

FORO

Una reinterpretación sobre las moscas blancas¹

Dan Gerling²

RESUMEN. Las moscas blancas (Homoptera: Aleyrodidae), y especialmente *Bemisia tabaci*, ameritan ser reinterpretadas, dada la gran cantidad de hallazgos recientes acerca de algunas características que incrementan su adaptabilidad. Ellas insertan sus huevos en el tejido foliar, tienen cuatro instares ninfales, casi todos sésiles, y adultos voladores. En la hoja, se enfrentan a competidores y enemigos naturales, pero hay ciertos rasgos que están relacionados con el aumento en su adaptabilidad, ya sea mejorando su habilidad competitiva o, sobre todo, protegiéndolas contra sus enemigos naturales. Entre éstos sobresalen la cera depositada por las hembras mientras ovipositan; la cera flocculenta y las espinas que adornan a las ninfas, y especialmente en las ninfas que se desarrollan en hojas pubescentes; y las exuvias de los primeros instares, las cuales pueden permanecer adheridas a las ninfas por un tiempo. Por ejemplo, para *B. tabaci* se documentó que sus relaciones con la planta hospedante difieren mucho de las de moscas minadoras y larvas de lepidópteros, y que su adaptabilidad no resulta afectada por las defensas de la planta que son inducidas por la alimentación previa de *B. tabaci* ni de dichas plagas. Asimismo, se ha documentado que las adaptaciones fisiológicas y etológicas de las moscas blancas a menudo están relacionadas con sus hábitos alimenticios y con el hecho de que muchas, y especialmente las especies policíclicas, necesitan cambiar de hospedante durante el año. *B. tabaci* puede cambiar de un estado fisiológico "reproductivo" a uno migratorio, variar su comportamiento de oviposición según la combinación de hospedantes que encuentre, y sus sistemas enzimáticos pueden adaptarse a los azúcares específicos presentes en cada especie vegetal de la cual se alimente. Finalmente, *B. tabaci* puede auto-protegerse del efecto de la temperatura en ambientes muy calientes, permaneciendo en el envés de la hoja, sintetizando proteínas de choque térmico y aumentando los niveles de sorbitol en su hemolinfa. El análisis del surgimiento reciente de brotes poblacionales *B. tabaci* mediante nuevas herramientas moleculares, ha permitido determinar que existen numerosos biotipos de esta especie, los cuales difieren en sus características biológicas y su habilidad para transmitir virus. La aparición de estos biotipos probablemente está relacionada con sus altas poblaciones, sus amplios ámbitos de distribución y de hospedantes, varias presiones selectivas y las características fisiológicas de la especie. Los brotes poblacionales usualmente disminuyen un tiempo después de expresarse, pero la plaga continúa siendo una amenaza, por lo que debe manejarse mediante la combinación de la manipulación ambiental, el aumento de los enemigos naturales, y programas concebidos a nivel de región geográfica.

Palabras clave: Mosca blanca, *Bemisia tabaci*, *Encarsia*, *Eretmocerus*, Interacciones tritróficas.

ABSTRACT. Whiteflies revisited. Whiteflies warrant being "revisited" since recent extensive research, especially on *Bemisia tabaci*, produced new information on fitness enhancing characteristics. Whiteflies, (Aleyrodidae, Homoptera) insert their eggs in the leaf tissue; have four nymphal instars with scale-like stationary nymphs, and free flying adults. On the leaf, the whiteflies encounter competitors and enemies. The wax that the ovipositing whitefly mothers deposit, the flocculent wax or spines adorning the nymphs, especially those growing on pubescent leaves and the exuviae of early nymphal instar that may remain upon the later ones, were all shown to serve as fitness related functions by enhancing competitive ability or, more often, protecting against natural enemies. Fitness related whitefly-plant relationships were studied with *B. tabaci*, which differed from leafminers and lepidopterous larvae and remained unaffected by induced plant defenses that were activated through feeding either by *B. tabaci* itself or the abovementioned plant pests. Physiological and behavioral adaptations of whiteflies are often related to their feeding relationships and to the fact that many, especially the multivoltine whitefly species, need to move from one host plant species to another within each year. Studies have shown that *B. tabaci* can shift from a "reproductive" physiological cycle to a migratory one, that they may vary in their oviposition behavior according to the host plant combinations that they

¹ Traducción de "Whiteflies Revisited" presentado en el XXI Congreso Internacional de Entomología (2000, Brasil). Se agradece a la **Sociedade Entomológica do Brasil** y a **Embrapa Soja** por autorizar la publicación en español del artículo.

² Department of Zoology, Tel Aviv Univ., Ramat Aviv 69978 **Israel**. DANGR@post.tau.ac.il

encounter, and that their enzymatic systems can adapt to the specific plant sugars that they encounter in the different plant species. Finally, studies with *B. tabaci* physiology have shown that it can protect itself from heat damage in extreme environments by residing under the leaf, employing heat-shock proteins and raising the levels of sorbitol in their blood by 15-27 fold under increased temperatures. Examinations of the recent outbreaks of *B. tabaci* employing new molecular tools that became available, resulted in taxonomic findings that showed this pest to contain numerous biotypes, each differing in biological and virus transmitting characteristics. The appearance of these biotypes was probably related to the very large populations that developed, their vast ranges and host plant varieties, to various selective pressures and to the physiological characteristics of the species. The severe outbreaks usually subside a while after their initiation but the pests remain serious and must be dealt with by a combination of environmental manipulations, natural enemy enhancement and area-wide control programs.

Key words: Whiteflies, *Bemisia tabaci*, *Encarsia*, *Eretmocerus*, Tritrophic interactions.

Introducción

Continuamente se hacen adelantos científicos. Cada científico sabe esto y le gusta reinterpretar los nuevos hallazgos, para compartir el entusiasmo con sus colegas. Pero, ¿por qué se ha seleccionado a las moscas blancas como un grupo de insectos para hacer estas reinterpretaciones? La incesante carrera para incrementar la adaptabilidad, que es la habilidad de lograr una descendencia más viable y reproductivamente eficiente con respecto a las de otros individuos o poblaciones (Price 1996), ha causado el surgimiento de formas de vida nuevas y mejor adaptadas. Una vez determinado esto, es muy importante aprender de qué manera éstas pueden persistir y cómo sus características contribuyen a una mayor adaptabilidad.

Las moscas blancas (Homoptera: Aleyrodidae), se conocen y se han estudiado durante más de 250 años. La investigación realizada hasta hoy refleja cambios no solamente en su estatus económico, sino también valiosos adelantos en aspectos biológicos teóricos y en metodologías científicas. Durante los últimos 100 años, dos especies de moscas blancas, la de invernaderos (*Trialeurodes vaporariorum*) y la del tabaco (*Bemisia tabaci*) parecían diferir de otras especies de importancia económica, desafiando los esfuerzos en el control biológico clásico, y se han convertido en plagas de gran importancia económica en el plano mundial. Durante los últimos 15 años, *B. tabaci* ha causado daños por US\$ 500 millones o más anualmente (Perring *et al.* 1993). Concomitantemente, se han descubierto razas o biotipos de *B. tabaci*, de los cuales el más prominente (denominado **B**, e incluso se ha descrito como una nueva especie, *B. argentifolii*) ha mostrado mayor adaptabilidad que el biotipo anteriormente conocido, y hasta lo ha desplazado de regiones extensas.

El aumento de la capacidad de adaptabilidad del biotipo B y su mayor importancia económica, ha estado acompañada por un aumento en el número de publicaciones, de aproximadamente 830 a 3150 publicaciones, desde la descripción de *B. tabaci* por Gennadius en 1889 hasta 1985-1998 (Fig. 1). Así, nuestro acervo de información, que antes se restringía a la taxonomía y el comportamiento de las moscas blancas, se ha ampliado mucho con estudios sobre el combate, relaciones insecto-planta, fisiología, biología molecular, enemigos naturales e interacciones tritróficas. Por consiguiente, la información biológica y fisiológica sobre moscas blancas recientemente revelada amerita una reinterpretación de este grupo de insectos.

Tanto Gerling (1990) como Byrne y Bellows (1991) revisaron muchos de los hallazgos sobre moscas blancas en general, mientras que Gerling y Mayer (1996), y Henneberry *et al.* (1998), analizaron la información sobre *Bemisia*. Sobre esta base, presentaré aquí solamente algunos resultados de investigaciones recientes que contribuyen a nuestra comprensión de estrategias que promueven la adaptabilidad: las relaciones de las moscas blancas con sus competidores y enemigos naturales, su fisiología en relación con el ambiente, y el surgimiento de *Bemisia* como una plaga de gran importancia.

Relaciones tritróficas

Los adultos de las moscas blancas son alados y de vuelo libre. La hembra inserta los huevos en el tejido foliar mediante un pedicelo. El primer instar (ninfa "gateadora") se establece cerca del sitio de oviposición, tras localizar un lugar adecuado para insertar su estilete (aparato bucal) y alcanzar los tejidos floemáticos, para alimentarse. Los tres instares ninfales subsiguientes permanecen en ese mismo sitio, y reinsertan su es-

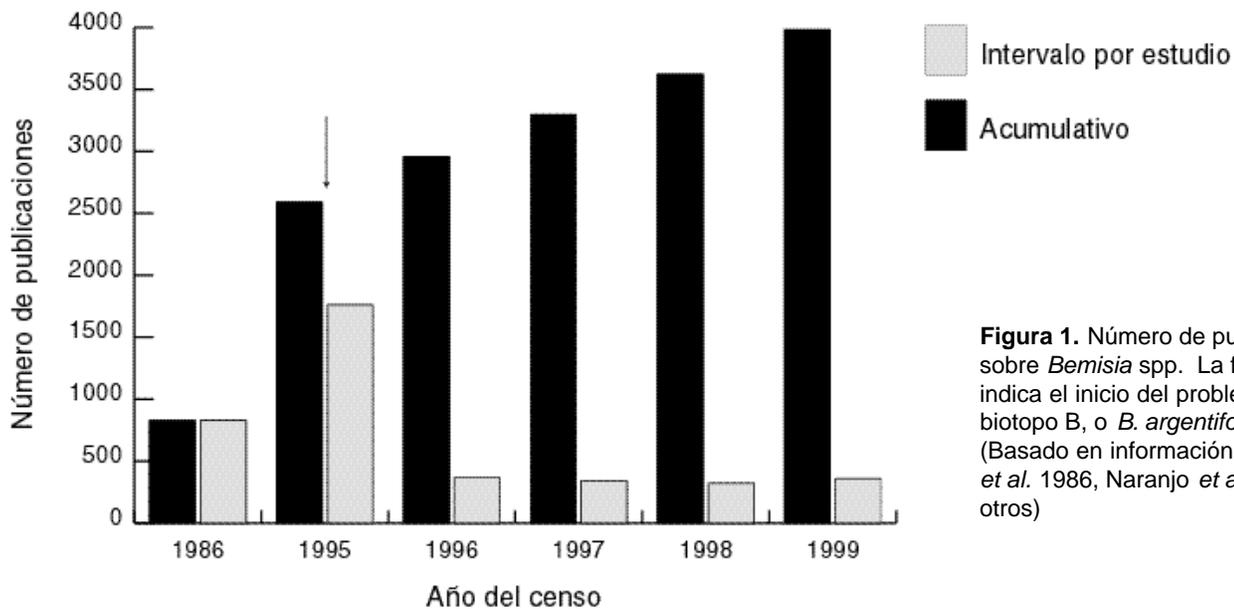


Figura 1. Número de publicaciones sobre *Bemisia* spp. La flecha indica el inicio del problema con el biotopo B, o *B. argentifolii*. (Basado en información de Cock *et al.* 1986, Naranjo *et al.* 1995 y otros)

tilite después de cada muda. El último instar (IV) se transforma en una "pupa" y se transforma en un adulto alado, el cual emerge a través de una incisión en el dorso del exosqueleto de la "pupa".

Las moscas blancas tienen reproducción arrenotómica, es decir, los huevos sin fertilizar dan origen a machos. La proporción de sexos comúnmente es cercana a 1, pero a veces se sesga hacia uno de los sexos. La dispersión ocurre mediante el vuelo de los adultos, los cuales aterrizan en nuevas plantas hospedantes, pero debido a su tamaño tan pequeño, dependen de corrientes de aire para desplazarse. Aunque es frecuente que vuelen en distancias cortas, se han encontrado adultos previamente marcados hasta a 7 km de su punto de origen (Byrne 1999).

Las hojas sobre las que viven las ninfas son también un sustrato para otros insectos herbívoros que compiten con ellas, así como un área frecuentada por sus enemigos naturales (depredadores y parasitoides). Además, al alimentarse, sustraen nutrientes de la planta e inducen reacciones bioquímicas que son únicas en plantas afectadas (Inbar *et al.* 1999a, b). Es interesante analizar si las ninfas se defienden, y cómo lo hacen, contra los enemigos naturales y sus competidores, dado que los únicos estadios móviles son los adultos y las ninfas "gateadoras".

El territorialismo interespecífico en las moscas blancas podría operar en forma directa, ya sea morfológica y/o fisiológicamente, o indirecta, a través de la planta. Algunos rasgos morfológicos con posible función territorial incluyen la secreción de una cera pulverulenta que recubre a los adultos (la cual, a menu-

do, también recubre el entorno de la hoja donde viven y ovipositan) y las espinas cerosas y/o protuberancias en las ninfas. La cantidad de dicha secreción, así como la cantidad o el tamaño de estas estructuras, puede variar entre las diferentes especies y condiciones ambientales. Además, las ninfas pueden ser transparentes, o blancas, pardas o negras.

Estos rasgos implican una inversión considerable en estructuras extra-corporales (Fig. 2), cuya relación costo-beneficio debería evaluarse en relación directa con los tres niveles tróficos (planta-insecto-enemigos naturales). Aunque se han realizado pocos estudios al respecto, ellos muestran una tendencia coherente en estos aspectos de la morfología funcional de las moscas blancas (Guershon 1997).

Por ejemplo, la hembra de *Siphoninus phillyreae* al ovipositar hace un círculo de cera, típico. Cuando esta especie se desarrolla sobre *Crataegus aronia*, dicha cera evita que la chinche *Stephanitis pyri* (Tingidae), que también se alimenta del follaje, se acerque al área donde se desarrolla *S. phillyreae*. Asimismo, Guershon y Gerling (1994) documentaron experimentalmente a defensa directa de algunas moscas blancas contra sus enemigos naturales. Las exuvias (pieles viejas) de las ninfas de *Aleyrodes singularis* que se desarrollan sobre *Lactuca serriola* permanecen amontonadas sobre los grupos de ninfas; además, tras ovipositar, la madre acompaña a su prole y frecuentemente lanza cera pulverulenta, proveniente de sus alas, para formar una capa cerosa permanente que evita que las hembras de parasitoides (excepto las de *Encarsia inaron*) caminen o monten sobre las ninfas.

Mediante experimentos de exclusión, en el campo, se demostró que la eficacia de *E. inaron* como parasitoide disminuye cuando hay una capa de cera protectora. El caso de *A. singularis* es de interés particular, ya que denota la existencia de cuidado materno, lo cual además es respaldado por el hecho de que la hembra ataca físicamente a los parasitoides y depredadores que visitan el área donde se congrega la prole.

Desde hace mucho tiempo se conoce la existencia de protuberancias espinosas, en cantidades variables, en ninfas de moscas blancas (Mound 1963). Guershon (1997) simuló la presencia de pubescencia en hojas glabras, para demostrar en forma experimental que las ninfas muestran variabilidad individual en su tendencia a tornarse espinosas (o lisas); además, demostró que las ninfas desarrolladas sobre hojas pubescentes poseían más espinas que las ubicadas en hojas más lisas, y que las ninfas sin espinas aparecían en las hojas glabras. El valor adaptativo de este rasgo para las moscas blancas se puede explicar en función del comportamiento alimenticio del depredador *Delphastus catalinae* (Coccinellidae). Sus adultos prefieren atacar las ninfas lisas que ninfas con espinas, en hojas pubescentes, y esta característica puede ser reforzada mediante aprendizaje asociativo, lo cual significa que los depredadores sometidos a más experiencias, hacen esto con mayor frecuencia.

Además de las espinas dorsales, muchas especies de moscas blancas secretan cera en los márgenes de sus cuerpos, o tienen filamentos cerosos sobre todo o una parte de su cuerpo. Estos "adornos" cerosos, que pueden ser muy intrincados, crean una especie de laberinto sobre y alrededor de sus cuerpos. Por ejemplo, en *Aleurodicus dispersus* y *Lecanoideus floccissimus* la cera cubre grandes secciones de la hoja, e incluso impide el movimiento de sus parasitoides: De hecho, *Encarsia hispida* ataca exitosamente a *A. dispersus*, cuya ninfa nunca está completamente rodeada de cera, pero es incapaz de acercarse y parasitar a *L. floccissimus*, cuya ninfa está totalmente rodeada de cera (E. Hernández-Suárez, *com. pers.*). Puesto que *Eretmocerus* spp. deben alcanzar con su ovipositor los márgenes de la ninfa hospedante para insertar sus huevos, es tentador especular acerca del valor adaptativo (defensivos) de poseer un margen corporal extendido, gracias a la cera. Lamentablemente, no hay evidencias experimentales para apoyar o refutar ésta u otras hipótesis. Pero tampoco se ha sugerido una explicación sobre por qué en muchas especies las protuberancias muy sofisticadas aparecen solamente en la fase de pupa,

mientras que las ninfas jóvenes, que normalmente son las más sujetas al ataque de parasitoides, tienen pocos o ningún adorno. En síntesis, hoy se sabe poco y apenas se está empezando a entender la importancia de invertir en ceras y modificaciones estructurales, así como su relación con la adaptabilidad, en las especies de moscas blancas.

Por otra parte, se ha demostrado que las interacciones insecto-planta son inductoras de proteínas supuestamente protectoras de las plantas, tales como quitinasas, peroxidases y lisozimas. La magnitud de la inducción de cada una de estas proteínas varía entre especies de insectos y de plantas.

Por ejemplo, Inbar *et al.* (1999a) documentaron que la alimentación del adulto, la oviposición y la supervivencia de la larva de la mosca minadora *Liriomyza trifolii* se redujeron en 26,5; 47,7 y 30,7%, respectivamente, cuando ésta se alimentó de plantas infestadas por *B. tabaci*. Por el contrario, *B. tabaci* no resultó afectada por cambios en plantas atacadas por ella misma ni por *Helicoverpa zea* o *L. trifolii*. Además, Inbar *et al.* (1999b), al comparar la alimentación del gusano medidor *Trichoplusia ni* en hojas de col rizada no infestadas e infestadas con ninfas de *B. tabaci*, detectaron una reducción de 20,8 y 18% en el desarrollo de la larva y en su tasa de relativa de crecimiento, respectivamente, en las hojas infestadas con *B. tabaci*; también hallaron más larvas jóvenes en el haz que en el envés de la hoja, que es donde viven las ninfas de *B. tabaci*. Finalmente, la supervivencia de las larvas de *T. ni* en el campo, hasta el empupamiento, fue de apenas 4% en las que se alimentaron en hojas infestadas, en contraste con 18% en plantas sin *B. tabaci*.

Estos resultados sugieren que, al alimentarse, *B. tabaci* evita el contacto con las sustancias defensivas inducidas en la planta. No obstante, puesto que *B. tabaci* induce la formación de productos adversos para sus competidores, su inmunidad a éstos podría interpretarse como un mecanismo que le confiere una ventaja competitiva en la utilización de recursos alimenticios, lo cual posiblemente aumenta su adaptabilidad.

Fisiología y comportamiento de las moscas blancas

Los estudios sobre *B. tabaci* y otras especies de moscas blancas que se alimentan de cultivos anuales, se han concentrado en las características que les facultan para sobrevivir y multiplicarse en ambientes inestables. En éstos, las principales limitantes son los cambios constantes en la calidad nutritiva de las plantas, lo cual impone la necesidad de desplazarse desde plantas

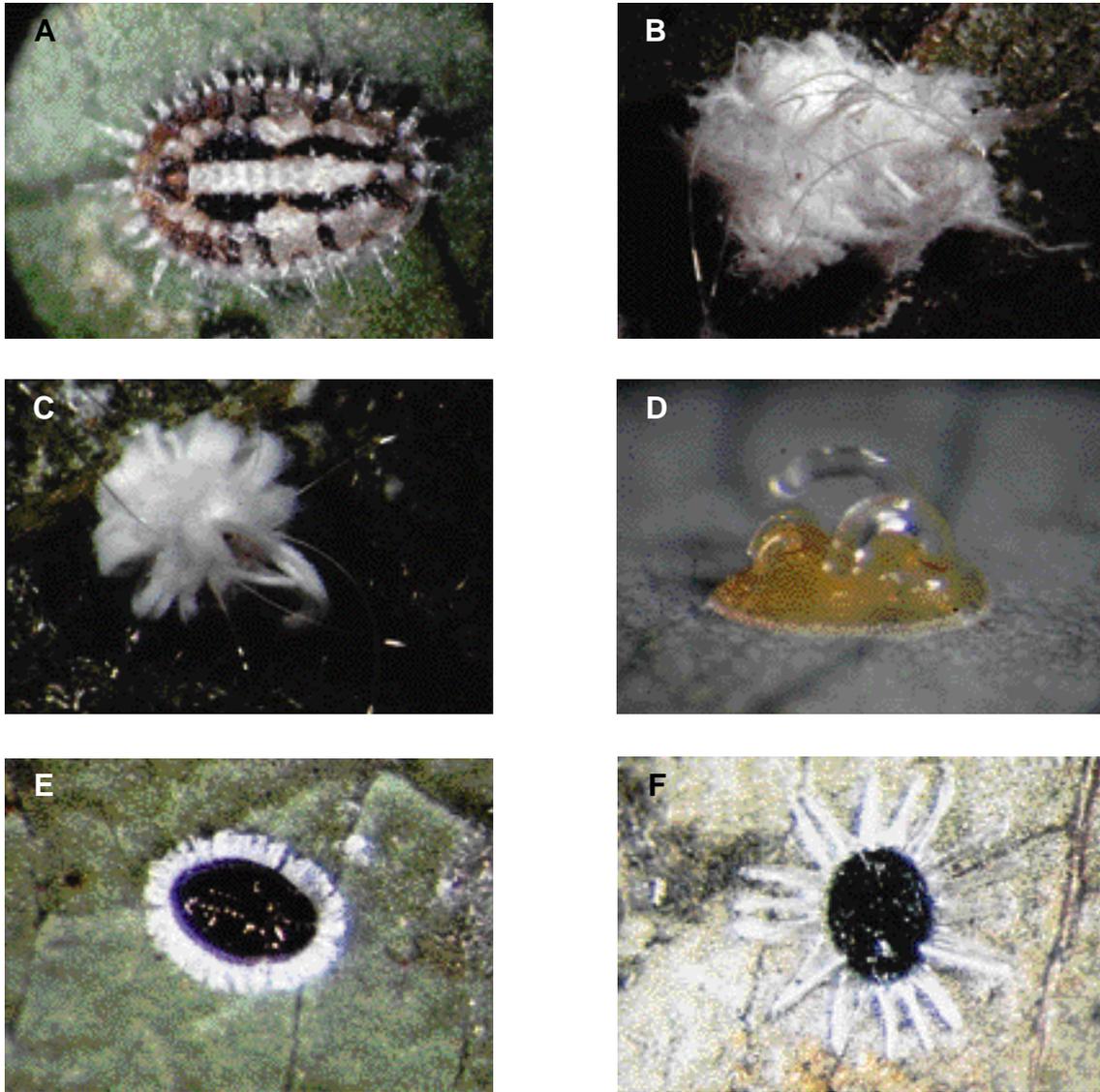


Figura 2. Ejemplos de la gran variedad de rasgos morfológicos presentes en varias especies de Aleyrodidae, todas presentes en Mesoamérica: *Ceraleurodicus altissimus* (A), *Lecanoideus giganteus* (B), *Aleurodicus dispersus* (C), *Aleuroglandulus malangae* (D), *Tetraleurodes acaciae* (E) y *Aleuroplatus* sp. (F). Fotografías cortesía de Rafael Caballero (Universidad de Arizona, Tucson).

senescentes de una especie hacia plantas vigorosas de otras especies, varias veces durante el año, así como la presión selectiva generada por las prácticas agronómicas empleadas en los cultivos. El gran aumento, tanto en las poblaciones como en los ámbitos de distribución de las moscas blancas, lo cual atestigua exitosa adaptabilidad, ha estimulado la realización de estudios enfocados en aclarar algunos de los mecanismos fisiológicos y etológicos subyacentes en la biología de las moscas blancas.

Los cambios fisiológicos que ocurren durante el desarrollo de las moscas blancas, y que son perceptibles tanto morfométricamente (Byrne y Houck 1990) como en la provisión de huevos y los niveles de vitelogeninos (Isaacs y Byrne 1998), indican que las moscas blancas pueden detectar ("leer") el empobrecimiento en la calidad nutritiva de la planta hospedante y elegir una ruta metabólica diferente, durante el desarrollo de sus estadios inmaduros. Presumiblemente, aquellos adultos que emergen con alas de mayores dimensio-

nes, menos propensos a producir huevos y menor provisión de éstos, serán mejores migrantes y tendrán con mayor oportunidad de seleccionar un hospedante adecuado sobre el cual establecerse y originar más generaciones.

La selección de la planta hospedante también es un dilema intrigante. Bernays (1999a) argumentó que los insectos polívoros, como *B. tabaci*, enfrentan dificultades en la escogencia de plantas hospedantes debido a limitaciones intrínsecas en sus sistemas sensorial y nervioso. Tales dificultades se expresan como cambios en el comportamiento de aterrizaje del adulto, así como en el número relativo de huevos depositados en diferentes hospedantes, al contrastar los resultados de experimentos con y sin posibilidad de escogencia de hospedantes (Bernays 1999b). Estos patrones de comportamiento indican un mayor éxito cuando las moscas blancas atacan un solo cultivo (monocultivo), que cuando lo hacen en un sistema natural con varias especies de plantas.

Por otra parte, por ser malas voladoras, las moscas blancas dependen de corrientes de aire para desplazarse. Ellas posiblemente tienen poca influencia en la dirección de su movimiento y pueden aterrizar en el sitio preciso. Es decir, tienen muy poca posibilidad de escoger de previo a su contacto con la planta hospedante, después de lo cual el adulto puede permanecer en ésta o abandonarla (Gerling y Lindenbaum 1991). El intervalo entre el aterrizaje y el inicio de la alimentación no puede completarse antes de que el adulto se haya adaptado a la nueva planta hospedante, la cual comúnmente pertenece a una especie diferente a la que estuvo anteriormente. Los aspectos etológicos en esta fase, en la cual es preciso adaptarse a las características de la nueva planta, han sido analizadas por varios autores (van Lenteren y Noldus 1990), por lo que no las discutiré aquí. Sin embargo, algunos trabajos recientes han demostrado la necesidad de, y la existencia de adaptabilidad enzimática, sin la cual los insectos herbívoros polívoros enfrentarían dificultades.

Cada especie vegetal moviliza tipos específicos de azúcares en el floema. Las plantas de algodón movilizan sacarosa, mientras las cucurbitáceas movilizan azúcares que contienen galactosa, como rafinosa o estaquiosa. Puesto que las moscas blancas se alimentan del floema, deben desdoblar estos azúcares para utilizarlos, así como para descartar el exceso de azúcares, transformándolos en otros oligosacáridos, como la trehalosa (Salvucci *et al.* 1997). Cuando hay migración desde calabazas o melones (que usan rafinosa y esta-

quiosa) a algodón (que usa sacarosa), el insecto también debe cambiar su ruta metabólica, utilizando diferentes enzimas para desdoblar los azúcares. Es interesante que al trasladar adultos de *B. tabaci* de plantas de algodón a las de calabaza y analizar la producción de mielcilla, se notó que apenas 3 h después los insectos podían utilizar los nuevos azúcares para su nutrición (Salvucci y Gerling, *obs. pers.*).

Asimismo, la distribución de *Bemisia* incluye países con climas desérticos, donde las temperaturas durante el verano pueden exceder los 40°C. La adaptación a estas condiciones, y especialmente la protección de proteínas solubles, que tienden a la agregación y a la inactivación al aumentar el calor, es vital. En las moscas blancas, los mecanismos para ajustarse al calor no corresponden a los de refrescamiento evaporativo, debido a su tamaño diminuto, que las torna muy vulnerables a la desecación. Otras opciones para lograr esto incluyen la permanencia en el envés de la hoja, el cual bajo condiciones secas podría evaporar agua y reducir así la temperatura ambiente cercana a la hoja (Lu *et al.* 1997).

Pero las moscas blancas también pueden sintetizar proteínas de choque térmico (HSP) en respuesta al estrés térmico (Salvucci 2000); además, Salvucci *et al.* (1999) y Wolfe *et al.* (1998) demostraron que *B. tabaci* acumula sorbitol, que es un alcohol polihídrico, cuando está expuesta a temperaturas superiores a 30°C. Salvucci (2000) también determinó que cuando individuos de *B. tabaci* se condicionan a 40°C, muestran mayor tolerancia que los individuos mantenidos a 25°C; con base en los hallazgos de Wolfe *et al.* (1998), que indican que los niveles del sorbitol aumentaron 15-27 veces (aproximadamente 0,5 M) en individuos sometidos a estrés térmico, él argumenta que la acumulación de sorbitol los protege durante dicho estrés, en forma similar a la protección brindada por la trehalosa en levaduras.

Puesto que los niveles del sorbitol pueden aumentar solamente cuando el insecto se está alimentando activamente en la planta, el mecanismo de resistencia térmica empieza cuando las moscas blancas están sobre la planta, y es afectado por la combinación de factores como su localización en el envés de la hoja, las proteínas de choque térmico y los niveles crecientes de sorbitol. Este último es particularmente activo cuando el insecto se está alimentando en plantas vigorosas y no estresadas, mientras que las proteínas de choque térmico cobran importancia más bien cuando las plantas están débiles. Aún debe evaluarse si el nivel de sorbitol antes de la migración contribuye a

que las moscas blancas resistan las altas temperaturas que podrían presentarse durante su desplazamiento hacia las nuevas plantas hospedantes.

El complejo *Bemisia*

Desde su primera descripción, *B. tabaci* ha tenido la reputación de alcanzar altas poblaciones (Gennadius 1889). En informes siguientes, de la India e Israel, entre 1920-1930 (Husain y Trehan 1933, Sachs 1994), parecía ser una plaga de hortalizas y algodón en numerosos lugares del Viejo Mundo, incluyendo Sudán y Egipto. Entre 1970 y 1980 se informó del aumento, inexplicado, de sus poblaciones en Turquía (ca. 1974), Israel (1976-1977) y Sudán (ca. 1979) (Dittrich *et al.* 1990, Sachs 1994). En las grandes plantaciones de algodón se produjeron millones de individuos, los cuales, sobre todo después de la defoliación del cultivo, se movían hacia campos de hortalizas y de otros cultivos, a lo cual se respondió con aplicaciones masivas de insecticidas, provocando un inevitable aumento de la resistencia y el fracaso general para resolver los crecientes problemas causados por esta plaga. Dittrich *et al.* (1990) atribuyó el problema, en parte, a la hormoligosis, es decir, a la habilidad de las estirpes de *B. tabaci* resistentes a ciertos insecticidas de aumentar su tasa de oviposición varias veces, cuando estaban sometidas al estrés de los insecticidas. Desde entonces *B. tabaci* ha sido registrada, en algunas ocasiones como una plaga muy severa en la mayoría de los países del Viejo Mundo donde las condiciones climáticas permiten su existencia.

En el Hemisferio Occidental, *B. tabaci* fue observada por primera vez en 1894, pero aparte de ser el vector del rizado de la hoja de algodón, raramente tuvo importancia económica antes de 1975 (Henneberry *et al.* 1998). Desde mediados de los años 1980, esta plaga empezó a ampliar su ámbito de hospedantes y a causar alteraciones fisiológicas desconocidas hasta entonces. Al mismo tiempo, surgieron poblaciones inusualmente altas en California y Arizona, lo cual llevó al cuestionamiento de la identidad de *B. tabaci*. Tras varios años de estudio (Henneberry *et al.* 1998), resultó la descripción de una nueva especie, *B. argentifolii*, sobre lo cual aún hay polémica. La validez del estatus de nueva especie conferido al biotipo **B** con base en estudios sobre su incompatibilidad reproductiva con el biotipo **A**, en su caracterización morfológica y en el análisis molecular (Brama *et al.* 1994), aún es incierto, aunque se reconoce que tiene características particulares, distintivas (Henneberry *et al.* 1998, De Barro 2000).

Durante el último decenio, el ámbito geográfico de *B. tabaci* ha continuado expandiéndose, lo cual ha convertido en una plaga seria de hortalizas y en varios cultivos no colonizados anteriormente, tanto en países de Centro y Suramérica, como del Lejano Oriente (Hilje 1998, Sumalde y Salinas 1999). Así, la predicción de Gennadius, de que esta especie tenía el potencial de convertirse en una plaga muy dañina, se ha hecho real.

En la actualidad, los estudios sobre *B. tabaci* se bifurcan. Por un lado, la aparición de razas asociadas con hospedantes específicos, nuevos biotipos, y posiblemente nuevas especies, revela cambios activos en el proceso de especiación. Por consiguiente, con su casi un siglo de historia conocida, esta especie representa un tema interesante para el estudio de posibles cambios microevolutivos. Por otra parte, es una de las plagas más perjudiciales, mundialmente, por lo que la prevención de los daños presentes y futuros tiene una importancia medular en el campo agrícola.

Los cambios en el estatus taxonómico de *B. tabaci* podrían ser el resultado de mutaciones recientes, de la selección sobre los tipos ya existentes, o ambos. En cualquier caso, cabría haber esperado la existencia de múltiples biotipos y razas desde que se detectó, hace muchos años, la gran variación morfológica propia de esta especie (e.g. Mound 1963), lo cual de hecho originó más de 10 sinónimos de *B. tabaci*, históricamente (Henneberry *et al.* 1998).

Los factores principales que contribuyen al rápido proceso de especialización en moscas blancas, y posiblemente de especiación, también se conocen, y son los siguientes:

1. El amplio ámbito, tanto geográfico como de plantas hospedantes, pueden conducir al surgimiento de diferencias alopatridas. Por ejemplo, hay varios biotipos diferentes del **B** en España (Del Barro *et al.* 2000), los cuales podrían haberse desarrollado en condiciones aisladas, en relación con el ubicuo biotipo **A**, u otros biotipos que eran o son propios de la región mediterránea. El desarrollo de razas simpátridas de *B. tabaci* asociadas con hospedantes específicos a la planta han sido informados por Legg (1996), quien notó que los individuos presentes en algodón y camote no colonizan o sobreviven en yuca, mientras que los de la yuca colonizan el algodón en forma limitada; sin embargo, los adultos que emergieron del algodón retuvieron la habilidad de colonizar la yuca, lo cual confirma que esta discriminación tiene una base genética.

2. Factores genéticos, incluyendo: a) las poblaciones ampliamente distribuidas de mosca blanca podrían contener subgrupos aislados, conducentes a la segregación; b) La naturaleza de las poblaciones de mosca blanca, que aumentan a niveles muy altos y después disminuyen a pocos individuos, debido a la ausencia de hospedantes adecuados, clima severo o tratamientos con insecticidas, sugieren un mecanismo de "ciclo de erupción-colisión" (Carson 1968); por tanto, la derivagenética originada un "cuello de botella" poblacional podría variar la estructura genética de la población y permitir a la selección natural actuar sobre las nuevas composiciones genómicas; c) El mecanismo arrenotóquico de determinación del sexo favorece la rápida evolución, debido a que los genes recesivos dañinos son eliminados rápidamente de la población en los machos haploides (Price 1996).
3. Las actividades humanas intensifican el proceso de especialización, en la medida en que se proporcionan grandes cantidades de fuentes alimenticias, homogéneas y estables, y se incrementa la presión selectiva con insecticidas. Esto a su vez conduce al surgimiento de altas poblaciones de mosca blanca, al aumento de resistencia y a procesos como el de hormoligosis, todo lo cual origina altas poblaciones que difieren parcialmente de las generaciones previas.
4. Las nuevas tecnologías genéticas, sobre todo aquellas que emplean métodos moleculares (p.ej. PCR) permiten incrementar nuestro reconocimiento de especializaciones genéticas, pues posibilitan la diferenciación entre razas que anteriormente eran indistinguibles usando métodos convencionales

Finalmente, podría ser valioso especular sobre la interfase entre los cambios microevolutivos que están ocurriendo en *B. tabaci* y su estatus como plaga agrícola, y preguntarnos "¿Qué podemos esperar, y qué podemos hacer al respecto?" .

Excepto por la transmisión de enfermedades virales, la historia con los problemas asociados a *B. tabaci* realmente son reiterativos. El surgimiento de brotes poblaciones desmesurados causa daños enormes, los cuales no pueden controlarse ni siquiera con la aplicación frecuente de insecticidas, técnicas sofisticadas de manejo. Unos pocos años después, el problema se re-

duce un poco, originando una condición más estable y controlable durante la cual, en contraste con la fase inicial, hay mayor apertura para utilizar tecnologías de manejo integrado de plagas (MIP).

Este proceso evoca lo que acontece después del establecimiento de una especie invasora. Es decir, hay una fase explosiva, en la cual el invasor puede aprovecharse de su nueva capacidad para explotar los recursos locales inalterados, la cual es seguida por una fase más equilibrada en que la resistencia local -incluyendo los enemigos naturales, las defensas de las plantas hospedantes y las limitaciones climáticas- se materializa. El nuevo nivel poblacional alcanzado es típico de las condiciones locales bajo las que se ha desarrollado. Por tanto, si consideráramos a los biotipos y estirpes de *B. tabaci* como invasores, deberíamos esperar que, tras la fase de brote, la población se estabilizará en diferentes cultivos y condiciones, a diferentes niveles, dependiendo del clima, la disponibilidad de hospedantes adecuados, y las prácticas de manejo de plagas empleadas.

Este razonamiento lleva a las siguientes conclusiones prácticas:

1. Podemos esperar brotes severos, generalizados y difícilmente controlables en los primeros años después de las invasiones. Estas normalmente no pueden ser manejadas por los agricultores en forma individual, y deben tratarse a nivel del Estado o del país, en cooperación con ellos. En esta fase debería adoptarse un enfoque diferente, hacia los "brotes invasivos" iniciales, en contraposición con los "brotes estabilizados" posteriores (Gerling 1996).
2. Es crítico que el manejo, incluyendo el empleo de enemigos naturales, se implemente tan pronto como sea viable. Esto es especialmente importante, puesto que los riesgos del desarrollo de resistencia propios de los "brotes invasivos" son sustanciales, y las estirpes resistentes continuarán hacia la fase de "brotes estabilizados, dificultando los esfuerzos en MIP en el futuro.
3. El descubrimiento *per se* y la descripción de nuevos biotipos tiene poco valor, a menos que su relación con rasgos funcionales sea dilucidada, como una herramienta para mejorar el entendimiento biológico, ecológico y agrícola del problema, de modo que ello permita mejorar su manejo.

Agradecimientos

Estoy en deuda con muchos colegas, por su ayuda y consejo, y en particular con la Srta. N. Paz, y los doctores J. Brown, (Universidad de Arizona). P. DeBarro, (CSIRO, Canberra, Australia), I. Denholm (Rothamstead Experiment Station, Reino Unido) M. Guershon y

D. Wool (Universidad de Tel Aviv, Israel), D. Hendrix, T.J. Henneberry y M. Salvucci (USDA, Phoenix, Arizona), Estrella Hernández-Suárez (ICIA, Tenerife, España), M. Inbar (Universidad de Haifa, Israel), B. Roitberg (Universidad Simon Fraser, Canadá) y J. Rosenheim (Universidad de California).

Literatura citada

- Bernays, EA. 1999a. Plasticity and the problem of choice in food selection. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 92:944-951.
- Bernays, EA. 1999b. When host choice is a problem for a generalist herbivore: experiments with the whitefly, *Bemisia tabaci*. *Ecol. Entomol.* 24:260-267.
- Byrne, DN. 1999. Migration and dispersal by the Sweetpotato whitefly, *Bemisia tabaci*. *Agr. Forest Meteorol.* 97:309-316.
- Byrne, DN; Houck, MA. 1990. Morphometric identification of wing polymorphism in *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Homoptera: Aleyrodidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 83:487-493.
- Byrne, DN; Bellows, TS Jr. 1991. Whitefly Biology. Annual Review of Entomol. 36:431-457.
- Carson, HL. 1968. The population flush and its genetic consequences, pp. 123-137. In Lewontin RC Ed. Population biology and evolution. Syracuse, New York.
- De Barro, PJ; Driver, F; Trieman, JH; Curran, J. 2000. Phylogenetic relationships of world populations of *Bemisia tabaci* using ribosomal ITS1. *Molecular Phylogeny and Evolution.* 16 (1):29-36.
- Dittrich, V; Uk, S; Ernst, GH. 1990. Chemical Control and Insecticide resistance in Whiteflies, pp. 263-286. In Gerling, D. Ed. Whiteflies, Their Bionomics, Pest Status and Management. Intercept Ltd. Andover, Hants. UK.
- Gennadius, P. 1889. Disease of tobacco plantations in the Trikonía. The aleurodid of tobacco Ellenike Georgia 5:1-3.
- Gerling, D. Ed. 1990. Whiteflies their bionomics, pest status and management. Intercept Ltd. Andover, Hants. UK 348 p.
- Gerling, D. 1996 Status of *Bemisia tabaci* in the Mediterranean Countries: Opportunities for biological control. *Biol. Cont.* 6:11-22.
- Gerling, D; Lindenbaum, M. 1991. Host-plant related behavior of *Bemisia tabaci*. *WPRS Bull.* 14:83-88.
- Gerling, D; Mayer, RT. Ed. 1996. *Bemisia*: 1995 taxonomy, biology, damage, control and management. Intercept Ltd. Andover, Hants. UK.
- Guershon, M. 1997. Tritrophic level interactions in different phenotypes of whitefly nymphs Ph.D. Dissertation. Tel Aviv University, Israel.
- Guershon, M; Gerling, D. 1994. Defense of a sessile host against parasitoids: *Aleyrodes singularis* vs. *Encarsia* spp. *Norwegian J. Agric. Sci.* 16:255-260.
- Henneberry, TJ; Toscano, NC; Castle, SJ. 1998. *Bemisia* spp. (Homoptera: Aleyrodidae) in the United States, pest status, and management. *Recent Res. Devel. Entomol.* 2:151-161
- Hilje, L. 1998. Un modelo de colaboración agrícola internacional para el manejo de moscas blancas y geminivirus en América Latina y el Caribe. *Manejo Integrado de Plagas (Costa Rica)* 49:1-9.
- Husain, MA; Trehan, KN. 1933. The life-history, bionomics and control of the white-fly of cotton (*Bemisia gossypiperda* M. & L.). *Indian J. Agr. Sci.* 3:701-753.
- Inbar, M; Doostdar, H; Mayer, RT. 1999a. Effects of sessile whitefly nymphs (Homoptera: Aleyrodidae) on leaf-chewing larvae (Lepidoptera: Noctuidae). *Environ. Entomol.* 28:353-357.
- Inbar, M; Doostdar, H; Leibe, GL; Mayer, RT. 1999b. The role of plant rapidly induced responses in asymmetric interspecific interactions among insect herbivores. *J. Chem. Ecol.* 25:1961-1979.
- Isaacs, R; Byrne, DN. 1998. Aerial distribution, flight behaviour and eggload: their inter-relationship during dispersal by the sweetpotato whitefly. *J. Anim. Ecol.* 67:741-750.
- Legg, JP. 1996. Host-associated strains within Ugandan populations of the whitefly *Bemisia tabaci* (Genn.), (Hom. Aleyrodidae). *J. Appl. Entom.* 120:523-527.
- Lu, Z; Chen, J; Percy, RG; Zeiger, E. 1997. Photosynthetic rate, stomatal conductance and leaf area in two cotton species (*Gossypium barbadense* and *Gossypium hirsutum*) and their relation with heat resistance and yield. *Aust. J. Plant Physiol.* 24:693-700.
- Mound, LA. 1963. Host-correlated variation in *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Homoptera: Aleyrodidae). *Proc. Roy. Entomol. Soc.* 38:10-12.
- Perring, TM; Cooper, AD; Rodríguez, RJ; Farrar, CA; Bellows, TS Jr. 1993. Identification of a Whitefly Species by Genomic and Behavioral Studies. *Science* 259:74-77.
- Price, PW. 1996. *Biological Evolution* New York, Saunders College.
- Sachs, Y. 1994. Landmarks for the development of *Bemisia tabaci* infestations in Israel. *Phytoparasitica* 22:347-348.
- Salvucci, ME. 2000. Sorbitol Accumulation in Whiteflies: Evidence for a Role in Protecting Proteins During Heat Stress. *J. Thermal Biol.* 25 (5):353-361.
- Salvucci, ME; Stecher, DS; Henneberry, TJ. 1999. Heat Shock Proteins in Whiteflies, an Insect that Accumulates Sorbitol in Response to Heat Stress. *J. Thermal Biol.* 25 (5):363-371.
- Salvucci, ME; Wolfe, GR; Hendrix, DL. 1997. Effect of sucrose concentration on carbohydrate metabolism in *Bemisia argentifolii*: Biochemical mechanism and physiological role for trehalulose synthesis in the silverleaf whitefly. *J. Insect Physiol.* 43:457-464.
- Sumalde, AC; Salinas, MD. 1999. Some whiteflies in the Philippines. Laguna, Philippines, Museum of Natural History, University of the Philippines Los Baños.
- van Lenteren, JC; Noldus, LPJJ. 1990. Whitefly-plant relationships: behavioural and ecological aspects, pp. 47-89. In D. Gerling, Ed. Whiteflies: their bionomics, pest status and management Andover, Hants. UK, Intercept Ltd.
- Wolfe, GR; Hendrix, DL; Salvucci, ME. 1998. A thermoprotective role for sorbitol in the silverleaf whitefly. *J. Insect Physiol.* 44:597-603.