internacional de la soya, Brasil inicia la exportación de esta leguminosa a principio de los años 1970. Por lo cual, se incrementa el área sembrada de 1.3 millones a 8.1 millones de hectáreas en 1983 y para la década de 1990 el área sembrada había ascendido a 13 millones de hectáreas (FAO 1994). A consecuencia de esta expansión en la producción de soya, las poblaciones de *B. tabaci* aumentaron y se diseminaron, invadiendo cultivos de fríjol y diseminando el virus en los estados de Parana, São Paulo, Minas Gerais, Goiás y Bahía (Costa *et al.* 1973; Morales 1994b; Morales y Anderson 2001). Similar a lo ocurrido en Brasil, en 1973 Argentina y Bolivia incrementaron el área cultivada de soya, siendo este el factor decisivo en la ex-

pansión del virus del mosaico dorado en estos países (Morales 1994b; Morales y Anderson 2001).

El aislamiento procedente de Brasil del Virus del mosaico dorado del fríjol (en inglés *Bean golden mosaic Virus*, BGMV), fue caracterizado por Gilbertson *et al.* (1993). La identificación de los aislamientos de Argentina y Bolivia fue confirmada por métodos serológicos y moleculares. Este Virus solo puede ser transmitido por *B. tabaci* y no por inoculación mecánica ni por semilla, con excepción de los métodos biológicos de transmisión mecánica, donde el ADN se coloca sobre micropartículas metálicas, y se dispara mediante diversos tipos de instrumentos acelerados sobre tejidos meristemáticos (Morales 2000a).

Virus del mosaico dorado amarillo del fríjol

Al principio se pensó que el Virus del mosaico dorado del fríjol encontrado en países de América del Sur era el mismo que se encuentra en México, Centro América y la región del Caribe causando síntomas similares en las plantas de fríjol (Morales 2000a, 2001). El nombre del mosaico dorado amarillo fue dado al observarse un amarillamiento intenso en plantas de fríjol lima (*Phaseolus lunatus*) y de fríjol común (*P. vulgaris*) en Puerto Rico (Bird *et al.* 1972, citado por Morales 2000a). Actualmente, se sabe que es un virus distinto del mosaico dorado suramericano y fue caracterizado molecularmente por Howarth *et al.* (1985) de un aislamiento de Puerto Rico. A diferencia del BGMV, el BGYMV (sigla del nombre del virus en inglés *Bean golden yellow mosaic virus*) puede transmitirse por inoculación mecánica (Morales 2000a).

Al igual que el BGMV, los síntomas se manifiestan por una marcada deformación de las hojas, muchas de las cuales pueden ocasionalmente volverse completamente amarillas o casi descoloridas (Fig. 1c). Algunos cultivares presentan síntomas de mosaico menos intensos, y en una etapa posterior de desarrollo pueden presentar algo de recuperación. Las vainas de las plantas infectadas son muy deformes. Las semillas se pueden decolorar, deformar y disminuir de tamaño y de peso. Algunas plantas infectadas en una etapa temprana se pueden atrofiar severamente y a menudo no producen vainas (Galvez y Morales 1994).

Morales (2000a), realizó una revisión sobre los reportes de la diseminación de la enfermedad causada por el virus en

toda el área de su distribución y menciona que desde 1969 fue observada en República Dominicana para luego aparecer en Haití en 1972. En Cuba se observó en los inicios de los años 70s, y para 1983, ya estaba diseminada en las principales regiones productoras de este país. En Jamaica, se manifestó también al inicio de los años 1970. En Centro América, el mosaico dorado amarillo del fríjol está ampliamente distribuido en el suroriente de Guatemala y valles medios y bajos de El Salvador. En Honduras, la enfermedad aparece en los años 1980 y en Nicaragua en los inicios de los 1970. Sin embargo, es a partir de 1990 que esta enfermedad viene a ser considerada limitante para el cultivo del fríjol en Honduras. En Costa Rica, aparece en los años 1960 pero solo hasta 1987 se constituye en un problema limitante. En Panamá se presenta más recientemente, pero con baja incidencia. En México, la enfermedad se presenta desde 1977 afectando los estados de Veracruz, Tamaulipas, Chiapas, Yucatán y la región de Huastecas.

En Colombia, la enfermedad del mosaico dorado amarillo fue registrada por primera vez por Galvez *et al.* (1975), en Espinal, Tolima. Adicionalmente, se ha observado esporádicamente en siembras experimentales realizadas en el Valle del Cauca, desde la segunda mitad de la década de los años 1970 (Morales *et al.* 2000).

Según Morales y Anderson (2001), el BGYMV sigue siendo un problema limitante en la producción de fríjol en países como Guatemala y El Salvador, particularmente durante los meses secos del año (noviembre a marzo). Aunque en Costa Rica y Panamá causa problemas de manera esporádica, puede constituirse en un problema serio durante los años en los que se prolonga la sequía.

Virus del mosaico enano del fríjol

La enfermedad causada por el Virus del mosaico enano del fríjol fue observada por primera vez por Costa (1965) en Brasil, a la que llamó primero “moteado enano” y posteriormente “mosaico enano”. Sin embargo, esta enfermedad nunca alcanzó importancia económica notable en Brasil (Morales 2000a). A esta enfermedad también se le conoció como “moteado clorótico” (Galvez *et al.* 1975). El virus causal de la enfermedad en Colombia se caracterizó en 1988 (Morales *et al.* 1990), y se le cambió definitivamente el nombre a “mosaico enano”, para diferenciarlo de un com-

plejo de virus no transmitidos por mosca blanca al cual se dio el nombre de "moteado clorótico" (Jayasinghe 1982). En 1992, el aislamiento colombiano del virus del mosaico enano fue caracterizado a nivel molecular y se comprobó que pertenece al grupo filogenético del Virus del mosaico del abutilón (Padidam *et al.* 1995).

La sintomatología del virus del mosaico enano (*Bean dwarf mosaic virus* BDMV), depende del genotipo de frijol atacado (Fig. 1d). En variedades muy susceptibles, como era el caso de Alubia en Argentina, el síntoma dominante es el enanismo y la deformación foliar. En variedades de grano negro de origen mesoamericano, el síntoma más aparente es un moteado localizado en algunas partes del follaje (Morales 2000a). Al igual que BGYMV, el BDMV también se transmite mecánicamente (Morales *et al.* 1990).

El mosaico enano es relativamente común en los trópicos donde las malváceas en especial las del género *Sida* son frecuentemente afectadas por geminivirus que ocasionalmente pasan al frijol (Morales 2000a). Sin embargo, y a pesar de su baja incidencia en Latinoamérica, esta enfermedad tiene un potencial epidemiológico considerable, teniendo en cuenta lo observado entre 1978 y 1981, cuando brotes sucesivos del mosaico enano causaron la pérdida total de más de 40.000 hectáreas de frijol en el noroeste de Argentina (Morales *et al.* 1990). En Nicaragua, donde el virus ha sido detectado, la enfermedad no es un problema debido al uso de variedades de frijol resistentes. En Argentina, el virus del mosaico enano está prácticamente desplazado, pues los materiales con tolerancia al mosaico dorado resultaron tener mayor nivel de resistencia al mosaico enano (Morales 2000a).

Virus del mosaico cálico del frijol

En 1990 se observó una enfermedad en el Estado de Sonora (México), a la cual se llamó "mosaico cálico" debido a un amarillamiento intenso casi blanquecino que mostraban las plantas enfermas (Brown *et al.* 1990). El nombre proviene de una tela blanca de algodón producida en la India. Inicialmente la enfermedad fue asociada con el mosaico amarillo y con el mosaico dorado. Sin embargo, se puede distinguir del mosaico dorado amarillo por la tendencia a producir una clorosis extrema que frecuentemente termina en un blanqueamiento de las hojas afectadas (Fig. 1e) (Morales 2000a).

En 1992, el agente causal del mosaico cálico fue caracterizado como un begomovirus relacionado al virus del enrollamiento foliar de la calabaza (*Squash leaf curl virus*), (Loniello *et al.* 1992). Según Morales (2000a), el virus del mosaico cálico (en inglés *Bean calico mosaic virus* BCaMV) es proveniente de cucurbitáceas, el cual se ha adaptado a frijol debido a la proximidad de los sistemas de producción de hortalizas en el suroeste de los Estados Unidos y en el noroeste de México. Por el momento, este virus está restringido al noroeste de México.

Virus del arrugamiento foliar del frijol

Este virus fue reportado por Morales *et al.* (2003) en lotes de habichuela del departamento del Valle del Cauca en los municipios de Bugalagrande, Pradera, Rozo y Roldanillo. Las habichuelas presentaban un arrugamiento foliar severo y amarillamiento moderado (Fig. 1f). Los mismos autores mencionan que la secuenciación de un clon de 627 bases obtenido del fragmento amplificado para una muestra procedente de Rozo mostró una identidad a nivel de nucleótidos del 85% con la cápside del Virus del mosaico dorado amarillo del frijol (BGYMV), lo que indica que están estrechamente relacionados.

El Virus del arrugamiento foliar del frijol se presentó con una incidencia superior al 80% lo cual no tiene precedentes en la historia del país (Morales *et al.* 2003). Según estos autores, la ocurrencia de esta epidemia en el Valle del Cauca está estrechamente asociada con la aparición del biotipo B de *B. tabaci* en esta región y con factores que favorecen su reproducción como es la tendencia al incremento de períodos de sequía acompañados por temperaturas diurnas altas.

La emergencia de este begomovirus es de gran importancia económica, dado el gran potencial patogénico de este grupo de virus. A pesar de que existen fuentes de resistencia a begomovirus de frijol común, estas no han sido suficientemente usadas para mejorar variedades de habichuela como la que los productores del Valle del Cauca están cultivando actualmente. Se requiere entonces iniciar un programa de mejoramiento genético rápidamente (Morales *et al.* 2003).

Ecología y epidemiología

El biotipo B de *B. tabaci* se está propagando a toda América (Brown *et al.* 1995; Polston y Anderson 1999). Los datos que indican que este biotipo tiene un ámbito

de hospedantes más amplio es más proflero y posiblemente tiene una capacidad de dispersión y de adaptación mayor que otras poblaciones de esta especie son de importancia epidemiológica (Bethke *et al.* 1991; Brown *et al.* 1995). Un ejemplo de esto, es el desplazamiento del biotipo A por el biotipo B en el Valle del Cauca (Colombia), el cual, se encuentra ahora en nichos que previamente eran ocupados por el biotipo A y por *Trialeurodes vaporariorum* (CIAT 2004; Rodríguez *et al.* 2003). De otra parte, el biotipo B se ha encontrado por primera vez en el Valle del Cauca causando epidemias de begomovirus en cultivos como tomate y frijol, con efectos importantes (Morales *et al.* 2003).

A pesar de que las malezas son hospedantes de la mosca blanca dentro del agroecosistema, los cultivos hospedantes son la fuente más importante de mosca blanca; ya que la biomasa del cultivo constituye una fuente de alimentación y propagación. No obstante, falta aún información sobre los hospederos reproductivos de *B. tabaci*. Esta información es valiosa, puesto que tiene implicaciones significativas para la epidemiología y manejo de los virus transmitidos por esta especie (Anderson 2000; Polston y Anderson 1999).

Control de begomovirus en frijol

Factores como su amplia patogenicidad y alta virulencia son responsables por las grandes pérdidas en rendimiento asociadas al ataque de begomovirus en especies cultivadas, han conducido al uso indiscriminado de insecticidas para controlar *B. tabaci* (Morales 2001). Infortunadamente, los agroquímicos no necesariamente evitan la transmisión de estos virus por la mosca blanca. A cambio, lo que se ha logrado con esta práctica, es la eliminación de los enemigos naturales de *B. tabaci*; un rápido desarrollo de la resistencia a los insecticidas en esta mosca blanca y un desarrollo de epidemias a gran escala por los geminivirus que ella transmite (Morales 2001; Morales y Anderson 2001)

Debido a que no hay evidencias claras de existencia de genes que condicionen una resistencia efectiva a *B. tabaci* (Anderson 2000), el manejo que se ha dado al problema de los geminivirus en frijol es principalmente el desarrollo de variedades resistentes a la enfermedad, el cual ha probado ser el método más complementario y sostenible dentro del manejo integrado de la mosca blanca (Morales 2001).

Control genético

Según Morales (2000b) desde el inicio de las primeras epidemias con los virus del mosaico dorado y mosaico dorado amarillo se observó que no había variedades inmunes. Por lo tanto, cuando se habla de “resistencia” a los geminivirus que afectan el frijol en América Latina, se hace en el sentido amplio de la palabra e incluye un rango de niveles de resistencia. Hasta el momento solo se ha observado inmunidad en el caso del *Virus del mosaico enano del frijol* (BDMV). La identificación de fuentes de resistencia al BGYMV facilitó la búsqueda de materiales resistentes al BDMV.

El caso del *Virus del mosaico calico del frijol* fue similar, partió de la búsqueda de resistencia al mosaico dorado amarillo en Mesoamérica. Materiales de la raza Nueva Granada resultaron tener un alto nivel de tolerancia, con una tendencia a resistir el aborto de flores y a producir vainas, a pesar de exhibir los síntomas característicos del mosaico cálico. Nuevas variedades se han desarrollado a partir de fuentes de resistencia de la raza Nueva Granada (Morales 2000b).

La búsqueda de fuentes de resistencia para solucionar el problema del mosaico dorado amarillo del frijol en América Central, se inicia en 1974 con un proyecto coordinado por el Programa Nacional Guatemalteco (ICTA) y el CIAT. Se evaluaron ca. 7000 accesiones del Banco de Germoplasma del CIAT en condiciones de campo de los cuales se destacaron los materiales de grano negro de origen mesoamericano especialmente ‘Turrialba 1’, ‘Porrillo 70’, ‘Porrillo 1’, ‘Porrillo Sintético’, ‘ICA Tui’ e ‘ICA-Pijao’. A partir de diversos cruzamientos entre estos surgen las primeras líneas de resistencia DOR (Morales 2000b).

Posteriormente se debió superar el problema de mosaico dorado en variedades de grano rojo, las cuales tienen una alta demanda en países como Costa Rica, Nicaragua, Honduras y El Salvador. Para lograr esto, una de las fuentes de resistencia más importante la constituyó la variedad “Garrapato” de la raza Durango proveniente de México, la cual presenta resistencia al amarillamiento característico del mosaico dorado (Morales y Niessen 1988). Al respecto, el gen *bgm-1* fue identificado como el responsable de este tipo de resistencia (Blair y Beaver 1993). Otro gen de resistencia a BGYMV fue el *bgm-2*, el cual es responsable de la resistencia en la línea DOR 303, cuyo origen está en frijoles de grano negro

como el ‘Porrillo Sintético’, y en genotipos de la raza Nueva Granada (Morales 2000b; Morales 2001).

Resultados obtenidos por Morales y Niessen (1988) en condiciones de invernadero demostraron la existencia de diferentes mecanismos de resistencia al BGYMV y al BGMV y a otros begomovirus del frijol en diferentes materiales de América Latina. Estos son: 1) “Escape a la infección” con BGMV en materiales de grano negro mesoamericanos. Las plantas infectadas tempranamente sufren pérdidas en rendimiento considerables, las cuales son compensadas por el rendimiento normal de las plantas que escapan a la infección. 2) “Resistencia al amarillamiento” o pérdida de la capacidad fotosintética, causada por BGYMV. Se encuentra en Garrapato y otros tipos Pintos de la raza Durango de México. 3) “Tolerancia” o la capacidad de producir aceptablemente a pesar de estar infectados sistémicamente con BGYMV y manifestar síntomas típicos. Este es el caso de materiales del tipo ‘red kidney’, como ‘Royal Red’ y ‘Red Kloud’ de la raza Nueva Granada. 4) “Resistencia al aborto de flores”, por los materiales del tipo red kidney. 5) “Resistencia a la deformación de vainas”, presente también en la raza Nueva Granada en los materiales tipo red kidney y habichuela de tipo andino, como el ‘Redlands Greenleaf C’. Las vainas no se deforman a pesar de manifestar síntomas claros de mosaico dorado en el follaje. Se ha identificado un gen, *Bgp*, asociado a esta característica (Morales 2000b).

Morales y Singh (1991) encontraron que existe una variabilidad genética de tipo aditivo en los materiales que representan los diferentes mecanismos de resistencia al BGYMV. Además, estos mecanismos se pueden combinar entre diferentes razas de frijol común. Adicionalmente, Morales (2000b) demostró que el principal mecanismo de resistencia que poseen las fuentes de resistencia y los materiales mejorados a partir de estos padres, es el de evitar o restringir la multiplicación de los geminivirus en los genotipos resistentes. Resistencia que también se ha asociado a caracteres cuantitativos (QTLs).

Son grandes los esfuerzos de mejoramiento realizados para obtener materiales (como las líneas DOR) con resistencia a los begomovirus que atacan frijol y con alta productividad. Otros mecanismos de resistencia han sido identificados en diferentes genotipos de frijol y su

recombinación ha rendido resultados promisorios en el caso de granos de tipo no negro. Sin embargo, de acuerdo con lo mencionado por Anderson (2000), estos genotipos no perduran si la presión del inóculo, *i.e.* muchas moscas blancas virulíferas, es alta. Así, se perpetúa la necesidad de reducir poblaciones de mosca blanca en el campo utilizando insecticidas. Es claro que, para proteger el germoplasma mejorado y prolongar su vida productiva, es necesario definir e implementar estrategias complementarias para manejar las poblaciones de vectores. En el corto plazo, esto podría resultar en menos daño para los productores y en el mediano a largo plazo en menos presión sobre el germoplasma mejorado.

Otras medidas de control

Otras alternativas o medidas complementarias para el control de los geminivirus tienen que ver con el manejo de la mosca blanca vectora. Hasta el momento, la seriedad del problema que representa *B. tabaci* ha dado lugar a una cantidad de investigación que provee métodos de manejo aceptables (Oliveira *et al.* 2001). En países de América Central y del Caribe se han utilizado con éxito medidas específicas de control (Anderson 2000). Sin embargo, según Ellsworth y Martínez-Carrillo (2001) la estrategia más efectiva ha sido la combinación coordinada de las medidas existentes en los programas agrícolas. Entre las revisiones más recientes sobre las diferentes estrategias de manejo de *B. tabaci* y de los geminivirus, se encuentran: Ellsworth y Martínez-Carrillo (2001), Faria y Wraight (2001), Gerling *et al.* (2001), Hilje *et al.* (2001), Morales (2000b, 2001), Naranjo (2001), Palumbo *et al.* (2001).

Según Oliveira *et al.* (2001), el común denominador de la mayoría de los programas de control de *B. tabaci* es el uso de insecticidas solos o en mezclas. Afortunadamente, el problema de la resistencia ha sido en parte evitado con la implementación de umbrales de acción y de programas de manejo de la resistencia. Adicionalmente, se han realizado grandes esfuerzos para incorporar el control cultural, el biológico y métodos no químicos dentro de los sistemas de manejo en los cuales, la base del control son los insecticidas. Los avances logrados en el control biológico indican que el aumento y conservación de los enemigos naturales pueden ser factores fundamentales en el manejo de este insecto. Sin embargo, la acción de los agentes de control biológico solo será realizada

cuando se aprenda a usar racionalmente los productos químicos (Morales y Anderson 2001). Finalmente, se ha adoptado el uso de mallas, coberturas y otras formas de exclusión, al igual que materiales reflectivos para repeler *B. tabaci* y han sido parcialmente efectivos en algunos sistemas agrícolas (Oliveira *et al.* 2001).

En el caso del fríjol, según Morales (2000b, c), el control químico es ampliamente usado en América Latina para disminuir las poblaciones de *B. tabaci*. Sin embargo, considerando que la mayoría de los agricultores en esta región son de bajos recursos, los insecticidas utilizados son usualmente compuestos que ya no son efectivos, generando un incremento en el problema del desarrollo de resistencia a estos productos por la mosca blanca. Los nuevos químicos como el imidacloprid, son muy efectivos pero igualmente costosos para estos agricultores. Consecuentemente, el uso de insecticidas no sintéticos y agentes de control biológico están ganando terreno en América Latina. Insecticidas botánicos como los extractos de *Azadirachta indica* Adr. Juss. y *Nicotiana tabacum* L.; parasitoides como *Eretmocerus* spp y *Encarsia* spp y entomopatógenos como *Lecanicillium lecanii* y *Beauveria bassiana*, se están usando más frecuentemente. El uso de algunos jabones para el control de *B. tabaci*, es otro método interesante practicado por algunos de los pequeños agricultores.

El mismo autor menciona que las prácticas culturales no son usadas ampliamente por los agricultores latinoamericanos para el control de la mosca blanca y por lo tanto de los begomovirus. Lo que se usa comúnmente son las barreras físicas, principalmente mallas anti-mosca blanca, barreras vivas o cultivos trampa, trampas pegajosas, manejo de la densidad de siembra y fechas de siembra. Quizá la práctica de control más exitosa que se ha implementado en ciertos países de Latinoamérica para el control de BGYMV, es la aplicación de decretos legales que prohíben la siembra continua de hospederos reproductivos de la mosca blanca a través del año.

Los desafíos y oportunidades para el desarrollo de sistemas de manejo económicamente y ambientalmente eficientes con *B. tabaci* en fríjol y otros cultivos son muchos. La meta sería integrar los componentes de control en sistemas de manejo de *B. tabaci* que estén basados en prácticas ecológicamente sostenibles.

Literatura Citada

- ANDERSON, P. K. 2000. La mosca blanca vectora: *Bemisia tabaci* (Genn.). En: El Mosaico Dorado y otras enfermedades del fríjol común causadas por geminivirus transmitidos por mosca blanca en la América Latina. F. J. Morales (ed.). Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Colombia. p. 107-127.
- BELLOWS Jr., T. S.; PERRING, T. M.; GILL, R. J.; HEADRICK, D. H. 1994. Description of a species of *Bemisia* (Homoptera: Aleyrodidae). *Annals of the Entomological Society of America* 87: 195-206.
- BETHKE, J. A.; PAINE, T. D.; NUSSLY, G. S. 1991. Comparative biology, morphometrics and development of two populations of *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae) on cotton and poinsettia. *Annals of the Entomological Society of America* 84: 407-411.
- BLAIR, M. W.; BEAVER, J. S. 1993. Inheritance of bean golden mosaic resistance from bean genotype A429. *Annual Report of the Bean Improvement Cooperative*. 36:143.
- BROWN, J. 1993. Evaluación crítica sobre los biotipos de mosca blanca en América, de 1989 a 1992. En: Las Moscas Blancas (Homoptera: Aleyrodidae) en América Central y el Caribe. L. Hilje., O. Arboleda (eds.). CATIE, Turrialba, Costa Rica. p 1-9.
- BROWN, J. 1994. Current status of *Bemisia tabaci* as a plant pest and virus vector in agroecosystems worldwide. *FAO Plant Protection Bulletin* 42: 3-32.
- BROWN, J.K.; CHAPMAN, M.A.; NELSON, M.R. 1990. Bean calico mosaic, a new disease of common bean caused by a whitefly-transmitted geminivirus. *Plant Disease* 74:81.
- BROWN, J.K.; BIRD, J. 1992. Whitefly-transmitted geminiviruses and associated disorders in the Americas and the Caribbean Basin. *Plant Disease* 76(3): 220-225.
- BROWN, J. K.; FROHLICH, D. R.; ROSELL, R. C. 1995. The sweetpotato or silverleaf whitefly: biotipes of *Bemisia tabaci* or a species complex?. *Annual Review of Entomology* 40: 511-534.
- BYRNE, D.; MILLER, W.B. 1990. Carbohydrate and amino acid composition of phloem sap and honeydew produced by *Bemisia tabaci*. *Journal of Insect Physiology* 36: 433-439.
- BYRNE, D.; BELLOWS, T.; PARRELLA, M. 1990. Whiteflies in agricultural systems. In: Gerling, D. (ed.), *Whiteflies: Their Bionomics, Pest Status and Management*. New Castle, U.K. Atheneum. P. 227-251.
- CAMPBELL, B. C.; DUFFUS, J.E.; BAUMANN, P. 1993. Determining whitefly species. *Science* 261: 1333.
- CAMPBELL, B. C.; STEPHEN-CAMPBELL, J. D.; GILL, R. 1995. Origin and radiation of whiteflies: an initial molecular phylogenetics assessment. In: Gerling, D., Mayer, R. T. (eds.), *Bemisia: Taxonomy, Biology, Damage, Control and Management*. Intercept, UK, p. 29-52.
- CIAT (Centro Internacional de Agricultura Tropical). 2004. Integrated pest and disease management in major agroecosystems: Annual report, Project PE1. Cali, Colombia, 417 p.
- COHEN, S. 1990. Epidemiology of whitefly-transmitted viruses. In: Gerling, D. (ed.), *Whiteflies: their Bionomics, Pest Status and Management*. Intercept, U.K., p. 210-225.
- COSTA, A.S. 1965. Three whitefly-transmitted diseases of beans in the State of São Paulo, Brazil. *FAO Plant Protection Bulletin* 13: 121-130.
- COSTA, A.S. 1975. Increase in the population density of *Bemisia tabaci*, a threat of widespread virus infection of legume crops in Brazil. In: Bird J. y Maramorosch (eds.). *Tropical diseases of legumes*. Academic Press, New York. p. 27-49.
- COSTA, A.S. 1987. Fitoviroseos do feijoeiro no Brasil. En: Feijão: Fatores de produção e Qualidade. Fundação Cargill, Campinas, S.P. Brasil. p. 175-256.
- COSTA, H.S.; ULLMAN, D.E.; JOHNSON, M.W.; TABASHNIK, B.E. 1993. Squash silverleaf symptoms induced by immature, but not adult, *Bemisia tabaci*. *Phytopathology* 83: 763-766.
- CZOSNEK, H.; LATERROT, H. 1997. A worldwide survey of tomato yellow leaf curl viruses. *Archives of Virology* 142: 1391-1406.
- DUFFUS, J.E. 1987. Whitefly transmisión de plant viruses. In: *Current Topics in Vector Research*. Vol 4, Harris K.F. (ed.), Springer-Verlag, New York. p.73-91.
- ELLSWORTH, P.C.; MARTINEZ-CARRILLO, J.L. 2001. IPM for *Bemisia tabaci*: a case study from North America. *Crop Protection* 20(9): 853-869.
- FAO. 1994. Anuario FAO de producción. Roma, FAO.
- FARIA, M.; WRAIGHT, S.P. 2001. Biological control of *Bemisia tabaci* with fungi. *Crop Protection* 20(9): 767-778.
- GALVEZ, G.E.; CASTAÑO, M.; BELALCAZAR, S. 1975. Presencia de los virus del mosaico dorado y del moteado clorótico del fríjol, en Colombia. *Ascolfi Informa* 1: 3-4.
- GALVEZ, G.E.; MORALES, F.J. 1994. Virus transmitidos por la mosca blanca. En: Corrales, P.; Antonio, M.; Howard, S. (eds.). *Problemas de producción del fríjol en los trópicos*. 2. ed. Cali, Colombia : Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT). p. 435-464.
- GENNADIUS, P. 1889. Disease of tobacco plantations in the trikonía. The aleurodid of tobacco. *Ellenike Georgia (Grecia)* 5: 1-3.
- GERLING, D.; ALOMAR, O.; ARNO, J. 2001. Biological control of *Bemisia tabaci* using predators and parasitoids. *Crop Protection* 20(9): 779-799.
- GILBERTSON, R.; FARIA, J.C.; AHLQUIST, P.; MAXWELL, D.P. 1993. Genetic diversity in geminiviruses causing bean golden mosaic disease: the nucleotide sequence of the infectious cloned DNA components of a Brazilian isolate of bean golden mosaic virus. *Phytopathology* 83: 709-715.
- GREATHEAD, A.H. 1986. Host plants. In: *Bemisia tabaci* a Literature Survey on the Cotton Whitefly with an Annotated Bibliography. Cock, M.J.W. (ed.). CAB

- International Institute, Biological Control. Silwood Park, UK. p. 17-26.
- HARRISON, B.D. 1985. Advances in geminiviruses research. Annual Review of Phytopathology 23: 55-82.
- HASSAN, A.A.; SAYED S.F. 1999. Chlorotic pod: a new physiological disorder of green-podded snap bean, *Phaseolus vulgaris* L. associated with silverleaf whitefly infestation. Egyptian Journal of Horticulture (Egipto) 26(2): 213-228.
- HILJE, L.; COSTA, H.S.; STANSLY, P.A. 2001. Cultural practices for managing *Bemisia tabaci* and associated viral diseases. Crop Protection 20(9): 801-812.
- HOWARTH, A.J.; CATON, J.; BOSSET, M.; GOODMAN, R.M. 1985. Nucleotide sequence of bean golden mosaic virus and a model for gene regulation in geminiviruses. Proceedings of the National Academy of Sciences USA. 82: 3572-3576.
- JAYASINGHE, W.U. 1982. Chlorotic Mottle of Bean (*Phaseolus vulgaris*). Centro Internacional de Agricultura Tropical, Cali, Colombia. 156 p.
- JONES, D. 2003. Plant viruses transmitted by whiteflies. European Journal of Plant Pathology 109: 197-221.
- LONIELLO, A.O.; MARTINEZ, R.T.; ROJAS, M.R.; GILBERTSON, R.L.; BROWN, J.K.; MAXWELL, D.P. 1992. Molecular characterization of bean calico mosaic geminivirus. Phytopathology 82: 1149.
- McAUSLANE, H.J.; CHENG, J.; CARLE, R.B.; SCHMALSTIG, J. 2004. Influence of *Bemisia argentifolii* (Homoptera: Aleyrodidae) infestation and squash silverleaf disorder on zucchini seedling growth. Journal of Economical Entomology 97(3): 1096-1105.
- MARTIN, J. H.; MIFSUD, D.; RAPISARDA, C. 2000. The whiteflies (Hemiptera: Aleyrodidae) of Europe and Mediterranean basin. Bulletin of Entomological Research 90: 407-448.
- MOHANTY, A.K.; BASU, A.N. 1986. Effect of host plants and seasonal factors on intraspecific variations in pupal morphology of the whitefly vector, *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Homoptera: Aleyrodidae). Journal of Entomological Research 10: 19-26.
- MORALES, F.J. 1994a. Mosaico Dorado del Fríjol Avances de Investigación 1994. Palmira, Valle del Cauca, Colombia : Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT). 193 p.
- MORALES, F.J. 1994b. Current situation of Bean golden mosaic in Latin America. In: Morales, F.J. (ed). Mosaico Dorado del Fríjol Avances de Investigación 1994. Palmira, Valle del Cauca, Colombia : Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT). 193 p.
- MORALES, F. J. (ed.) 2000a. El Mosaico Dorado y otras enfermedades del fríjol común causadas por geminivirus transmitidos por mosca blanca en la América Latina. Palmira, Valle del Cauca, Colombia : Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT). 169 p.
- MORALES, F. J. 2000b. Métodos de control de begomovirus del fríjol. En: El Mosaico Dorado y otras enfermedades del fríjol común causadas por geminivirus transmitidos por mosca blanca en la América Latina. F. J. Morales (ed.). Palmira, Valle del Cauca, Colombia : Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), p. 133-154.
- MORALES, F. J. 2000c. English summary. En: El Mosaico Dorado y otras enfermedades del fríjol común causadas por geminivirus transmitidos por mosca blanca en la América Latina. F. J. Morales (ed.). Palmira, Valle del Cauca, Colombia : Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), p. 159-167.
- MORALES, F. J. 2001. Conventional breeding for resistance to *Bemisia tabaci*-transmitted geminiviruses. Crop Protection 20: 825-834.
- MORALES, F.J.; ANDERSON, P.K. 2001. The emergence and dissemination of whitefly-transmitted geminiviruses in Latin America. Archives of Virology 146: 415-441.
- MORALES, F. J.; MARTINEZ, A. K.; VELASCO, A. C. 2003. Nuevos brotes de begomovirus en Colombia. Fitopatología Colombiana 26(1): 75-79.
- MORALES, F. J.; MUÑOZ, C.; CASTAÑO, M.; VELASCO, A. C. 2000. Geminivirus transmitidos por mosca blanca en Colombia. Fitopatología Colombiana 24(2): 95-98.
- MORALES, F.J.; NIESSEN, A. 1988. Comparative responses of selected *Phaseolus vulgaris* germoplasm inoculated artificially and naturally with bean golden mosaic virus in *Phaseolus vulgaris* L. Euphytica 52: 113-117.
- MORALES, F.J.; NIESSEN, A.; RAMÍREZ, B.; CASTAÑO, M. 1990. Isolation and partial characterization of a geminivirus causing bean dwarf mosaic. Phytopathology 80(1): 96-101.
- MORALES, F. J.; SINGH, S. P. 1991. Genetics of resistance to bean golden mosaic virus in *Phaseolus vulgaris* L. Euphytica 52: 113-117.
- MOUND, L.A.; HASLEY, S.H. 1978. Whitefly of the World: a Systematic Catalogue of the Aleyrodidae (Homoptera) with Host Plant and Natural Enemy Data. Wiley, New York, 340 pp.
- MULLINEAUX, P.M.; DONSON, J.; MORRIS-KRSINICH, B.A.M.; BOUTON, M.I.; DACIES, J.W. 1984. The nucleotide sequence of maize streak virus DNA. EMBO Journal 3: 3063-3068.
- NARANJO, S.E. 2001. Conservation and evaluation of natural enemies in IPM systems for *Bemisia tabaci*. Crop Protection 20(9): 835-852.
- OLIVEIRA, M. R. V.; T. J. HENNEBERRY; ANDERSON, P. 2001. History, current status, and collaborative research projects for *B. tabaci*. Crop Protection 20: 709-723.
- PADIDAM, M.; BEACHY, R.N.; FAUQUET, C.M. 1995. Classification and identification of geminiviruses using sequence comparisons. Journal of General Virology 76: 249-263.
- PALUMBO, J.C.; HOROWITZ, A.R.; PRABHAKER, N. 2001. Insecticidal control and resistance management for *Bemisia tabaci*. Crop Protection 20(9): 739-765.
- PERRING, T. M. 2001. The *Bemisia tabaci* species complex. Crop Protection 20: 725-737.
- PERRING, T.; COOPER, A.D.; RODRÍGUEZ, R.J.; FARRAR, R.J.; BELLOW, C.A. 1993. Identification of whitefly species by genomic and behavioral studies. Science 259: 74-77.
- POLSTON, J.E.; ANDERSON, P.K. 1999. Surgimiento y distribución de geminivirus transmitidos por mosca blanca en tomate en el Hemisferio Occidental. Manejo Integrado de Plagas (Costa Rica) 53: 24-42.
- POLSTON, J.E.; BOIS, D.; SERRA, C.A.; CONCEPCIÓN, S. 1994. First report of a tomato yellow leaf curl-like geminivirus from tomato in the Western Hemisphere. Plant Diseases 78: 831.
- QUINTERO, C.; CARDONA, C.; RAMÍREZ, D.; JIMÉNEZ, N. 1998. Primer registro del biotipo B de *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae) en Colombia. Revista Colombiana de Entomología 24(1-2): 23-28.
- RODRÍGUEZ, I.; MORALES, H.; BUENO, J.M.; CARDONA, C. 2005. El biotipo B de *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae) adquiere mayor importancia en el Valle del Cauca. Revista Colombiana de Entomología 31(1): 21-28.
- ROJAS, M.R. 2000. Los begomovirus.. En: El Mosaico Dorado y otras enfermedades del fríjol común causadas por geminivirus transmitidos por mosca blanca en la América Latina. F. J. Morales (ed.). Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Colombia. p. 87-106.
- SCHUSTER, D.J.; MUELLER, T.F.; KRING, J.B.; PRIECE, J.F. 1990. Relationship of the sweetpotato whitefly to a new tomato fruit disorder in Florida. HortScience 25: 1618-1620.
- SECKER, A.E.; BEDFORD, I.A.; MARKHAM, P.G.; WILLIAM M.E.C. 1998. Squash, a reliable field indicator for the presence of B biotype of tobacco whitefly, *Bemisia tabaci*. In: Brighton Crop Protection Conference: Pests and Diseases. British Crop Protection Council, Farnham, UK. p 837-842.
- STANLEY, J.; MARHAM, P.G.; CALLIS, R.J.; PINNER, M.S. 1986. The nucleotide sequence of an infectious clone of the geminivirus beet curly top virus. EMBO Journal 5: 1761-1767.
- THOMPSON, W.M.O. 2003. A new host plant species for the cassava biotype of *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Hom., Aleyrodidae). Journal of Applied Entomology 127: 374-376.