

# Efectos de dosis subletales

ENRIQUE VARGAS OSUNA

1. Introducción .....	374
2. Las infecciones subletales causadas por baculovirus.....	374
2.1. Alteraciones del desarrollo .....	375
2.2. Alteraciones de la reproducción .....	377
2.3. Alteraciones de la longevidad de adultos.....	378
3. Mecanismos responsables .....	379
4. La transmisión vertical de baculovirus por los adultos.....	380
5. Las infecciones latentes .....	381
6. Conclusiones .....	382
7. Bibliografía .....	383

## 1. Introducción

La mayoría de los estudios de las infecciones causadas por patógenos en insectos se han centrado en el efecto directo de mortalidad y sus consecuencias inmediatas en las poblaciones de especies susceptibles. Sin embargo, existe suficiente evidencia de que las enfermedades de insectos pueden también afectar de forma crónica a los estados inmaduros del huésped originando, en un primer término, mayor susceptibilidad a otros agentes de mortalidad. Aunque las enfermedades crónicas permiten al insecto continuar su desarrollo, se pueden dar alteraciones que se manifiesten durante el crecimiento y metamorfosis, así como en el estado adulto. La consideración de estos efectos diferidos tiene un gran interés por la clara repercusión que tienen en la dinámica poblacional de las especies susceptibles (MYERS, 1993; GINZBURG Y TANEYHILL, 1994).

El desarrollo de enfermedades crónicas causadas por virus está bien documentado en insectos (EVANS Y ENTWISTLE, 1987). Así, por ejemplo, las infecciones por virus de la poliedrosis citoplásmica (VPC, Reoviridae) causan reducción de alimentación y se produce contaminación de las heces acompañada de diarrea, debido a la pérdida de integridad y la lisis de las células columnares del mesenterón (PAYNE, 1981). Como consecuencia de ello, se prolonga el tiempo de desarrollo larvario, se puede presentar un incremento en el número de mudas y las larvas, pupas y adultos son de menor tamaño (MAGNOLER, 1974a). También es frecuente la emergencia de adultos malformados y, en los casos en que sea posible la copulación, tanto la fecundidad como la fertilidad se reducen considerablemente (NEILSON, 1965). En otras enfermedades víricas, como las causadas por iridovirus en *Helicoverpa zea* (SIKOROWSKI Y TYSON, 1984), las larvas infectadas tienen un período de desarrollo más prolongado en comparación con las sanas y las hembras procedentes de las larvas infectadas puede tener menor fecundidad como consecuencia de la continua degradación del cuerpo graso y de la epidermis.

## 2. Las infecciones subletales causadas por baculovirus

Las epizootias naturales, causadas por los baculovirus en las poblaciones de insectos, principalmente lepidópteros, se caracterizan por una alta mortalidad de los últimos estadios larvarios y la liberación al medio de grandes cantidades de inóculo, tal como corresponde con la dinámica de transmisión horizontal (WOOD Y ELKINTON, 1987). Dado que la replicación de los baculovirus se ve obstaculizada durante la fase de pupa (STAIRS, 1965; EVANS, 1983; WHITLOCK, 1977), la exposición de este inóculo a larvas desarrolladas puede resultar en infecciones subletales, que permitan la persistencia del patógeno mediante mecanismos de transmisión transtadial e, incluso, de transmisión del virus a la siguiente generación a través de la oviposición de los adultos.

Estas infecciones subletales o crónicas pueden no sólo jugar un importante papel en la estrategia replicativa de este grupo de virus entomopatógenos, sino

también repercutir de forma importante en la dinámica poblacional del huésped. Así, epizootias por baculovirus, originadas en situaciones de altas densidades poblacionales de los fitófagos, se han relacionado con reducciones de fecundidad de los adultos supervivientes (MYERS, 1988) y, después de aplicaciones de VPN en campo contra larvas de *Choristoneura fumiferana*, se ha señalado reducción del porcentaje de viabilidad de huevos (MORRIS *et al.*, 1974).

Actualmente existen suficientes pruebas experimentales de que los baculovirus, independientemente de su acción letal, pueden causar efectos diferidos en los individuos que ingieren dosis subletales (CORY *et al.*, 1997). Por tanto, para la valoración insecticida de los baculovirus en la lucha contra las plagas agrícolas y forestales, los efectos subletales deben ser necesariamente considerados. Aún más si se tiene en cuenta que al aplicar un insecticida a base de baculovirus sobre una población larvaria heterogénea, una parte de la misma sobrevivirá al tratamiento al ingerir dosis subletales del patógeno, dado que la susceptibilidad a la infección por baculovirus está inversamente relacionada con la edad de las larvas (SHAPIRO *et al.*, 1986) y que los baculovirus tienen una baja persistencia fuera del huésped, en gran medida por el efecto inactivador de la radiación ultravioleta (JAKES, 1977). El conocimiento de los efectos de dosis subletales de los baculovirus adquiere un gran valor para el control de especies fitófagas con más de una generación al año, por la repercusión que el tratamiento puede tener en las generaciones siguientes a las del tratamiento.

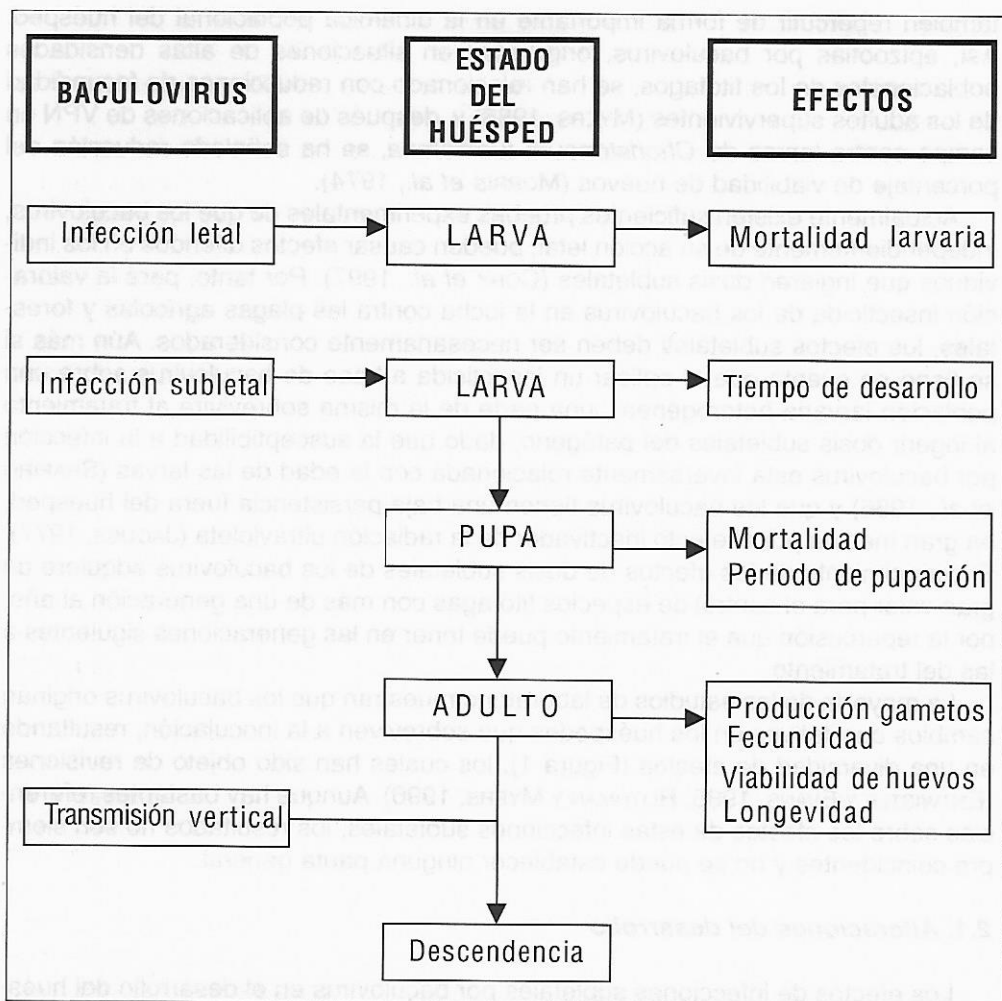
La mayoría de los estudios de laboratorio muestran que los baculovirus originan cambios cualitativos en los huéspedes que sobreviven a la inoculación, resultando en una diversidad de efectos (Figura 1), los cuales han sido objeto de revisiones (ENTWISTLE Y EVANS, 1985; ROTHMAN Y MYERS, 1996). Aunque hay bastantes referencias sobre los efectos de estas infecciones subletales, los resultados no son siempre coincidentes y no se puede establecer ninguna pauta general.

## 2.1. Alteraciones del desarrollo

Los efectos de infecciones subletales por baculovirus en el desarrollo del huésped sólo han sido estudiados en algunas especies. La respuesta más común es un incremento, tanto en el tiempo de desarrollo larvario como en la duración del estado de pupa.

Incrementos significativos del tiempo de desarrollo larvario han sido obtenidos después de tratamientos con dosis subletales de VPN en larvas de 8 días de edad de *Mythimna separata* (PATIL *et al.*, 1989) y en larvas de cuarto y quinto estadios de *Mamestra brassicae* (GOULSON Y CORY, 1995). Por el contrario, en otros trabajos no se han detectado cambios en el periodo de desarrollo larvario, como ocurre en larvas de *Trichoplusia ni* (VAIL Y HALL, 1969a), *Lymantria dispar* (MAGNOLIER, 1974b) y *Spodoptera littoralis* (VARGAS-OSUNA Y SANTIAGO-ÁLVAREZ, 1988) tratadas con sus respectivos VPN, y en larvas de *Plodia interpunctella* tratadas con VG (MARDAN Y HAREIN, 1984).

En cuanto a la duración del estado de pupa, los resultados son también variables en función del sistema baculovirus y especie huésped. Se han señalado



**Figura 1.** Representación esquemática de los principales efectos originados por las infecciones subletales de baculovirus en los diferentes estados de desarrollo del huésped.

aumentos significativos en el periodo de pupación después de tratamientos con VPN en *M. brassicae* (GOULSON Y CORY, 1995) y en *M. separata* (PATIL *et al.*, 1989). Sin embargo, este periodo no se ha visto afectado al tratar larvas de *H. zea* (LUTTRELL *et al.*, 1982), de *S. littoralis* (VARGAS-OSUNA Y SANTIAGO-ÁLVAREZ, 1988) y de *Spodoptera ornithogali* (YOUNG, 1990) con sus respectivos VPN, y larvas de *Sesamia nonagrioides* (MELAMED-MADJAR Y RACCAH, 1979) con VG. En el caso del VPN de *S. littoralis*, aunque las larvas fueran tratadas en los últimos estadios no se encontró ningún efecto en la duración del estado de pupa (VARGAS-OSUNA Y SANTIAGO-ÁLVAREZ, 1988).

Algunos trabajos han estudiado la influencia de las infecciones subletales en el tiempo total de desarrollo, desde la inoculación de las larvas hasta la emergencia de los adultos. El tratamiento con VPN de larvas de 10 días de edad de *Epiphyas postvittana* no afectó al tiempo de desarrollo hasta adulto (GEIER Y OSWALD, 1977) y lo mismo ocurrió con larvas de los tres primeros estadios de *P. interpunctella* tratadas con VG; sin embargo, cuando el tratamiento fue dirigido contra larvas L<sub>4</sub> y L<sub>5</sub>, el tiempo total de desarrollo se modificó significativamente (SAIT *et al.*, 1994).

Las pupas procedentes de larvas tratadas con baculovirus no suelen mostrar alteraciones derivadas de las infecciones subletales, dando lugar a porcentajes normales de emergencia de adultos, tal y como se ha señalado para los VPN de *S. littoralis* (SANTIAGO-ÁLVAREZ Y VARGAS-OSUNA, 1986), *Spodoptera frugiperda* (PERELLE Y HARPER, 1986) y *T. ni* (VAIL Y HALL, 1969b). Tan sólo Abul-Nasr *et al.* (1979) han citado un ligero aumento de malformaciones en adultos procedentes de larvas de *S. littoralis* tratadas con su VPN (ABUL-NASR *et al.*, 1979).

## 2.2. Alteraciones de la reproducción

Los efectos de dosis subletales de baculovirus sobre la reproducción del huésped han sido más estudiados que sobre el desarrollo (GOULSON Y CORY, 1995). Los adultos procedentes de larvas tratadas pueden presentar alteraciones reproductivas que se manifiestan principalmente en reducciones de fecundidad, viabilidad de huevos y capacidad copuladora.

Hay bastantes referencias que señalan disminuciones significativas de fecundidad de hembras, como en *H. zea* (LUTTRELL *et al.*, 1982), *Pseudoplusia includens* (YOUNG Y YEARIAN, 1982), *M. separata* (PATIL *et al.*, 1989), *S. ornithogalli* (YOUNG, 1990) y *Malacosoma californicum pluviale* (ROTHMAN Y MYERS, 1994) tratadas con sus respectivos VPN y en *S. nonagrioides* (MELAMED-MADJAR Y RACCAH, 1979) y *P. interpunctella* (SAIT *et al.*, 1994) tratadas con VG.

Hay ejemplos en los que se han citado reducciones significativas de la fecundidad en función del estadio en el que son tratadas las larvas, siendo el efecto más evidente cuando las infecciones tienen lugar en los últimos estadios que en los primeros. El VPN de *P. includens* causa reducción de fecundidad cuando las larvas son tratadas en el último estadio, pero no cuando el tratamiento se efectúa en estadios precedentes (YOUNG Y YEARIAN, 1982), y en el VG de *P. interpunctella* hay diferencias significativas cuando las larvas son tratadas en L<sub>2</sub>, L<sub>3</sub> y L<sub>5</sub>, no ocurriendo así en L<sub>1</sub> y L<sub>4</sub> (SAIT *et al.*, 1994).

Algunos estudios, por el contrario, no han detectado cambios en la fecundidad, tales como los realizados con los VPN de *E. postvittana* (GEIER Y OSWALD, 1977), *S. frugiperda* (PERELLE Y HARPER, 1986), *S. littoralis* (VARGAS-OSUNA Y SANTIAGO-ÁLVAREZ, 1988) y *M. brassicae* (GOULSON Y CORY, 1995). Vargas-Osuna y Santiago-Álvarez (1988) no obtienen diferencias significativas en la fecundidad de parejas de *S. littoralis* en las que uno de los dos miembros o ambos proceden de larvas tratadas con VPN, sin que exista tampoco influencia del estadio larvario en el que se realiza el tratamiento.



La reducción de viabilidad de los huevos puestos por adultos procedentes de larvas tratadas con baculovirus ha sido reconocida en estudios de laboratorio, tanto en tratamientos con VPN de larvas de último estadio de *P. includens* (YOUNG Y YEARIAN, 1982) o de larvas de diferentes estadios (L<sub>3</sub>, L<sub>4</sub>, L<sub>5</sub> y L<sub>6</sub>) de *S. littoralis* (VARGAS-OSUNA Y SANTIAGO-ÁLVAREZ, 1988), como en tratamientos con VG en larvas de *S. nonagrioides* (MELAMED-MADJAR Y RACCAH, 1979) y larvas L<sub>2</sub>, L<sub>3</sub>, L<sub>4</sub> y L<sub>5</sub> de *P. interpunctella* (Sait *et al.*, 1994). En otros estudios con VPN no se ha encontrado efecto alguno sobre la viabilidad de huevos, como en *S. frugiperda* (PERELLE Y HARPER, 1986), *Spodoptera exigua* (SMITS Y VLAK, 1988), *L. dispar* (MURRAY *et al.*, 1991) y *M. brassicae* (GOULSON Y CORY, 1995).

En especies cuyos machos copulan reiteradas veces a lo largo de su vida, los efectos adversos que las infecciones subletales producen en su reproducción van a tener una gran incidencia en el potencial biótico de la especie. Se han citado reducciones importantes del potencial reproductor en copulaciones entre machos de *S. littoralis* tratados con VPN y hembras no tratadas (VARGAS-OSUNA Y SANTIAGO-ÁLVAREZ, 1988). Estos machos no presentan alteraciones en el desarrollo del sistema reproductor con respecto a machos no tratados (ALDEBIS *et al.*, 1993) y, además, mantienen su actividad copuladora al mismo nivel que éstos (VARGAS OSUNA Y SANTIAGO-ÁLVAREZ, 1987); sin embargo, los huevos puestos por las hembras que copulan con ellos presentan una disminución significativa del porcentaje de viabilidad que se mantiene durante todas las copulaciones del macho (SANTIAGO-ÁLVAREZ Y VARGAS-OSUNA, 1988). Sait *et al.* (1994) han encontrado también reducciones de fecundidad de hembras y viabilidad de huevos en las copulaciones de machos de *P. interpunctella* tratados con VG en estado de larva. Sin embargo, este efecto no se ha podido demostrar con el VG de *S. nonagrioides* (MELAMED-MADJAR Y RACCAH, 1979).

Una de las causas de la reducción de viabilidad de huevos producida por infecciones subletales de VPN en *S. littoralis* es la más lenta producción de paquetes de esperma eupireno en los testículos (ALDEBIS, 1988). Una menor producción de esperma también se ha citado en machos de *P. interpunctella* tratados con dosis subletales de VG (SAIT *et al.*, 1997). Sin embargo, en ambos estudios no parece ser ésta la única razón del descenso del porcentaje de viabilidad de huevos.

### **2.3. Alteraciones de la longevidad de adultos**

La mayor parte de los trabajos que han estudiado la influencia de baculovirus en la longevidad de adultos procedentes de larvas tratadas con dosis subletales no han encontrado alteraciones. Solamente con el VPN de *M. separata* se han citado reducciones significativas de la longevidad (PATIL *et al.*, 1989), mientras que no se ha detectado ninguna alteración con los VPN de *S. littoralis* (ABUL-NASR *et al.*, 1979; VARGAS-OSUNA Y SANTIAGO-ÁLVAREZ, 1988), *S. ornitogalli* (YOUNG, 1990), *T. ni* (VAIL Y HALL, 1969a), *H. zea* (LUTTRELL *et al.*, 1982) y *P. includens* (YOUNG Y YEARIAN, 1982), ni con el VG de *P. interpunctella* (SAIT *et al.*, 1994).

### 3. Mecanismos responsables

No se conocen bien los mecanismos responsables de los efectos subletales de los baculovirus. En primer lugar, no se sabe si el virus permanece dentro del huésped hasta que se manifiesta el efecto, o si las alteraciones encontradas se dan simplemente como resultado de trastornos fisiológicos relacionados con las primeras etapas del proceso infeccioso (CORY *et al.*, 1997).

Los baculovirus son capaces de permanecer en los sucesivos estados de desarrollo de algunas especies, permitiendo la transmisión vertical del virus a la descendencia. Cuerpos de oclusión de baculovirus se han encontrado en pupas de *S. exigua* (GUIMARAES, 1996), en la hemolinfa de adultos de *Spodoptera litura* (SANTHARAN Y JAYARAJ, 1989) y en pupas y adultos del himenóptero *Diprion hercyniae* (BIRD, 1953). Recientemente, mediante la reacción en cadena de la polimerasa (PCR) se ha detectado, en el cuerpo graso de insectos pertenecientes a una población de *M. brassicae* de laboratorio, fragmentos de ADN específicos de la poliedrina de VPN (HUGHES *et al.*, 1993; 1997). Estos autores demuestran la presencia de estas secuencias en todos los estados de desarrollo del insecto, desde huevo a adulto.

Después de tratamientos de larvas con VPN se han observado cuerpos de oclusión poliédricos en las pupas de *T. ni* (VAIL Y HALL, 1969b; VAIL Y GOUGH, 1970) y en pupas y adultos de *S. frugiperda* (FUXA Y RICHTER, 1991; FUXA *et al.*, 1992) y *L. dispar* (SHAPIRO Y ROBERTSON, 1987). Así mismo, en pupas de *S. nonagrioides* provenientes de larvas tratadas con VG se han encontrado cuerpos de oclusión en el 60% de los individuos; estas pupas presentaban además una incompleta pigmentación de los primeros segmentos abdominales (MELAMED-MADJAR Y RACCAH, 1979). Conviene destacar que estos resultados se basan en observaciones microscópicas sin que se haya identificado el virus en los estados postlarvales para confirmar que se trata del mismo virus inoculado. Esto es posible actualmente mediante técnicas de biología molecular para la identificación del ADN viral. Así, por hibridación de ADN se ha demostrado la presencia de VPN en pupas de *L. dispar* procedentes de larvas tratadas en los últimos estadios larvarios, mientras que en los adultos los resultados fueron negativos (MURRAY *et al.*, 1991).

La utilización de parte de las reservas energéticas del huésped para resistir y combatir al patógeno se ha señalado como una posible explicación de los efectos observados en infecciones producidas por otros virus entomopatógenos (WYIGUL Y SIKOROWSKI, 1978; 1991; SIKOROWSKI Y THOMPSON, 1979). En el caso de los baculovirus, un mecanismo potencial para combatir al patógeno es la sustitución de las células columnares del mesenterón infectadas (KEDDIE *et al.*, 1989; ENGELHARD Y VOLKMAN, 1995), lo que debe tener un coste para la larva en términos de utilización de recursos que de otra manera se dirigirían a otros procesos, principalmente relacionados con el crecimiento y desarrollo del huésped.

Cambios hormonales y enzimáticos, asociados a infecciones por baculovirus, (SUBRAHMANYAN Y RAMAKRISHNAN, 1980; 1981; O'REILLY Y MILLER, 1989; BURAND Y PARK, 1992; PARK *et al.*, 1993), pueden explicar los efectos en el desarrollo del

huésped o en la producción de esperma y huevos viables (RIDDIFORD Y WILLIAMS, 1967; GELBIC Y METWALLY, 1981).

Por último, conviene señalar la importancia del método de inoculación de las larvas en los ensayos diseñados para el estudio de los efectos diferidos de baculovirus. Sait *et al.* (1994) han criticado la técnica de mantener las larvas durante largos periodos de tiempo con dieta semisintética contaminada sin fijar la cantidad de alimento ingerido por las mismas. Las larvas más pequeñas y que se desarrollan más lentamente son las que tienen más posibilidades de sobrevivir, pues ingieren menor cantidad de inóculo y más lentamente. Esta selección, más que la propia infección subletal, podría ser la causa de cambios encontrados en los supervivientes al tratamiento. En estos casos, sólo se puede asegurar que los efectos observados se deben realmente a las infecciones subletales, si se logra detectar el virus en los tejidos de las larvas supervivientes.

#### 4. La transmisión vertical de baculovirus por los adultos

Los procesos de transmisión de patógenos determinan la dispersión y persistencia de éstos y su influencia en la dinámica poblacional de la especie huésped. En poblaciones naturales de insectos, la transmisión de los patógenos probablemente consista en una combinación de transmisión horizontal y vertical (FINE, 1984). En la transmisión horizontal, los patógenos son transmitidos entre los individuos huéspedes de la misma generación, mientras que la transmisión vertical ocurre de una generación a la siguiente y puede realizarse a través de los adultos (ANDREADIS, 1987), bien por contaminación de la superficie externa del huevo durante la oviposición (transovo), o bien por la incorporación del virus en el oocito (transovarial).

En teoría, la existencia de transmisión vertical tiene importantes implicaciones epizootiológicas permitiendo la persistencia del patógeno a relativamente bajas densidades de la población larvaria. El tiempo de desarrollo de los individuos infectados es comparativamente más largo que los sanos por lo que el patógeno puede multiplicarse en mayor medida en larvas de mayor edad y tamaño (ANDREADIS, 1987). Además, la transmisión vertical facilita la dispersión del virus al poder utilizar los procesos de dispersión y migración propios del huésped, lo que puede tener un gran valor en la prevalencia y distribución de infecciones por baculovirus en determinadas especies muy móviles y migratorias, como los lepidópteros *Spodoptera* spp., *Heliothis* spp. y *Helicoverpa* spp.

Entre los baculovirus, aunque la transmisión horizontal parece ser la ruta más común de dispersión, hay pruebas que parecen indicar que también se transmiten verticalmente (KUKAN, 1999). La existencia y la forma en que estos patógenos son transferidos a través de los diferentes estados de desarrollo del huésped y de los adultos a la descendencia influirá en la eficacia del control de poblaciones de insectos de importancia agrícola y forestal.

En las infecciones subletales se pueden presentar mecanismos de transmisión vertical, que permitan el paso del patógeno desde un estado del huésped al siguiente y a través de sucesivas generaciones. Esto ocurre en todos los grupos de



entomopatógenos, pero es más característico de los que presentan menor infectividad y producen enfermedades crónicas en sus huéspedes. Por ejemplo, en infecciones por VPC se ha comprobado que el patógeno permanece en el insecto adulto y éste puede transmitirlo a la descendencia (BELLEMARE Y BELLONCIK, 1981) por contaminación externa de los huevos.

Como ocurre con otros efectos subletales ya comentados, la presencia o ausencia de transmisión vertical de baculovirus varía según la especie huésped, la edad de la larva en el momento de la ingestión del inóculo y el tipo de virus (CORY *et al.*, 1997). Así, en las mismas condiciones de ensayo se ha encontrado transmisión vertical de VPN en *S. frugiperda*, mientras que el VPN de *Anticarsia gemmatalis* no fue transmitido a larvas de esta especie (FUXA Y RICHTER, 1993).

Transmisión vertical a la descendencia se ha detectado con los VPN de *M. separata* (NEELGUND Y MATHAD, 1978), de *P. includens* (YOUNG Y YEARIAN, 1982), de *S. exigua* (SMITS Y VLAK, 1988), de *S. litura* (SANTHARAM Y JAYARAJ, 1989), de *S. frugiperda* (FUXA Y RICHTER, 1991) y de *M. brassicae* (GOULSON Y CORY, 1995), y con el VG de *S. nonagrioides* (MELAMED-MADJAR Y RACCAH, 1979). Fuxa y Richter (1991) consiguieron incrementar los niveles de transmisión vertical del VPN de *S. frugiperda* mediante selección artificial, sugiriendo que en esta especie el potencial de transmisión vertical está determinado genéticamente.

No obstante, existen resultados contradictorios, como los obtenidos en larvas de *L. dispar*, que no transmitieron el VPN a la generación siguiente cuando fueron tratadas en cuarto estadio con dosis subletales (MURRAY *et al.*, 1991) y sí lo hicieron cuando el tratamiento se realizó de larvas de segundo estadio (SHAPIRO Y ROBERTSON, 1987). Esto puede estar relacionado con diferencias en la población de cría, el inóculo viral o la metodología utilizada.

De los resultados anteriores se desprende que los insectos que sobreviven a infecciones subletales de baculovirus pueden transmitir el virus a la descendencia en cantidades apreciables. No obstante, conviene señalar que en los grupos del testigo de los bioensayos referidos se detectó también mortalidad larvaria por el baculovirus, aunque en porcentajes mucho más bajos.

Hasta la fecha, los estudios de transmisión han medido la infección en función de la mortalidad y examen microscópico de los cadáveres para reconocer los cuerpos de inclusión. Debido a que esta técnica es poco sensible, pues no es capaz de detectar cantidades de cuerpos de inclusión menores que  $1 \times 10^6$  (KAUPP Y EBLING, 1993), se están aplicando técnicas de biología molecular como la hibridación del ADN, la PCR y otras, con mayor sensibilidad para la detección e identificación de pequeñas cantidades de baculovirus en los tejidos.

## 5. Las infecciones latentes

El fenómeno de las infecciones latentes en insectos, conocido desde hace tiempo, está estrechamente relacionado con los mecanismos de transmisión transestadial y vertical de los virus entomopatógenos.

La latencia puede definirse como la capacidad de un virus para persistir en las células de una especie huésped a lo largo de sucesivas generaciones sin causar síntomas reconocibles (ARUGA, 1970). En las infecciones latentes los virus no son generalmente detectados pero pueden ser transmitidos a la descendencia y desarrollar periódicamente síntomas agudos de infección, es decir, que la falta de virulencia es temporal, pudiendo el virus recuperar su actividad bajo determinadas condiciones no bien conocidas, entre las que se encuentran factores de estrés (PODWAITE Y MAZZONE, 1986; GUIMARAES *et al.*, 1998; FUXA *et al.*, 1999). Por tanto, el fenómeno de la latencia puede ser una forma de transmisión vertical de los virus que les permite asegurar su persistencia en los ecosistemas.

No se conoce bien la manera en que los baculovirus permanecen en estado oculto. Desde hace tiempo se han observado partículas virales en individuos mantenidos en insectario que no mostraban ningún signo de infección viral (SMITH, 1963). También se ha sugerido la existencia del virus en un estado diferente al de su forma activa, tal vez incorporándose al genoma de las células susceptibles o manteniéndose en el núcleo celular como material genético viral independiente (PODWAITE Y MAZZONE, 1986; KUKAN, 1999).

Fuxa *et al.* (1992), mediante microscopía electrónica de transmisión, han observado poliedros de forma inusual y sin viriones en los tejidos de adultos de *S. frugiperda* procedentes de larvas tratadas con VPN. Esto puede ser una prueba de la existencia del virus en un estado oculto, pues la síntesis de la proteína del cuerpo de oclusión está bajo control genético del ADN viral (GRANADOS Y WILLIAMS, 1986). Más recientemente, Hughes *et al.* (1993) han descrito en *M. brassicae* una infección latente de VPN que es transmitido por los adultos a las generaciones siguientes sin síntomas aparentes de enfermedad. El virus fue detectado en el cuerpo graso de los insectos mediante PCR.

De cualquier forma, son muchas las cuestiones que quedan aún por resolver, pues el estado oculto de los baculovirus y los mecanismos de activación de las infecciones siguen siendo desconocidos.

## 6. Conclusiones

Es un hecho comprobado que insectos que ingieren en estado de larva dosis subletales de baculovirus pueden mostrar alteraciones en estados de desarrollo posteriores. Estos efectos diferidos juegan un papel importante no sólo en la dinámica de las interacciones insecto-patógeno, sino también en la valoración de los baculovirus como agentes de control de plagas. En especial, han de ser considerados los efectos sobre la reproducción de la especie huésped, dada la gran repercusión que tiene sobre su potencial biótico.

Las infecciones subletales, junto a la posibilidad de permanencia del baculovirus en estado oculto, son importantes mecanismos de persistencia. En poblaciones larvarias con bajos niveles de infección, la posibilidad de transmisión vertical permite al virus persistir y mantener una fuente de inóculo suficiente para provocar epi-

zootias cuando se den condiciones más favorables, principalmente, mayores densidades de la población del huésped.

Los resultados recogidos en la literatura científica aportan importante información sobre las infecciones subletales y sus efectos diferidos en el huésped. Sin embargo muy pocos estudios han demostrado que el virus persista en los estados posteriores al del tratamiento y, mediante transmisión vertical, en las siguientes generaciones. Técnicas moleculares, tales como PCR o hibridación de ADN, pueden ser de gran ayuda para resolver muchas de estas cuestiones.

## 7. Bibliografía

- ABUL-NASR, S.E., E.D. AMMAR Y S.M. ABUL-ELA. 1979. *Effects of nuclear polyhedrosis virus on various developmental stages of the cotton leafworm, Spodoptera littoralis (Boisd.)*. Z. Angew. Entomol. **88**:181-187.
- ALDEBIS, H.K. 1988. *Evaluación de los efectos del VPN (Baculoviridae; Baculovirus), el Metopreno y el Fenoxicarb (RCI) sobre el macho de Spodoptera littoralis (Lepidoptera: Noctuidae)*. Tesis Doctoral. Universidad de Córdoba. España. 211 pp.
- ALDEBIS, H.K., E. VARGAS OSUNA Y C. SANTIAGO-ÁLVAREZ. 1993. *Desarrollo del sistema reproductor interno del macho de Spodoptera littoralis (Boisduval) (Lepidoptera: Noctuidae) tratado en estado de larva con el virus de la poliedrosis nuclear (Baculoviridae)*. Bol. San. Veg. Plagas **19**:3-9.
- ANDREADIS, T.G. 1987. *Transmission*, p. 159-176. En: J.R. Fuxa y Y. Tanada (ed.), *Epizootiology of insect diseases*. John Wiley & Sons, New York.
- ARUGA, H. 1970. *Induction of virus infections*, p. 499-530. En: E.A. Steinhaus (ed.), *Insect Pathology, an advanced treatise*. Academic Press, New York.
- BELLEMARE, N. Y S. BELLONCIK. 1981. *Etudes au laboratoire des effets d'une polyédrose cytoplasmique sur le ver gris blanc Euxoa scandens (Lepidoptère: Noctuidae Agrotinae)*. Ann. Soc. Entomol. Que. **26**:28-40.
- BIRD, F.T. 1953. *The effect of metamorphosis on the multiplication of an insect virus*. Can. J. Zool. **31**:300-303.
- BURAND, J.P. Y E.J. PARK. 1992. *Effect of nuclear polyhedrosis virus infection on the development and pupation of gypsy moth larvae*. J. Invertebr. Pathol. **60**:171-175.
- CORY, J.S., R.S. HAILS Y S.M. SAIT. 1997. *Baculovirus Ecology*, p. 301-339. En: L.K. Miller (ed.), *The baculoviruses*. Plenum Press, New York.
- ENGELHARD, E.K. Y L.E. VOLKMAN. 1995. *Developmental resistance in fourth instar Trichoplusia ni orally inoculated with Autographa californica M nuclear polyhedrosis virus*. Virology **209**:384-389.
- ENTWISTLE, P.H. Y H.F. EVANS. 1985. *Viral control*, p. 347. En: L.I. Gilbert y G.A. Kerkut (ed.), *Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology*. Pergamon Press, Oxford.
- EVANS, H.F. 1983. *The influence of larval maturation on responses of Mamestra*

- brassicae L. (*Lepidoptera: Noctuidae*) to nuclear polyhedrosis infection. Arch. Virol. **75**:163-170.
- EVANS, H.F. Y P.H. ENTWISTLE. 1987. *Viral diseases*, p. 257-322. En J.R. Fuxa y Y. Tanada (ed.), Epizootiology of insect diseases. John Wiley & Sons, New York.
- FINE, P.E.M. 1984. *Vertical transmission of pathogens in invertebrates*, p. 204-241. En: T.C. Cheng (ed.), Comparative pathobiology: pathogens of invertebrates. Plenum Press, New York.
- FUXA, J.R. Y A.R. RICHTER. 1991. *Selection for an increased rate of vertical transmission of Spodoptera frugiperda (Lepidoptera: Noctuidae) nuclear polyhedrosis virus*. Environ. Entomol. **20**:603-609.
- FUXA, J.R. Y A.R. RICHTER. 1993. *Lack of vertical transmission in Anticarsia gemmatilis (Lepidoptera: Noctuidae) nuclear polyhedrosis virus, a pathogen not indigenous to Louisiana*. Environ. Entomol. **22**:425-431.
- FUXA, J.R., E.H. WEIDNER Y A.R. RICHTER. 1992. *Polyhedra without virions in a vertically transmitted nuclear polyhedrosis virus*. J. Invertebr. Pathol. **60**:53-58.
- FUXA, J.R., J.Z. SUN, E.H. WEIDNER Y L.R. LAMOTTE. 1999. *Stressors and rearing diseases of Trichoplusia ni: Evidence of vertical transmission of NPV and CPV*. J. Invertebr. Pathol. **74**:149-155.
- GEIER, P.W. Y L.T. OSWALD. 1977. *The light-brown apple moth, Epiphyas postvittana (Walker). 1. Effect associated with contaminations by a nuclear polyhedrosis virus on the demographic performance of a laboratory strain*. Austr. J. Ecol. **2**:9-29.
- GELBIC, I. Y M. METWALLY. 1981. *Changes in the development of male germinal cells in Spodoptera littoralis caused by effects of juvenoids (Lepidoptera: Noctuidae)*. Acta Ent. Bohesmol. **81**:321-330.
- GINZBURG, L.R. Y D.E. TANEYHILL. 1994. *Population cycles of forest Lepidoptera: A maternal effect hypothesis*. J. Anim. Ecol. **63**:79-92.
- GOULSON, D. Y J.S. CORY. 1995. *Sublethal effects of baculovirus in the cabbage moth, Mamestra brassicae*. Biological Control **5**:361-367.
- GUIMARAES, F.R. 1996. *Caracterización morfológica, bioquímica y biológica de cepas de Nucleopolyhedrovirus (Baculoviridae) aisladas de poblaciones naturales de Spodoptera exigua Hübner (Lepidoptera: Noctuidae) con persistentes infecciones virales*. Tesis Doctoral. Universidad de Córdoba. España. 205 pp.
- GUIMARAES, F.R., H.K. ALDEBIS, C. SANTIAGO-ÁLVAREZ Y E. VARGAS-OSUNA. 1998. *Expresión de infecciones latentes causadas por VPN (Baculoviridae) en larvas de Spodoptera exigua Hübner (Lepidoptera, Noctuidae) sometidas a diferentes condiciones ambientales*. Bol. San. Veg. Plagas **24**:997-1002.
- GRANADOS, R.R. Y K.A. WILLIAMS. 1986. *In vivo infection and replication of baculoviruses*, p. 86-108. En R.R. Granados y B.A. Federici (ed.), The biology of baculoviruses. Vol. 1. Biological properties and molecular biology. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- HUGHES, D.S., R.D. POSEE Y L.A. KING. 1993. *Activation and detection of a latent baculovirus resembling Mamestra brassicae nuclear polyhedrosis virus in M. brassicae insects*. Virology **194**:608-615.



- HUGHES, D.S., R.D. POSEE Y L.A. KING. 1997. *Evidence for the presence of a low-level, persistent baculovirus infection of Mamestra brassicae insect*. J. Gen. Virol. **78**:1801-1805.
- JAQUES, R.P. 1977. *Stability of entomopathogenic viruses*. Misc. Publ. Entomol. Soc. Amer. **10**:99-116.
- KAUPP, W.J. Y P.M. EBLING. 1993. *Horseradish peroxidase labelled probes and enhanced chemiluminescence to detect baculoviruses in gypsy moth and eastern spruce budworm larvae*. J. Virol. Methods **44**:89-98.
- KEDDIE, B.A., G.W. APONTE Y L.E. VOLKMAN. 1989. *The pathway of infection of Autographa californica nuclear polyhedrosis virus in an insect host*. Science **243**:1728-1730.
- KUKAN, B. 1999. *Vertical transmission of Nucleopolyhedrovirus in insects*. J. Invertebr. Pathol. **74**:103-111.
- LUTTRELL, R.G., W.C. YEARIAN Y S.Y. YOUNG. 1982 *Effects of Elcar (Heliothis zea nuclear polyhedrosis virus) treatments on Heliothis spp.* J. GA. Entomol. Soc. **17**:211-221.
- MAGNOLER, A. 1974a. *Effects of a cytoplasmic polyhedrosis on larval and postlarval stages of the gypsy moth, Porthetria dispar*. J. Invertebr. Pathol. **23**:263-274.
- MAGNOLER, A. 1974b. *Bioassay of nucleopolyhedrosis virus of the gypsy moth, Porthetria dispar*. J. Invertebr. Pathol. **23**:190-196.
- MARDAN, A.H. Y P.K. HAREIN. 1984. *Susceptibility of malathion-resistant Indian meal moth, Plodia interpunctella (Hübner) (Lepidoptera: Pyralidae), to a granulosis virus*. Environ. Entomol. **13**:79-80.
- MELAMED-MADJAR, V. Y B. RACCAH. 1979. *The transstadial and vertical transmission of a granulosis virus from the corn borer Sesamia nonagrioides*. J. Invertebr. Pathol. **33**:259-264.
- MORRIS, O.N., J.A. ARMSTRONG, G.M. HOWSER Y J.C. CUNNINGHAM. 1974. *A 2-year study of virus-chemical insecticide combination in the integrated control of the spruce budworm, Choristoneura fumiferana (Tortricidae: Lepidoptera)*. Can. Entomol. **106**:813-824.
- MURRAY, K.G., K.S. SHIELDS, J.P. BURAND Y J.S. ELKINTON. 1991. *The effect of gypsy moth metamorphosis on the development of nuclear polyhedrosis virus infection*. J. Invertebr. Pathol. **57**:352-361.
- MYERS, J.H. 1988. *Can a general hypothesis explain population cycles of forest Lepidoptera?* Adv. Ecol. Res. **18**:179-242.
- MYERS, J.H. 1993. *Population outbreaks in forest Lepidoptera*. Am. Sci. **81**:240-251.
- NEELGUND, Y.F. Y S.B. MATHAD. 1978. *Transmission of nuclear polyhedrosis virus in laboratory population of the armyworm, Mythimna (Pseudaletia) separata*. J. Invertebr. Pathol. **31**:143-147.
- NEILSON, M.M. 1965. *Effects of a cytoplasmic polyhedrosis on adult Lepidoptera*. J. Invertebr. Pathol. **7**:306-314.
- O'REILLY, D.R. Y L.K. MILLER. 1989. *A baculovirus blocks insect molting by producing ecdysteroid UDP-glucosyl transferase*. Science **245**:1110-1112.
- PARK, E.J., J.P. BURAND Y C.M. YIN. 1993. *The effect of baculovirus infection on*



- ecdysteroid titer in gypsy moth larvae* (*Lymantria dispar*). J. Insect Physiol. **39**:791-796.
- PATIL, U.R., C.J. SAVANURMATH, S.B. MATHAD, P.I. ARALAGUPPI Y S.S. INGALHALLI. 1989. *Effects of nuclear polyhedrosis virus on the growth, development and reproduction in surviving generations on the armyworm Mythimna* (*Pseudaletia*) *separata* (Walker). J. Appl. Entomol. **108**:527-532.
- PAYNE, C.C. 1981. *Cytoplasmic polyhedrosis viruses*. En: E.W. Davidson (ed.). Pathogenesis of invertebrate microbial diseases. Allanheld Osmun, Totowa, New Jersey.
- PERELLE, A.H. Y J.D. HARPER. 1986. *An evaluation of the impact of sublethal doses of nuclear polyhedrosis virus in larvae on pupae, adults, and adult progeny of the fall armyworm, Spodoptera frugiperda*. J. Invertebr. Pathol. **47**:42-47.
- PODWAITE, J.D. Y H.M. MAZZONE. 1986. *Latency of insect viruses*. Adv. Virus Res. **31**:293-320.
- RIDDIFORD, L.M. Y C.M. WILLIAMS. 1967. *The effects of juvenile hormone analogues on the embryonic development of silkworms*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA **57**:595.
- ROTHMAN, L.D. Y J.H. MYERS. 1994. *Nuclear polyhedrosis virus treatment effect on reproductive potential of western tent caterpillar (Lepidoptera: Lasiocampidae)*. Environ. Entomol. **23**:864-869.
- ROTHMAN, L.D. Y J.H. MYERS. 1996. *Debilitating effects of viral diseases on host Lepidoptera*. J. Invertebr. Pathol. **67**:1-10.
- SAIT, S.M., M. BEGON Y D.J. THOMPSON. 1994. *The effects of a sublethal baculovirus infection in the Indian meal moth, Plodia interpunctella*. J. Anim. Ecol. **63**:541-550.
- SAIT, S.M., M.J.G. GAGE Y P.A. COOK. 1997. *Effects of a fertility-reducing baculovirus on sperm numbers and sizes in the Indian meal moth, Plodia interpunctella*. Funct. Ecol. **12**:56-62.
- SANTHARAN, G. Y S. JAYARAJ. 1989. *Studies on the transmission of nuclear polyhedrosis virus of Spodoptera litura (Fabricius) to its progenies*. J. Biol. Control **3**:40-43.
- SANTIAGO-ÁLVAREZ C. Y E. VARGAS-OSUNA. 1986. *Differential mortality between male and female Spodoptera littoralis larvae infected with a baculovirus*. J. Invertebr. Pathol. **47**:374-376.
- SANTIAGO-ÁLVAREZ, C. Y E. VARGAS-OSUNA. 1988. *Reduction of reproductive capacity of Spodoptera littoralis males by a nuclear polyhedrosis virus (NPV)*. J. Invertebr. Pathol. **52**:142-146.
- SHAPIRO, M. Y J.L. ROBERTSON. 1987. *Yield and activity of gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) nucleopolyhedrosis virus recovered from survivors of viral challenge*. J. Econ. Entomol. **80**:901-905.
- SHAPIRO, M., J.L. ROBERTSON Y R.A. BELL. 1986. *Quantitative and qualitative differences in gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) nucleopolyhedrosis virus produced in different-aged larvae*. J. Econ. Entomol. **79**:1174-1177.
- SIKOROWSKI, P.P. Y A.C. THOMPSON. 1979. *Effects of cytoplasmic polyhedrosis virus on diapausing Heliothis virescens*. J. Invertebr. Pathol. **33**:66-70.

- SIKOROWSKI, P.P. Y G.E. TYSON. 1984. *Per os transmission of iridescent virus of Heliothis zea (Lepidoptera: Noctuidae)*. J. Invertebr. Pathol. **44**:97-102.
- SMITH, K.M. 1963. *The cytoplasmic virus diseases*, p. 457-497. En: E.A. Steinhaus (ed.), *Insect Pathology, an advanced treatise*. Academic Press, New York.
- SMITS, P.H. Y J.M. VLAK. 1988. *Biological activity of Spodoptera exigua nuclear polyhedrosis virus against S. exigua larvae*. J. Invertebr. Pathol. **51**:107-114.
- STAIRS, G.R. 1965. *The effect of metamorphosis on nuclear polyhedrosis virus infection on certain Lepidoptera*. Can. J. Microbiol. **11**:509-512.
- SUBRAHMANYAN, B. Y N. RAMAKRISHNAN. 1980. *The alteration on juvenil hormone titre in Spodoptera litura (F.) due to baculovirus infection*. Experientia **36**:471-472.
- SUBRAHMANYAN, B. Y N. RAMAKRISHNAN. 1981. *Influence of baculovirus infection on molting and food consumption by Spodoptera litura*. J. Invertebr. Pathol. **38**:161-168.
- VAIL, P.V. Y D. GOUGH. 1970. *Susceptibility of the pupal stage of the cabbage looper Trichoplusia ni, to nuclear polyhedrosis virus*. J. Invertebr. Pathol. **15**:211-218.
- VAIL, P.V. Y I.M. HALL. 1969a. *The influence of infection of nuclear-polyhedrosis virus on adult cabbage loopers and their progeny*. J. Invertebr. Pathol. **13**:358-370.
- VAIL, P.V. Y I.M. HALL. 1969b. *Susceptibility of the pupa of the cabbage looper, Trichoplusia ni, to nucleopolyhedrosis virus*. J. Invertebr. Pathol. **14**:227-236.
- VARGAS OSUNA, E. Y C. SANTIAGO-ÁLVAREZ. 1987. *Acción de la infección por el virus de la poliedrosis nuclear (Baculoviridae) sobre la capacidad copuladora del macho de Spodoptera littoralis (Boisd.) (Lep.: Noctuidae)*. Bol. San. Veg. Plagas **13**:167-172.
- VARGAS-OSUNA, E. Y C. SANTIAGO-ÁLVAREZ. 1988. *Differential response of male and female Spodoptera littoralis (Boisduval) (Lep., Noctuidae) individuals to a nuclear polyhedrosis virus*. J. Appl. Entomol. **105**:374-378.
- WHITLOCK, V.H. 1977. *Effects of larval maturation of mortality induced by nuclear polyhedrosis and granulosis virus infections of Heliothis armigera*. J. Invertebr. Pathol. **30**:80-86.
- WIYGUL, G. Y P.P. SIKOROWSKI. 1978. *Oxygen uptake in tobacco budworm larvae (Heliothis virescens) infected with cytoplasmic polyhedrosis virus*. J. Invertebr. Pathol. **32**:191-195.
- WIYGUL, G. Y P.P. SIKOROWSKI. 1991. *Oxygen uptake in larval bollworms (Heliothis zea) infected with iridescent virus*. J. Invertebr. Pathol. **58**:252-256.
- WOOD, S.A. Y J.S. ELKINTON. 1987. *Bimodal patterns of mortality from nuclear polyhedrosis virus in gypsy moth (Lymantria dispar) populations*. J. Invertebr. Pathol. **50**:151-157.
- YOUNG, S.Y. 1990. *Effect of nuclear polyhedrosis virus infection in Spodoptera ornithogalli larvae on postlarval stages and dissemination by adults*. J. Invertebr. Pathol. **55**:69-75.
- YOUNG, S.Y. Y W.C. YEARIAN. 1982. *Nuclear polyhedrosis virus infection of Pseudoplusia includens (Lep.: Noctuidae) larvae: Effect on post larval stages and transmission*. Entomophaga **27**:61-66.