
MECANISMOS DE TRANSMISION DE VIRUS DE PAPA POR
Myzus persicae

Clemencia Avila de Moreno

TRANSMISION DE VIRUS DE PAPA POR AFIDOS

El cultivo de la papa es uno de los más susceptibles a las enfermedades virales, las cuales en condiciones de campo, pueden presentarse en forma simultánea y manifestarse con diferentes grados de severidad (Ramírez, 1977).

Más del 80% de especies de insectos vectores de virus de plantas son del orden Homóptera

y dentro de este orden la familia Aphididae es la de mayor importancia como vectora por sus hábitos alimenticios.

Para entender el mecanismo de transmisión de los virus por áfidos es conveniente estudiar algunos tópicos sobre morfología del aparato bucal de estos insectos y de su canal alimenticio.

GLOSARIO

Adquisición:

Toma de los virus por áfidos al alimentarse sobre plantas infectadas.

Alimentación:

Proceso mediante el cual el estilete del áfido penetra hasta el mesófilo y se produce el fenómeno de salivación-ingestión.

Período de latencia o período de incubación: Espacio de tiempo transcurrido entre la adquisición y transmisión.

Persistencia:

Tiempo durante el cual los áfidos retienen la infectividad, después de haber dejado de alimentarse sobre plantas infectadas.

Prueba:

Proceso mediante el cual el extremo del estilete del áfido penetra en el tejido epidermal de las plantas para determinar si el hospedero es o no de su agrado.

Transmisión:

Proceso mediante el cual el áfido infecta plantas sanas.

APARATO BUCAL PICADOR-CHUPADOR DE AFIDOS

Se describe el aparato bucal de *Myzus persicae* porque esta especie transmite dos de los virus que más pérdidas causan en papa como son el virus Y (PVY) y el virus del enrollamiento (PRLV) y es probablemente la plaga más importante en papa (Salazar, 1982; Parker et al., 1983).

El aparato bucal de los áfidos es altamente especializado. Consiste en un pico delgado, dentro del cual hay tres o cuatro segmentos los cuales forman una especie de estiletes agudos y unidos de tal forma que a veces parece un simple pelo; estos estiletes corresponden a las mandíbulas y maxilas.

El pico no es un cilindro completo sino que tiene un surco en su parte media dentro del

cual están los estiletes, esta estructura corresponde al labio (Leach, 1940) (Figura 1).

Las maxilas en su superficie más interna presentan dos surcos que van de extremo a extremo y que juntas forman dos tubos. El tubo dorsal generalmente es el más grande de los dos; es el tubo de succión por donde suben los jugos de la planta extraídos por el insecto. El más pequeño o tubo ventral es el tubo salival a través del cual se inyecta la saliva dentro de la planta. Las dos mandíbulas se colocan estrechamente a lado y lado de las maxilas pero permitiendo un libre deslizamiento de las maxilas dentro de ellas (Leach, 1940) (Figura 2).

Cerca de la base del labio sobre la apertura

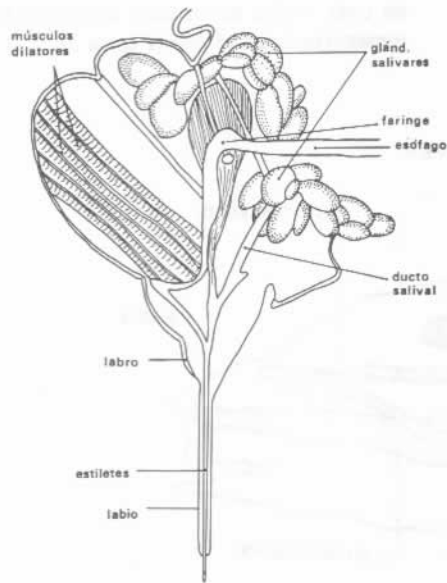


Figura 1 - Aparato bucal picador-chupador (Homoptera-Hemiptera). Adaptado de LEACH, J. G. *Insect transmission of plant diseases*. New York. 1940. p. 445.

o lado dorsal el surco está cubierto por una pequeña formación: es el labro. La hipofaringe se encuentra entre las bases de las maxilas. Es penetrada por el ducto salival que se abre dentro del tubo salival.

Los estiletes del áfido pueden penetrar los tejidos de la planta en forma intra o intercelular y el proceso de succión empieza tan pronto como la penetración se ha efectua-

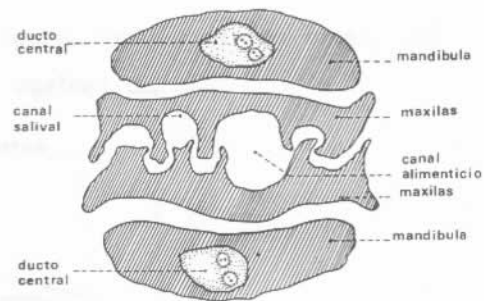


Figura 2 - Corte transversal del aparato bucal picador-chupador de *Myzus persicae*. Adaptado de MARAMOROSCH, K. *Viruses, Vectors, and Vegetation*. New York. 1969. p. 215.

do. Esto involucra un flujo de saliva hacia afuera (del insecto) a través del canal salival y dentro del tejido, y un flujo de los jugos de la planta hacia adentro a través del canal alimenticio (Leach, 1940; Dylvester, 1980).

La saliva es impelida a través del canal salival por la bomba salival que es un saco muscular conectado con el ducto salival.

La fuerza requerida para que fluya el jugo de la planta es provista por capilaridad, por fuerza de presión positiva de la savia de la planta y por la succión producida por la dilatación de la faringe. durante el proceso de alimentación, se mantienen dos flujos: uno hacia afuera, el flujo de saliva y otro hacia adentro, el flujo de una mezcla de savia y saliva (Leach, 1940).

CANAL ALIMENTICIO DE *Myzus persicae*

Está formado por:

- Estomodeo o intestino anterior, es de origen ectodermal, por tanto es renovado cada vez que el insecto muda. Consiste en una faringe muy corta y un esófago largo. El esófago es invaginado dentro del estómago formando la válvula esofageal.

- Mesenteron o intestino medio, es la parte media del canal alimenticio y es el principal órgano de la digestión del insecto. El estómago o primera sección del intestino medio es grande y tiene forma de saco, ésta se conecta con una segunda sección que es tubular y se pliega sobre sí misma varias veces antes de expandirse un poco

para unirse con el intestino posterior.

— Proctodeo o intestino posterior, es tam-

bién de origen extodermal y se renueva en cada muda, es un tubo que conecta el mesenteron con el ano (Figura 3).

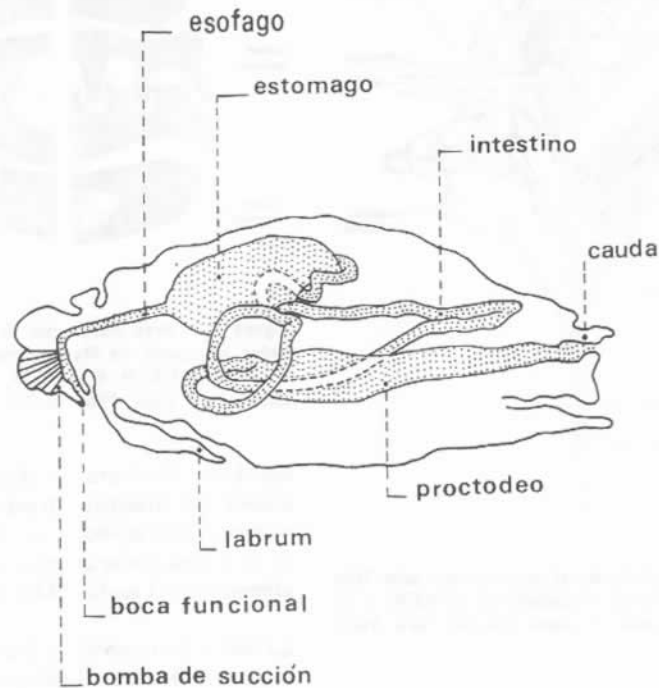


Figura 3 - Esquema del aparato digestivo de un adulto áptero de *Myzus persicae*. Adaptado de MARAMOROSCH, K. Viruses, Vectors, and Vegetation. New York. 1969. p. 222.

RELACION DE VIRUS-VECTOR

Los virus transmitidos por áfidos pueden ser clasificados en no persistentes y persistentes (Matthews, 1970; Pirone, 1969; Zitter, 1977; Harris, 1977; Lambers, 1972).

Se denominan virus no persistentes aquellos virus que son retenidos por el vector por períodos cortos de tiempo (Forbes y McCarthy, 1969; Maramorosch, 1967; Matthews, 1970).

Al grupo de virus no persistentes se les llama "llevados en el estilete" por ser transportados en la superficie externa del estilete de los áfidos como los virus PVY, PVA, PVS, PVM (Forbes y McCarthy, 1969; Maramorosch, 1967; Pirone, 1971).

Virus persistentes son aquellos que pueden ser transmitidos por el áfido en forma per-

manente sin que el insecto tenga acceso adicional a las fuentes del virus (Sylvester, 1980).

Cuando un áfido muda, los estiletes, el estomodeo y proctodeo quedan en la exuvia. Así cualquier virus que permanezca después de la muda debió estar en el intestino medio dentro del cuerpo del insecto y será un virus circulativo o propagativo (Pirone, 1969, Harris, 1977).

Con la mayoría de los virus circulativos hay un período de latencia comprendido entre la adquisición del virus por el vector y la infección de las plantas sanas; este período puede ser de horas, días y aún semanas, en papa (éste es el caso del PLRV).

El proceso de inoculación del virus por áfi-

dos no es una simple transmisión pasiva. Existe especificidad entre el vector y el virus que éste transmite. La especificidad en la transmisión está relacionada ampliamente con el rango de hospederos (Lambers, 1972, Harris, 1977).

Las diferentes condiciones que requieren los virus persistentes y los virus llevados en el estilete para su transmisión pueden deberse en parte a las diferencias en concentración del respectivo virus en la planta y a las diferentes tasas de inactividad de los virus en el vector (Kirpatrick, 1948).

VIRUS NO PERSISTENTES

Virus Y de la papa

El virus Y de la papa ha sido uno de los más estudiados por su fácil diseminación y porque puede depreciar los cultivos en donde se presente hasta en 80% (Beemster y Rozandal, 1972).

Sintomatología

El PVY en papa causa necrosis de las nervaduras en el envés de las hojas jóvenes en el primer año de infección.

En combinaciones con otros virus de la papa causa severos daños, llegando algunas veces a destruir el cultivo (Beemster y Rozandal, 1972). Cuando se presenta con PLRV y con el virus A de la papa (PVA), puede causar pérdidas hasta de 90% , con PVX causa una enfermedad llamada mosaico rugoso, uno de los más destructivos en Estados Unidos (Guerrero, 1978; Reestman, 1972).

Los síntomas de PVY en papa varían ampliamente con la raza del virus y la variedad de papa. Una misma variedad reacciona en distinta forma con diferentes razas del virus. Las variedades susceptibles reaccionan con necrosis, la cual puede afectar solamente algunas venas de la superficie inferior de las hojas o puede formar necrosis severas en hojas y tallos; por último, las hojas mueren pudiendo caer o permanecer colgando unidas al tallo. La necrosis generalmente es más severa después de la primera infección que después de la segunda. En esta última las plantas infectadas son menos necróticas, pero desarrollan enanismo, se vuelven quebradizas y las hojas se presentan arracimadas y con surcos (Beemster y Rozandal, 1972).

Entre las especies de áfidos transmisores de PVY, Beemster y Rozandal (1972) mencionan las siguientes:

Myzus persicae, es el vector más eficiente y numeroso, *M. ornatus*, *M. certus*, *Macrosiphum euphorbiae*, *Aulacorthum circumflexum*, *Aphis nasturtii*, *A. gossypii*, *A. fabae*, *A. frangulae*, *Cavariella pastinacae*.

Adquisición de PVY por *M. persicae*

El áfido *M. persicae* adquiere el PVY en pruebas que oscilan entre 11 y 60 segundos. Cuando la prueba excede de cinco minutos el virus no es adquirido en forma eficiente por el áfido. Esto puede ser debido a que durante el proceso de salivación-ingestión se liberan enzimas que pueden hacer al virus no infectivo (Bradley 1954; Proeseler et al., 1977).

Bawden, et al., (1954) sugiere que la razón por la cual los virus llevados en el estilete son adquiridos más rápidamente después de pruebas cortas, puede deberse a que tales virus ocurren en concentraciones altas en la epidermis, sin embargo, evidencias posteriores no demuestran claramente que la distribución del virus dentro del tejido sea en forma desigual (Matthews 1970).

Retención de PVY

Para los virus llevados en el estilete no hay período de latencia en el áfido y pueden ser transmitidos inmediatamente después de la adquisición. Estos virus son retenidos solamente unas pocas horas por los áfidos que

no están alimentándose. (Avila de Moreno, 1983; Pirone, 1969 y 1971).

Transmisión de PVY por *Myzus persicae*

La transmisión de PVY es semejante en muchos aspectos al proceso de adquisición.

La transmisión ocurre después de pruebas cortas de 30 a 60 segundos (Sánchez de Luque, 1974).

Probablemente el PVY es llevado cerca al extremo de las maxilas de *M. persicae* (Matthews, 1970) y al efectuar las pruebas el áfido deja los virus en las paredes transversales de las células epidermales o intracelularmente, dentro de las células del mesófilo.

Someter a los áfidos a un período de ayuno de dos a siete horas antes de la adquisición, ayuda a la transmisión (Harris, 1977; Naggaigh, 1970; Pollard, 1971; Sánchez de Luque, 1975).

La eficiencia de la transmisión de PVY por *M. persicae* está influenciada por la concentración del virus (Pollard, 1973).

Bagnail y Bradley, citados por Avila (1983), comprobaron mediante ensayos de invernadero que áfidos virulíferos colocados en hojas jóvenes de la parte apical, transmiten el virus PVY a más plantas que cuando son colocados en las hojas medias o inferiores, y también que las hojas jóvenes de la zona apical son las mejores fuentes de virus para los áfidos.

Virus persistentes

Virus del enrollamiento de las hojas de papa.

El PLRV se presenta en todas las zonas paperas del mundo ocasionando grandes reducciones en la producción (Beemster, 1972). La magnitud de las pérdidas depende de factores tales como condiciones ambientales, susceptibilidad de la variedad, estado nutricional de las plantas y la raza del virus (Matthews, 1970; Beemster, 1972; Reestman, 1972).

Guerrero (1978) afirma que el PLRV actuando solo causa pérdidas de importancia económica, ya que puede reducir la producción hasta un 46.8%.

No se ha confirmado plenamente si este es un virus circulativo o propagativo.

Eskandi et al., (1978) y Kirpatrick y Ross (1950), trabajando independientemente, no encontraron evidencia de la multiplicación del virus dentro del vector, por lo cual concluyeron que el PLRV es un virus circulativo.

Tamada, citado por Avila (1983), afirma que el virus PLRV no se multiplica dentro del vector *M. persicae* y que el contenido de virus en el áfido se incrementa con el aumento del período de adquisición y decrece después de que los áfidos han sido removidos de la fuente de virus. Las partículas de PLRV se pierden rápidamente cuando los áfidos son trasladados de plantas con PLRV a plantas libres de virus.

Stegwee y Ponsen, citados por Sylvester (1980), inoculando hemolinfa de un áfido con PLRV a un áfido libre de virus y luego con la hemolinfa de ese último inoculando otro áfido libre de virus y así consecutivamente por 15 veces; encontraron que los áfidos no perdían infectividad y concluyeron que PLRV es un virus propagativo. Esto no pudo ser confirmado por otros investigadores (Eskandi, et al., 1978).

Sin embargo, con ayuda del microscopio electrónico, en las células del cuerpo graso de *M. persicae* infectivos se han encontrado partículas de 23 μm semejantes a la del virus del enrollamiento (Ponsen, citado por Sylvester, 1980).

Una interpretación liberal de la evidencia de la multiplicación del virus PLRV en el áfido *M. persicae*, podría ser que existiesen diferentes variedades del virus del enrollamiento de las hojas de la papa, algunos de los cuales podrían ser propagativos (Sylvester, 1980).

Sintomatología del PLRV en papa

La sintomatología varía de acuerdo a la fase

en el ciclo de vida de la planta en la cual ocurrió la infección. Se llama infección primaria cuando ésta ocurre dentro del período de crecimiento vegetativo, y se llama infección secundaria cuando se obtienen plantas enfermas como resultado de usar semillas contaminadas (Espinosa, 1975).

En el primer caso la planta presenta una coloración pálida, en ocasiones con bordes rojizos y, una posición erecta de las hojas jóvenes. En el segundo caso los síntomas muestran mayor severidad en las hojas bajas y se caracterizan por enrollamiento, falta de desarrollo, acompañada de necrosis en los vasos del floema y acumulación de carbohidratos, que ocasionan pérdidas severas en el rendimiento (Beemster y Rozendal, 1972).

En *Solanum tuberosum* spp. *andigena* Hawkes, se presentan síntomas diferentes para las infecciones secundarias de PLRV, como son clorosis general de la planta, enanismo y disminución del tamaño de las hojas (Espinosa, 1975; Matthews, 1970).

Especies de áfidos transmisores de PLRV

Myzus persicae es el vector más eficiente y económicamente importante, *M. ascalonicus*, *Neomyzus circumflexus*, *Aulocorthum solani*, *Macrosiphum euphorbiae*, y *Aphis nasturtii* (Beemster y Rozendal, 1972).

Adquisición del PLRV por *Myzus persicae*

Según Kirpatrick (1948) algunos áfidos fueron capaces de transmitir PLRV con períodos de adquisición de 30 minutos. Al incrementarse el tiempo de adquisición aumenta el porcentaje de infección.

Leonard y Holbrook (1978) usaron un sistema electrónico para examinar el tiempo requerido para la adquisición y transmisión del PLRV; por medio de este sistema se pueden diferenciar en áfidos individuales las actividades de prueba, contacto inicial, penetración intercelular de los estiletes y salivación-ingestión.

Una vez iniciado el período de salivación-ingestión, 1 a 6 minutos son suficientes para que

áfidos no virulentos puedan adquirir el PLRV.

Estos investigadores dicen que reportes previos no tenían en cuenta el período de salivación-ingestión, sino el tiempo total de la prueba, durante el cual el áfido puede caminar, probar o encontrar el floema, actividades que pueden ser separadas. Generalmente, la salivación-ingestión ocurre a los cinco minutos después de haber sido colocado el áfido sobre la planta.

Los resultados de los ensayos de Leonard y Holbrook (1978) muestran una relación directa entre la duración del período de adquisición y la infectividad del áfido, lo cual fue confirmado posteriormente por otros autores. De otra parte McCarthy (1954) menciona que PLRV puede ser adquirido en un período de dos horas.

Período de latencia de PLRV en *M. persicae*

El período de latencia es variable y depende de todos los factores que puedan influir en la transmisión, como son: duración del período de alimentación, cantidad de virus presente en la planta en donde el áfido adquiere el virus y susceptibilidad de las plantas inoculadas (Kassanis, 1952).

Según Leonard y Holbrook (1978), el período de latencia es de cuatro a seis días. Kirpatrick y Ross (1950) encontraron que este período era de 1 a 5 horas. Para McCarthy (1954) oscila entre 9.5 y 12 horas.

Retención de PLRV en *M. persicae*

La característica de los virus persistentes es la de presentar un largo período de retención en el áfido. El áfido puede permanecer infectivo toda su vida. El grado de infectividad de un áfido también está relacionado con el período de latencia o sea el tiempo que requiere el virus para circular o multiplicarse en el áfido (Leonard y Holbrook, 1978).

Transmisión

Según Loughnane, citado por Kassanis (1952), la transmisión de PLRV por áfidos puede ser

exitosa después de solo cinco minutos si los áfidos han estado en ayuno previo por cuatro horas.

McCarthy (1954) usó áfidos adultos los cuales se alimentaron por cinco días sobre plantas de papa infectadas con PLRV, con un período de transmisión de 12 horas, estos áfidos infectaron un 70% de plantas de *Phytophthora floridana*. Smith (1965) reporta que los áfidos que se han alimentado por seis horas sobre plantas de papa infectadas, fueron capaces de infectar plantas de papa sanas en ensayos de transmisión de 48 horas, pero no infectaron ninguna con pruebas de 24 horas. Al aumentar el período de adquisición a siete días, el tiempo de transmisión se redujo a dos horas.

Holbrook (1978) encontró que la transmisión de PLRV sobre la planta indicadora *P. floridana* es proporcional a la duración del período de salivación-ingestión.

Para Leonard y Holbrook (1978) una transmisión eficiente de PLRV se efectúa en 2.5 minutos de salivación-ingestión sobre plantas sanas. Los datos encontrados por estos investigadores no indican un marcado incremento en el porcentaje de infección con el incremento en el tiempo de transmisión. Estos autores sugieren que la transmisión de las partículas de virus ocurre en la iniciación de la alimentación. Parece que el número de partículas de PLRV inyectadas no depende de la duración de la transmisión sino del tiempo que haya permanecido alimentándose sobre una planta enferma.

Según Kassanis (1952), los áfidos transmiten el PLRV más rápidamente si han estado alimentándose sobre plantas jóvenes infectadas.

Kirpatrick (1948) afirma que las hojas más viejas de papa fueron mejores fuentes de virus que las más jóvenes y que un áfido virulento alimentándose individualmente infecta más plantas que cuando está con otros áfidos no virulentos. Esto se interpreta como un indicativo de que la alimentación de los áfidos puede causar cambios en las plantas que la hacen resistentes a la infección sistémica.

Kirpatrick y Ross (1950), explican el hecho de que la transmisión se obtenga más rápidamente con un gran número de insectos porque los insectos pueden inyectar cantidades mínimas dentro de las plantas y que estas cantidades mínimas pueden combinarse dentro de ella y causar la infección.

Estos investigadores encontraron que el número óptimo para causar infección sobre plantas de *P. floridana* con dos hojas cotiledonales es de cinco áfidos por planta. Esta cantidad de áfidos también fue usado por Chuquillanqui y Jones (1980) y por McCarthy (1954).

De acuerdo a lo anteriormente expuesto, las variaciones que presentan los virus persistentes y no persistentes en cuanto a la adquisición, retención, latencia y transmisión son conceptos que necesariamente deben tenerse en cuenta en un programa de obtención de variedades libres de virus.

BIBLIOGRAFIA

- AVILA DE M. C., 1983. Comportamiento del áfido *Myzus persicae* (Sulzer) sobre siete variedades comerciales de papa. Bogotá, UNC-ICA. 1120 p. (Tesis Mag. Sci.).
- BAWDEN, F. C., B. M. G. HAMLIN, and M. A. WATSON, 1954. The distribution of viruses in the different leaf tissues and its influence on virus transmission by aphids. *Annals of Applied Biology*, 41(2): 229-239.
- BEEMSTER, A. B. R., 1972. Virus translocation in potato plants and mature plants and mature plants resistance. In *Viruses of potatoes and seed potato production*. Edited by J. A. de BOKX. Wageningen, Centre for Agricultural Publishing and Documentation.

- _____ and A. ROZENDAL, 1972. Potato viruses; properties and symptoms. In Viruses of potatoes and seed potato production. Edited by J. A. de BOKX. Wageningen, Centre for Agricultural Publishing and Documentation.
- BRADLEY, R. H. E., 1954. Studies on the mechanism of transmission of potato virus Y by the green peach aphid *Myzus persicae* (Sulz.) (Homoptera: Aphididae). Canadian Journal of Zoology, 32(1): 64-67.
- CHUQUILLANQUI, C. and A. C. JONES, 1980. A rapid Technique for assessing the resistance of families of potato seedling to potato leafroll virus. Potato Research, 23(1): 121-128.
- ESKANDI, F., E. S. SYLVESTER, and J. RICHARDSON, 1978. Evidence for lack of propagation of potato leafroll virus in its aphid vector *Myzus persicae*. Phytopathology 69(1): 45-47.
- ESPINOSA, E. A. M., 1975. Utilización de métodos histológicos y de infectividad en el diagnóstico del virus del enrollamiento de las hojas de papa. San José, Costa Rica, Escuela de Fitotecnia, Facultad de Agronomía, 63 p. (Tesis Ing. Agr.).
- FORBES, A. R. and H. R. McCARTHY, 1969. Morphology of the Homoptera with emphasis on virus vectors. In Viruses, Vectors and Vegetation. Edited by K. MARAMOROSCH. John Wiley and Sons, New York.
- GUERRERO, O., 1978. Evaluación de pérdidas ocasionadas en la variedad de papa ICA-Puracé por los virus Potato virus X, Potato virus Y y Potato leafroll virus. Bogotá UNC-ICA, 82 p. (Tesis Mag. Sci.).
- HARRIS, R. F., 1977. An ingestion-egestion hypothesis of noncirculative virus transmission. New Yoek, Academic Press.
- HOLBROOK, F. R., 1978. Transmission of potato leafroll virus by the green peach aphid. Annals of the Entomological Society of America, 71(6): 830-831.
- KASSANIS, B., 1952. Some factors affecting the transmission of leafroll virus by aphids. Annals of Applied Biology 39(2): 157-165.
- KIRPATRICK, H. C., 1948. Indicator plants for studies with the leafroll virus in potatoes. American Potato Journal 42(10): 540-546.
- _____ and A. F. ROSS, 1950. Aphid transmission of potato leafroll virus to solanaceous species. Phytopathology 42(10): 540-546.
- LAMBERS, D. H. E., 1972. Aphids: Their life cycle and their role as virus vectors. In Viruses of potatoes and seed potato production. Edited by J. A. de BOKX. Wageningen, Centre of Agricultural Publishing and Documentation.
- LEACH, J. C., 1940. Insect transmission of plant diseases. New York, McGraw Hill Book Company Inc.
- LEONARD, S. H., and F. R. HOLBROOK, 1978. Minimum acquisition and transmission times for potato leafroll viruses by the green peach aphid. Annals of the Entomological Society of America, 71(4): 493-495.
- MARAMOROSCH, K., 1967. Virus vectors relationships; vectors of circulative and propagative viruses. In Plant Virology, edited by M. K. CORBETT and A. D. SISLER, Paramount Press Inc. Yacksonville.
- McCARTHY, H. R., 1954. Aphid transmission of potato leafroll virus. Phytopathology 44(4): 167-174.
- MATTHEWS, R. E. P., 1970. Plant Virology. Academic Press, New York.
- NAGAIGH. B. B., 1970. Hereditary variation of *Myzus persicae* to transmit potato

- leafroll virus. Simla, Central Potato Research Institute.
- PARKER, B. L., R. H. BOOTH and J. BRYAN, 1983. *Myzus persicae* (Sulzer) in diffuse light and dark rustic storages and resultant PLRV transmission, American Potato Journal, 60: 65-70.
- PIRONE, T. P., 1969. Mechanism of transmission of style-borne viruses. In Viruses, vectors and vegetation. Edited by K. MARAMOROSCH. New York, Interscience.
- _____, 1971. Nonpersistent transmission for plant viruses by aphids. Annual Review of Phytopathology 15: 55-73.
- POLLARD, D. G., 1971. Some aspects of plant penetration by *Myzus persicae* (Sulz.) nymphs (Homoptera: Aphididae). Bulletin of Entomological Research 61(2): 315-324.
- _____, 1973. Plant penetration by feeding aphids (Homoptera: Aphididae): a review. Bulletin of Entomological Research, 62(4): 631-714.
- PROESELER, G., E. FRITZCHE and B. SCHIMANSKI, 1977. Laboratory trials with insecticides, mineral oil and combination of them for the reduction of aphid transmission of nonpersistent viruses. Review of Applied Entomology, 65: 1539.
- RAMIREZ DE S., G. L., 1977. Evaluación de variedades de papa de *Solanum phure-*
- ja* Juz et Buk, por su resistencia al *Myzus persicae* (Sulz.) Bogotá, UNC-ICA. 94 p. (Tesis Mg. Sci.).
- REESTMAN, A. J., 1972. Incidence of infection in commercial crops and consequent losses. In Virus of potatoes and seed production, edited by J. A. de BOKX. Wageningen, Centre for Agricultura Publishing and Documentation.
- SALAZAR, L. F., 1982. Enfermedades virósicas de la papa. Lima, Centro Internacional de la papa.
- SANCHEZ DE L., C., 1974. Determinación del virus Y de la papa llevado en el estilete por *Myzus persicae* (Sulz.) Bogotá, ICA, 12 p. (Mecanografiado).
- _____, 1975. Virus llevados en el estilete por áfidos. Bogotá, ICA, 21 p. (Mecanografiado).
- SMITH, K. M., 1965. Studies on potato virus diseases, some further experiments on the insect transmission of potato leafroll. Annals of Applied Biology, 8(2): 141-157.
- SYLVESTER, E. S., 1980. Circulative and propagative virus transmission by aphids. Annual Review of Entomology, 25: 257-286.
- ZITTER, T. A., 1977. Epidemiology of aphid-borne viruses. In Aphid as virus vector. Edited by K. F. HARRIS, y K. MARAMOROSCH. Academic Press, New York.