

5

Universidad de Costa Rica
Facultad de Ciencias
Escuela de Biología

Efecto de la infección del virus del rayado
fino del maíz en la biología reproductiva
del insecto vector *Dalbulus maidis* De Long
& Wolcott (Homoptera: Cicadellidae).

Proyecto de Graduación para optar al
grado de Licenciada en Biología

Ivania Carolina Godoy Cabrera

1985

Efecto de la infección del virus del rayado fino del maíz en
la biología reproductiva del insecto vector, Dalbulus maidis
DeLong & Wolcott (Homoptera:Cicadellidae)

APROBADA:

Rodrigo Gámez, Ph.D.

Director

Ramiro Barrantes, Ph.D.

Miembro del Tribunal

Luis Fernando Jirón, M.Sc.

Miembro del Tribunal

Carlos Valerio, Ph.D.

Miembro del Tribunal

Hernán Camacho, Lic.

Miembro del Tribunal

Ivania Carolina Godoy Cabrera
SUSTENTANTE

A mis padres

A mis hermanos

A tía Estela

A la Universidad de Costa Rica

AGRADECIMIENTO

Quiero expresar mi más sincero agradecimiento al Dr. Rodrigo Gimes L. por su valiosa orientación, quien hizo posible la realización de este trabajo.

A Luis Fernando Jirón, M.Sc. por el apoyo que me brindó y su colaboración en la revisión del mismo.

Al Lic. Rodrigo Uanda, por su valiosa colaboración en el análisis estadístico de los datos.

Al personal del laboratorio de Patología Vegetal de la Facultad de Agronomía, U.C.R.

A mis amigos, por su amistad y cariño en el transcurso de mi carrera.

A todas aquellas personas que de una u otra forma participaron en la realización del mismo.

Esta investigación se realizó en el Centro de Investigación en Biología Celular y Molecular como parte del proyecto "Ecología y Evolución del Virus del Mosaico del Maíz", financiado por la Vicerrectoría de Investigación de la Universidad de Costa Rica.

A mis padres

A mis hermanos

A tía Estela

A la Universidad de Costa Rica

AGRADECIMIENTO

Quiero expresar mi más sincero agradecimiento al Dr. Rodrigo Gámez L. por su valiosa orientación, quien hizo posible la realización de este trabajo.

A Luis Fernando Jirón, M.Sc. por el apoyo que me brindó y su colaboración en la revisión del mismo.

Al Lic. Rodrigo Umaña, por su valiosa colaboración en el análisis estadístico de los datos.

Al personal del laboratorio de Patología Vegetal de la Facultad de Agronomía, U.C.R.

A mis amigas, por su amistad y cariño en el transcurso de mi carrera

A todas aquellas personas que de una u otra forma participaron en la realización del mismo.

Esta investigación se realizó en el Centro de Investigación en Biología Celular y Molecular como parte del proyecto "Ecología y Evolución del Virus del Rayado Fino del Maíz", financiado por la Vicerrectoría de Investigación de la Universidad de Costa Rica.

CONTENIDO

	<u>Página</u>
AGRADECIMIENTO.....	iii
CONTENIDO.....	iv
INTRODUCCION.....	1
REVISION DE LITERATURA.....	3
MATERIALES Y METODOS.....	9
RESULTADOS.....	12
DISCUSION Y CONCLUSIONES.....	29
RESUMEN.....	32
BIBLIOGRAFIA.....	33

Este trabajo pretende, por lo tanto, estudiar algunos de los efectos que pueda producir la infección con el VRPM en la biología reproductiva de *D. gaidis*. Esto permitiría ampliar los conocimientos sobre posibles efectos de la infección virus-insecto y comprender mejor dicha interacción en un contexto ecológico y evolutivo. El estudio abarca los siguientes aspectos:

1. El efecto de la infección del VRPM en la tasa de oviposición de hembras previamente infectadas.

El efecto de la infección por el VRFM sobre el período de la maduración de los huevos de D. maidis.

La viabilidad de los huevos y ninfas producidas por hembras infectadas y machos sanos.

INTRODUCCION

La chicharrita Dalbulus maidis DeLong & Wolcott (Homoptera: Cicadellidae), es conocida como el principal insecto vector del virus del rayado fino del maíz (VRFM), en América tropical donde ha alcanzado una amplia distribución geográfica y se ha convertido en una plaga de importancia económica (Gámez, 1980; 1983). Se han efectuado numerosos estudios sobre la biología del virus y en particular acerca de la interacción de éste con su vector (Gámez, 1973; Gámez & León, 1983; Kitajima & Gámez, 1983; Paniagua & Gámez, 1973; Rivera et al, 1981). Un aspecto de interés biológico especial es la habilidad del virus de multiplicarse tanto en la planta de maíz (Zea mays ssp. mays L.) como en el insecto (Rivera, et al, 1981). Aunque en la mayoría de los genotipos de maíz el virus causa serios efectos patológicos, no existe evidencia de efectos similares en el insecto, lo que lo convierte en un posible vector asintomático (González & Gámez, 1973; Kitajima & Gámez, 1983).

Este trabajo pretende, por lo tanto, estudiar algunos de los efectos que pueda producir la infección con el VRFM en la biología reproductiva de D. maidis. Esto permitiría ampliar los conocimientos sobre posibles efectos de la interacción virus-insecto y comprender mejor dicha interacción en un contexto ecológico y evolutivo. El estudio abarca los siguientes aspectos:

A) El efecto de la infección del VRFM en la tasa de oviposición de hembras previamente infectadas.

B) El efecto de la infección por el VRFM sobre el período de la maduración de los huevos de D. maidis.

C) La viabilidad de los huevecillos y ninfas producidas a partir de hembras infectadas y machos sanos.

REVISIÓN DE LITERATURA

Generalidades

El rayado fino es una de las enfermedades virales más comunes en el maíz y de gran importancia en el Neotrópico (Gómez, 1983). El principal vector del VRFM es el homóptero cicadélido D. maidis (Gómez, 1983).

Al parecer, el VRFM y D. maidis han seguido estrechamente la exitosa adaptación de su planta hospedera, el maíz, a ecosistemas tropicales extremadamente diferentes. Por esta razón la enfermedad del rayado fino se encuentra en la actualidad ampliamente distribuida en la mayoría de las regiones productoras de este cereal en el Continente Americano (Gómez, 1983).

D. maidis es también el principal transmisor del complejo de patógenos causales del "achaparramiento" del maíz: el virus de la necrosis sistémica, el virus del mosaico y el VRFM que se asocian a esta enfermedad (Gómez, 1983).

Distribución e importancia del virus e insecto vector

El VRFM y su vector prevalecen en condiciones ecológicas muy diversas desde el nivel del mar hasta altitudes entre 2000-3000 m, en un ámbito geográfico entre 30° latitud Norte y 32° latitud Sur, que se extiende desde el Sur de los Estados Unidos de América hasta Uruguay en América del Sur (Gómez,

REVISION DE LITERATURA

Generalidades

El rayado fino es una de las enfermedades virales más comunes en el maíz y de gran importancia en el Neotrópico (Gómez, 1983). El principal vector del VRFM es el homóptero cicadélido D. maidis (Gómez, 1969).

Al parecer, el VRFM y D. maidis han seguido estrechamente la exitosa adaptación de su planta hospedera, el maíz, a ecosistemas tropicales extremadamente diferentes. Por esta razón la enfermedad del rayado fino se encuentra en la actualidad ampliamente distribuida en la mayoría de las regiones productoras de este cereal en el Continente Americano (Gómez 1983).

D. maidis es también el principal transmisor del complejo de patógenos causales del "achaparramiento" del maíz pudiendo transmitir simultáneamente el micoplasma, el espiroplasma y el VRFM que se asocian a esta enfermedad (Gómez, 1983).

Distribución e importancia del virus e insecto vector

El VRFM y su vector prevalecen en condiciones ecológicas muy diversas desde el nivel del mar hasta altitudes entre 2000-3000 m, en un ámbito geográfico entre 30° latitud Norte y 32° latitud Sur, que se extiende desde el Sur de los Estados Unidos de América hasta Uruguay en América del Sur (Gá-

mez, 1983; Gámez et al, 1979).

La incidencia del VRFM varía entre 0-40%, alcanzando hasta 100% en algunas regiones como Zapotitlán en El Salvador y el altiplano de Colombia. En Costa Rica el virus puede ocasionar mermas en rendimiento de la cosecha que oscilan entre 40-50%, aunque ocasionalmente puede llegar al 100% en el caso de algunos genotipos muy susceptibles (Gámez et al, 1979).

Biología del insecto

Los conocimientos existentes sobre la biología de D. maidis han sido resumidos recientemente por Gámez & León (1983; 1985). por lo que se hará referencia únicamente a aquellos aspectos de la biología del insecto que tienen relación directa con el presente trabajo. Davis (1966) observó que una hembra produce un promedio de 151 huevos durante todo su período de oviposición. González y Gámez (1974) informaron que el promedio de duración de los 5 estadios ninfales es de 15,62 días, a una temperatura de 25±1 C. El número de generaciones por año depende del ambiente y disponibilidad del hospedero, encontrándose poblaciones abundantes del insecto en zonas donde prevalecen temperaturas entre 20 y 25 C y donde los cultivos se traslapan temporalmente (Gámez, 1983) En localidades como Alajuela el número de generaciones anuales se estima que oscila entre 6 y 8 (Gámez & Saavedra, 1985). La densidad de la población de insectos también está igualmente influenciada por factores ambientales como la lluvia, temperaturas y épocas de siembra del maíz (Gámez, 1983).

Ámbito de plantas hospederas

D. maidis es un especialista en maíz. El ámbito de plan-

tas hospederas del insecto es muy estrecho, y restringido a las Andropogonoides y principalmente al género Zea. Este ámbito de preferencias incluye además de Z. mays ssp. mays L., los teocintles anuales Z. luxurians (Durieu & Ascherson), Z. mays ssp. parviglumis (Iltis & Doebley) y Zea mays ssp. mexicana (Schrader) y los teocintles perennes Z. diploperennis (Iltis, Doebley & Guzmán), Z. perennis (Hitch) y la especie Tripsacum lanceolatum Rupr. Aparte del maíz, las otras especies están todas restringidas en distribución a las regiones del Sur y Centro de México. D. maidis completa su ciclo de vida en el maíz y aunque ocasionalmente puede alimentarse de algunas otras especies de gramíneas, la sobrevivencia en ellas resulta muy baja (Gómez, 1983; Gómez & León 1985; Nault et al, 1980).

El ámbito de plantas hospedantes del VRFM es similar al del insecto vector, restringiéndose igualmente a los Andropogonoides y principalmente al género Zea. Los teocintles anuales son altamente susceptibles al virus. Sin embargo, entre los perennes, Z. diploperennis es tolerante y Z. perenne es inmune. Otras especies más lejanamente relacionadas con el maíz como Tripsacum australe (Cutler & Anderson) y Rottboellia exaltata L. han demostrado ser susceptibles al virus (Gómez, 1983; Gómez & León, 1985).

Transmisión del virus

La transmisión del VRFM por D. maidis es típicamente persistente e intermitente (Gómez, 1980). Para adquirir el virus, los insectos necesitan alimentarse al menos por un período de 6 horas en plantas enfermas (período de adquisición) Después de este período de adquisición los insectos pasan por un "período de incubación" de la infección viral, que oscila entre 8 a 37 días, antes que puedan transmitir el VRFM.

Se infiere que durante este tiempo las chicharritas sufren una infección sistémica y gradual, hasta que el virus alcanza las glándulas salivales, que es el momento en que el insecto se convierte en transmisor. Se requiere que el insecto se alimente al menos por 8 horas (período de inoculación) en una planta sana para infectarla. Las hembras son mejores transmisoras del virus y tienen una longevidad mayor que los machos (González & Gámez, 1974), D. maidis, puede permanecer infectivo hasta por 20 días y la capacidad transmisora del VRFM por parte del Dalbulus se mantiene después de las mudas, pero el virus no pasa de una generación a otra a través de los huevos de hembras virulíferas (Gámez, 1973; González & Gámez, 1974).

Por otra parte, en condiciones naturales, la capacidad de transmisión del virus en una población de D. maidis es baja y varía de 10-34%. Esta capacidad parece estar bajo control genético y aparentemente no representa una ventaja selectiva para la población de insectos (Gámez, 1983). Es importante destacar que el número de insectos virulíferos detectados por medio de la técnica ELISA (enzyme linked immunosorbent assay) es alta, cercana al 80%, y mucho mayor que el número de transmisores de terminadas por prueba de infectividad, sugiriéndose que muchos insectos pueden adquirir el virus pero no transmitirlo (Rivera 1981; Rivera et al, 1981).

Multiplicación del virus en D. maidis

Se ha demostrado la multiplicación del VRFM en D. maidis. Observaciones al microscopio electrónico de transmisión, revelan la presencia del virus en los órganos internos del insecto vector, sin existir evidencias de efectos citopáticos para el insecto, como resultado de la infección viral. Estudios efectuados por medio del método serológico de ELISA, mostraron la presencia del VRFM en diversos órganos y tejidos del vec-

tor, así como la existencia de un incremento gradual del virus en el cuerpo del insecto después de la adquisición (Kitajima & Gámez, 1983; Rivera, 1981; Rivera et al, 1981).

La capacidad de replicación del pequeño genoma del VRFM en Zea así como en Dalbulus sugiere una marcada adaptación del genoma viral a ambos hospederos. La evidencia de una relación tan estrecha entre el VRFM, la planta hospedera y su insecto vector, es poco común para virus propagativos en insectos (Gámez & León, 1983; 1985).

Patogenicidad de Molicutes y el VRFM en Dalbulus

En estudios realizados sobre el efecto patogénico del "Corn Stunt Spiroplasma" (CSS) y "Maize Bushy Stunt Mycoplasma" (MBSM) en individuos de 7 especies de Dalbulus demostraron que el CSS no afecta la longevidad al menos del adulto de D. maidis pero sí de las otras especies, produciéndose en cambio, un comportamiento diferente con el MBSM que si reduce significativamente la longevidad de D. maidis y de las otras especies (Madden & Nault, 1983). Estudios realizados en Mexico demostraron que el VRFM es también patogénico a D. elimatus (Galindo, 1984), hecho que contrasta con la relación no patogénica de D. maidis y este virus (Gámez & León, 1983).

Estrategias reproductiva de Dalbulus

Los ecólogos le han dado una gran importancia a la estrategia reproductiva y a la capacidad de dispersión de plantas y animales en relación al tipo y estabilidad de los habitat que ellos aprovechan. Se distinguen los "estrategas r" o llamados "especies oportunistas", especies móviles con gran capacidad reproductiva y habilidad para invadir y explorar sitios de bo-

nanza energética efímera. Los "estrategas K", son "especies estables", de movilidad limitada y baja fecundidad (Wilson, 1980). Estudios sobre el comportamiento de D. maidis en poblaciones de maíz sugieren que esta especie presenta características reproductivas del "tipo r" (Gámez, 1983; Gámez & León, 1983; 1985). Como especialista en plantas anuales, tiene alta fecundidad vida corta y un tiempo de generación corto. En estudios independientes de Nault y Madden (1985) se compararon 8 especies de Dalbulus confirmándose que, al menos D. tripsacoides, D. quinquenotatus y D. guzmani presentan características reproductivas del "tipo K". Estas últimas especies están asociadas a Tripsacum dactyloides planta perenne que les proporciona habitat estable. Al comparar las tasas de crecimiento poblacional, estas 3 especies de Dalbulus se desarrollaron más lentamente y con menos descendencia que D. maidis y D. elimatus.

Evolución de la tríada Dalbulus-Zea-VRFM

Se ha planteado la hipótesis (Gámez & León, 1983; 1985) que dada sus características biológicas D. maidis, Z. mays y el VRFM representan una tríada de organismos que en sus interacciones, han provocado influencias mutuas que han implicado adaptaciones del uno al otro de acuerdo a criterios modernos de coevolución (Futuyma & Slatkin, 1983). El virus se ha adaptado totalmente al insecto, y por otra parte virus e insecto se han convertido en especialistas del maíz. La planta ha reaccionado a la infección viral originándose genotipos más tolerante, mientras que la reacción del maíz a Dalbulus aún no está claramente establecida.

Modo de transmisión del virus por los insectos

MATERIALES Y METODOS

Las pruebas se realizaron utilizando métodos anteriormente descritos (Gómez, 1969, 1973). Los insectos se hizo colocando arañas sanas de 3º ó 4º etapa sobre una sección de la hoja que presentaba síntomas.

El trabajo experimental se realizó en los invernaderos de la Facultad de Agronomía, en la Ciudad Universitaria Rodrigo Facio durante los meses de noviembre de 1983 a agosto de 1984.

Fuente del virus y colonias del insecto

Como fuente del virus se utilizaron hojas de maíz que presentaban síntomas característicos de la infección causada por el VRFM.

El método de aislamiento del virus empleado en este estudio fue el mismo descrito por Gómez (1969, 1973). Todas las transmisiones fueron efectuadas por medio de la chicharrita D. maidis.

Un grupo de estos insectos probados como libre de virus, fue confinado a una jaula de madera y malla fina, de aproximadamente unos 120 cm x 50 cm x 50 cm. Unas 3 ó 4 plantas de maíz se colocaron dentro de la jaula, a fin de que los insectos se reprodujeran libremente y poder tomar de ésta colonia, los los individuos necesarios para los experimentos. Esta colonia denominada en adelante, "colonia sana" fue mantenida en un invernadero cuya temperatura osciló durante el transcurso de los experimentos, entre 12 y 32 C con una media de 22 C. Los insectos de esta colonia se denominarán en adelante "sanos".

Método de transmisión del virus por los insectos

Las pruebas se realizaron utilizándo métodos anteriormente descritos (Gámez, 1969; 1973). La adquisición del virus por los insectos se hizo colocando ninfas sanas de 3^o ó 4^o esta^o dio sobre una sección de la hoja que presentaba síntomas bien definidos de la enfermedad. La base de la hoja se introdujo en un erlenmeyer de 250 ml con agua, fijándola a la boca del mismo con un tapón de algodón. Posteriormente este recipiente se colocó dentro de un utensilio metálico cubriéndolo con tierra hasta que solo sobresaliera la parte libre de la hoja hacia arriba del tapón. La hoja se cubrió con una jaula de nitrato de celulosa. El tipo de jaula empleado en todos los experimentos era de forma cilíndrica y con una medida de 18 cm de alto por 8 cm de diámetro. La parte superior del cilindro se cubrió con una muselina fina, existiendo un pequeño orificio lateral que sirvió para introducir o sacar los insectos. Había además dos aperturas circulares lateralmente opuestas, también cubiertas con muselina para facilitar la circulación de aire y evitar la condensación de agua en la jaula.

Los insectos expuestos a hojas infectadas se denominaron "expuestos", y los que transmitieron el virus "transmisores". En todos los casos se denominó día 1, el día en que se inició un experimento, día 2 el siguiente y así sucesivamente. El período de adquisición del virus por los insectos fue de 1-2 días. Seguidamente las ninfas se aislaron, colocándose una por plántula a fin de obtener adultos vírgenes. Permanecieron en éstas del día 2 ó 3 al día 21 cuando alcanzaron el máximo número de insectos transmisores (Gámez, 1973). Este período se denominó "período de incubación". El procedimiento de aislamiento para ninfas sanas se realizó en forma similar tomándose éstas de la colonia madre, y no siendo en nin-

gún momento expuestas a las plantas infectadas.

Del día 22 al 30 se verificó la eficiencia para transmitir virus de los insectos expuestos, observando la presencia síntomas de virosis en las plantas en las que permanecieron. Los síntomas se caracterizaron por rayas o estrías cloróticas cortas, formadas de numerosos puntos y pequeñas rayas, que aparecieron sobre las venas a lo largo de la hoja, siendo más intenso en la base de las hojas jóvenes (Gómez, 1969).

Para la transferencia de los insectos se utilizó un cuarto oscuro o cámara de transferencia, semejante a la utilizada por Gómez (1969); dentro de esta cámara se colocó una caja de madera, de forma cúbica pintada de negro, en cuya parte superior había una pantalla que permanecía iluminada para atraer insectos hacia un solo lugar y facilitar así su manejo. Para manipular los insectos se usó un aspirador manual construido de un tubo de vidrio de 0.6 cm y de 20 cm de largo, en uno de cuyos extremos se colocó una malla y luego una manguera de hule, por la cual el operador pudo ejercer succión con la boca.

En los experimentos se empleó la variedad Tiño H-1 de maíz sembrándose 1-2 plantas por maceta. Se utilizó suelo desinfectado de patógenos y la fertilización y cuidado de las plantas se hizo de acuerdo a métodos de invernadero convencionales.

Determinación del efecto de la infección viral en la oviposición, viabilidad y desarrollo de los insectos.

Las ninfas se examinaron periódicamente hasta que alcanzaron su estado adulto, separándose entonces de acuerdo al sexo. Además se hizo un registro de si el insecto expuesto era o no transmisor. Seguidamente se hicieron cruces de hembras virulíferas con machos sanos. Paralelamente y como control se hicieron los cruces de insectos sanos. Los insectos se probaron en pareja del mismo sexo que se colocaron separadamente sobre plántulas que fueron reemplazadas cada 5º día. De 5 a 10 días

después de removidos los insectos, cada plántula se examinó bajo el microscopio estereoscópico, haciéndose un recuento de los huevos depositados en las hojas. Además las plántulas fueron observadas diariamente llevándose un control de las ninfas emergentes, y de éstas se determinó cuántas lograron desarrollarse a fase adulta. Las hembras ovipositoras fueron observadas de manera ininterrumpida, hasta el día de su muerte, llevándose un registro del número de huevos y ninfas viables por hembra.

Análisis estadístico de los datos.

En el análisis estadístico de los resultados se aplicó la distribución "t" de Student, para comprobar la significancia de las diferencias entre las medias de los dos tratamientos. En todos los experimentos se utilizaron 80 individuos por tratamiento, 40 hembras y 40 machos para efectuar los cruces respectivos. La fórmula estadística utilizada (Daniel, 1980) fue la siguiente:

$$t = \frac{\bar{X}_i - \bar{X}_{ii}}{\sqrt{\frac{2 S^2}{n}}}$$

\bar{X} = Media de la muestra

S^2 = Varianza común de los 2 grupos

n = Nº de individuos

Grado de libertad (gl) = $n_1 + n_{11} - 2$

Se utilizó también la distribución de las frecuencias para determinar la regularidad con la que ocurren los valores dentro de cualquiera de los intervalos de clase que se muestran, de acuerdo a la fórmula:

Número de intervalo de clase: $k = 1 + 3.322 (\log_{10} n)$

n = Nº de valores en el conjunto de datos bajo consideración

Amplitud de los intervalos: $w = \frac{R}{k}$

R = (número máximo) - (número mínimo) del conjunto de datos

RESULTADOS

Efecto de la infección con el VRFM en la tasa de oviposición de *D. maidis*.

Después de realizados los cruces entre las hembras expuestas y los machos sanos, se hizo un conteo de huevos cada 5 días, y consecutivamente por un período de 65 días.

Los resultados correspondientes a la oviposición de hembras sanas aparecen en el Cuadro 1 y a las hembras expuestas en el Cuadro 2. Se observa en el Cuadro 1 que el número promedio mínimo de huevos depositados por hembra fue de 27.5 y el máximo de 347 huevos, con un promedio general de 210.6.

El Cuadro 2 indica que el promedio mínimo de huevos de las hembras expuestas fue de 60.5 y el máximo de 388 con un promedio general de 232.8 huevos por hembra.

Los datos de los Cuadros 1 y 2 fueron analizados estadísticamente con el propósito de determinar si existe alguna diferencia en la tasa de oviposición observada. Los resultados aparecen en el Cuadro 3, no existiendo diferencia significativa entre los dos valores.

Los resultados de los Cuadros 1 y 2 permitieron analizar el número promedio de huevos ovipositados por hembras sanas y expuestas de *D. maidis* en el tiempo, con base en conteo de huevos ovipositados por las hembras cada 5 días por el período de 65 días del experimento. La Fig. 1 muestra los datos graficamente. Se observa que la mayor cantidad de huevos fueron depositados entre los días 10 y 30 de iniciada la ovipo-

sición, siendo el día 15, en el que hubo la máxima postura de 32.3 para hembras sanas y el día 20 en hembras expuestas con un promedio de 35.2 huevos.

Infección con el VRFM y su efecto en el tiempo de maduración de los huevos de Dalbulus maidis.

Con el fin de determinar el efecto de la infección con el VRFM en el tiempo de maduración de los huevos, se hicieron observaciones diarias de los huevos ovipositados, para determinar el día en que oclasionaban. Los resultados de este experimento se muestran en el Cuadro 4, observándose que la maduración promedio de los huevos de hembras sanas fue de 13.76 días con un mínimo de 11.5 días y un máximo de 15.5 días. En hembras expuestas fue de 13.29 días con un mínimo de 12 y un máximo de 15 días.

El análisis estadístico de los datos (Cuadro 5) muestran que no hay diferencia significativa en el tiempo de la maduración de los huevos.

Distribución de frecuencia de oviposición por hembras sanas y expuestas de Dalbulus maidis.

Con el propósito de analizar si existe una diferencia significativa en la distribución de la frecuencia con que hembras sanas e infectadas ovipositan determinada cantidad de huevos, se hizo la comparación descrita en el Cuadro 6. Se define como postura, el número de huevos depositados en un determinado lapso de tiempo por una hembra. Se observó que del total de oviposiciones que ocurrieron, para cada grupo de hembras sanas y expuestas en un período de 65 días

Cuadro 1. Oviposición de 20 pares de hembras sanas de Dalbulus maidis.

Par de hembras (N)	Período (Días de iniciado el experimento) **													Oviposición por hembra (\bar{x}) ***
	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55	60	65	
1	68	71	11	25	40	47	26	0	0	0	0	0	0	144.0
2	22	67	78	10	50	36	39	17	0	0	0	0	0	161.5
3	22	68	3	0	30	50	4	0	0	0	0	0	0	88.5
4	32	21	66	88	137	25	48	75	10	0	0	0	0	251.0
5	29	13	81	50	55	50	69	39	4	0	0	0	0	195.0
6	25	32	86	99	48	78	52	47	0	0	0	0	0	233.5
7	27	28	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	27.5
8	17	24	48	15	0	42	0	0	0	0	0	0	0	73.0
9	23	28	76	60	36	38	33	43	0	0	0	0	0	168.5
10	0	31	78	48	66	77	54	46	42	11	27	0	0	240.0
11	28	53	32	90	100	84	98	57	50	0	0	0	0	296.0
12	25	62	50	110	66	73	80	81	54	30	25	23	0	339.0
13	23	48	120	92	91	89	62	24	0	0	0	0	0	274.5
14	15	17	12	58	0	0	0	0	0	0	0	0	0	51.0
15	13	25	38	114	121	82	75	0	11	0	0	0	0	239.5
16	37	61	74	77	56	68	52	46	28	12	13	27	20	285.5
17	59	66	90	104	50	91	97	45	42	30	0	0	0	347.0
18	35	26	98	70	130	67	89	39	42	0	0	0	0	298.0
19	12	53	122	27	16	37	22	36	37	20	0	0	0	191.0
20	20	60	129	95	99	70	30	28	26	8	0	0	0	308.0
Total	532	874	1292	1232	1195	1104	930	623	346	111	88	78	20	
\bar{x} ****	13.3	21.8	32.3	30.8	29.9	27.6	23.2	15.5	8.65	2.77	2.2	1.9	0.5	
\bar{x} general														210.6

- * Oviposición ocurrida en un período de 65 días
- ** El conteo de huevos se efectuó en períodos consecutivos de 5 días
- *** El total de oviposición del par de hembras fue dividido entre 2 para obtener promedio por hembra.
- **** Promedio por hembra en cada período.

Cuadro 2. Oviposición de 20 pares de hembras expuestas de Delbulus maidis.

Par de hembras (C#)	Período (Días de iniciado el experimento) **												Oviposición por hembra (\bar{x})***
	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55	60	
1	30	42	65	88	74	68	60	55	30	23	0	0	267.5
2	22	40	59	0	0	0	0	0	0	0	0	0	60.5
3	41	61	70	85	90	86	81	73	41	0	0	0	314.0
4	40	57	68	40	0	0	0	0	0	0	0	0	102.5
5	35	60	79	98	91	87	80	69	38	21	0	0	329.0
6	43	58	73	85	80	75	69	53	30	24	0	0	295.0
7	31	37	59	57	50	32	0	0	0	0	0	0	133.0
8	35	43	61	74	75	70	62	58	28	0	0	0	253.0
9	28	48	39	48	61	55	48	40	0	0	0	0	183.5
10	40	47	60	85	81	77	75	70	61	53	13	0	331.0
11	55	69	81	99	89	71	66	57	35	27	0	0	324.5
12	30	48	55	69	68	58	32	23	0	0	0	0	191.5
13	21	60	64	75	72	66	60	52	28	20	0	0	259.0
14	32	54	73	87	80	73	65	60	0	0	0	0	262.0
15	60	81	90	100	93	81	77	69	57	40	28	0	388.0
16	24	37	35	49	55	45	30	0	0	0	0	0	137.5
17	27	34	50	67	73	70	63	55	0	0	0	0	219.5
18	38	51	68	83	86	81	72	66	60	51	32	10	349.0
19	25	36	30	51	68	59	45	0	0	0	0	0	157.0
20	30	45	55	68	0	0	0	0	0	0	0	0	99.0
Total	687	1008	1234	1408	1286	1154	985	800	408	259	73	10	
\bar{x} ****	17.1	25.2	30.8	35.2	32.1	28.8	24.6	20.0	10.2	6.4	1.8	0.2	
\bar{x} general													232.8

* Oviposición ocurrida en un período de 60 días, por hembras expuestas a plantas infectadas con el VRFL.

** El conteo de huevos se efectuó en períodos consecutivos de 5 días.

*** El total de oviposición del par de hembras fue dividido entre 2 para obtener el promedio por hembra.

**** Promedio por hembra en cada período.

Cuadro 3. Análisis estadístico de huevos y ninfas de hembras de Dalbulus maidis sanas y expuestas al VRFM que alcanzaron los 5 estadios de desarrollo.

Tratamiento	Estadio					
	Huevos	1º	2º	3º	4º	5º
Sanos	210.60* (100)*	160.55 (76.41)	127.82 (60.69)	106.17 (50.41)	88.42 (41.88)	74.75 (35.49)
Expuestos	232.80 (100)	209.27 (87.63)	182.50 (76.42)	157.45 (65.93)	134.05 (56.13)	111.97 (46.88)
Diferencia entre promedios	22.22	48.72	54.55	51.26	45.75	37.25
t Student	0.77	1.83	2.3	2.4	2.48	2.27
Significancia	NS	NS	S 5%	S 5%	S 5%	S 5%

* El número sin paréntesis es el promedio general de huevos y ninfas, y el con paréntesis indica el porcentaje correspondiente al número inicial de huevos y el de ninfas provenientes de estos que alcanzaron el estado indicado.

Cuadro 4. Días para eclosión de los huevos de 20 pares de hembras de Dalbulus maidis de acuerdo al período de oviposición.*

Tratamiento	Período de oviposición										Días \bar{x} para eclosión (total)			
	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50		55	60	65
Sanos	14.5	14.0	15.5	14.0	14.5	14.0	11.5	13.5	15.5	12.0	12.5	13.5	14.0	13.76
Expuestos	12.0	15.0	14.0	12.0	13.5	13.0	12.5	14.0	13.5	14.0	13.5	14.0	14.0	13.29

* Días promedio para eclosión de individuos ovipositados en el período.

La mayor frecuencia fue de 12 posturas que produjeron de 15-29 huevos por postura y ocurrió en los primeros 5 días de oviposición. Se observa que las hembras tienden a ovipositar números variables de huevos, que oscilan entre 1-4 en posturas pequeñas y ocasionalmente algunas posturas grandes de 135-149 huevos.

En las hembras expuestas de D. maidis la mayor frecuencia se observa en 12 posturas que produjeron entre 30-44 huevos ocurriendo en los primeros 5 días de oviposición, y llegando a depositar hasta 104 huevos por posturas.

Cuadro 5. Análisis estadístico del tiempo de maduración de los huevos de 20 pares de hembras de Dalbulus maidis sanas y expuestas al VRFM.

Tratamiento	Maduración promedio*	Diferencia entre promedios	t Student	Significancia
Sanos	13.76	0.47	1.1	NS
Expuestos	13.29			

* Maduración correspondiente a promedios generales.

Viabilidad de los huevos y ninfas producidas por hembras de Dalbulus maidis infectadas con el VRFM

Con el propósito de determinar la viabilidad de huevos y ninfas de hembras sanas e infectadas, se procedió de la forma

descrita en el primer experimento.

Los resultados aparecen en el Cuadro 3 mostrándose gráficamente en la Fig. 2. Se tomó como 100% los huevos ovipositados, siendo el promedio de 210.6 para hembras sanas y 238.80 para expuestas. Llegaron al 5º estadio el 35.49% de las ninfas nacidas de hembras expuestas.

El análisis estadístico de los datos mostró que los estadios 2º, 3º, 4º y 5º presentan una diferencia significativa del 5%, siendo mayor en los insectos expuestos. En cambio no hay diferencia significativa en la oviposición y en el 1º estadio.

Comparación del número de adultos de Dalbulus maidis obtenidos a partir de hembras sanas y expuestas al VRFM.

Para determinar el número de individuos de D. maidis que alcanzaron el estado adulto, provenientes de hembras sanas y expuestas, se utilizó el conteo de los insectos que emergieron, cada 5 días en un período sucesivo de 50 días empleado en los análisis anteriores.

Los resultados correspondientes al número de adultos provenientes de hembras sanas y expuestas, aparecen en los Cuadros 7 y 8 respectivamente.

Se observa en el Cuadro 7 que el número de adultos por hembra sana fue de 2.5 el mínimo y con un máximo de 125.50, y un promedio general de 65.65, correspondiendo en su total al 31.20% de los huevos ovipositados.

El Cuadro 8 indica que el número mínimo de insectos emergentes de hembras expuestas fue de 19 y el máximo de 179 con un promedio de 90.72 insectos, correspondiendo el total al 38% de los huevos ovipositados.

Los datos de ambos cuadros fueron analizados estadísticamente con el fin de determinar si existe alguna diferencia

Tabla 7. Número de adultos emergidos a partir de huevos de 20 pares de hembras sanas de Diabrotica undecimpunctata.

Número de hembras	Período (Días de iniciado el experimento)**											Adultos*** por hembras (x̄)
	30	35	40	45	50	55	60	65	70	75	80	
1	20	35	0	0	13	14	0	0	0	0	0	41.0
2	0	23	37	0	21	7	0	0	0	0	0	44.0
3	1	25	0	0	10	15	0	0	0	0	0	25.5
4	0	3	16	28	77	3	8	35	0	0	0	85.0
5	7	0	45	13	25	17	19	6	0	0	0	66.0
6	3	0	55	42	19	30	13	13	0	0	0	87.5
7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
8	0	1	6	0	0	8	0	0	0	0	0	7.5
9	2	7	42	6	5	10	3	15	0	0	0	45.0
10	0	10	37	17	21	20	10	13	10	0	2	69.0
11	1	15	3	49	65	39	47	11	8	0	0	119.0
12	2	25	7	22	34	20	33	47	15	1	0	103.0
13	0	0	60	16	52	35	25	0	0	0	0	94.0
14	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	2.5
15	0	2	12	21	46	38	32	0	0	0	0	75.5
16	2	30	35	21	21	26	11	15	0	0	0	80.5
17	15	48	50	40	8	21	50	7	5	7	0	125.5
18	5	0	40	15	50	17	23	5	10	0	0	85.0
19	0	8	80	0	0	9	1	3	11	0	0	56.0
20	1	10	85	22	47	26	0	0	2	0	0	96.5
Total	59	242	610	317	514	355	280	170	61	8	2	
****	1.4	6.0	15.2	7.9	12.8	8.8	7.0	4.2	1.5	0.2	0.05	
***** general												65.65

- * Observaciones realizadas en un período de 55 días
- ** El conteo de insectos se efectuó en períodos consecutivos de 5 días
- *** El total de adultos del par de hembras fue dividido entre 2 para obtener el promedio por hembra.
- **** Promedio por hembra en cada período.

Tabla 3. Número de adultos emergidos a partir de huevos de 20 pares de hembras expuestas de Colobus ruidia*

Período (Días de iniciado el experimento) **	Período (Días de iniciado el experimento) **											Adultos *** por hembra (\bar{x})
	30	35	40	45	50	55	60	65	70	75	80	
1	5	18	42	45	43	39	26	23	0	0	0	120.5
2	3	6	30	0	0	0	0	0	0	0	0	19.5
3	5	25	32	31	61	56	43	31	6	0	0	145.0
4	4	16	22	8	0	0	0	0	0	0	0	25.0
5	8	35	53	65	53	42	37	25	1	0	0	159.5
6	7	28	30	57	42	43	33	12	0	0	0	126.0
7	0	10	24	20	20	2	0	0	0	0	0	38.0
8	0	15	20	29	31	37	25	26	0	0	0	91.5
9	6	24	2	11	29	23	16	8	0	0	0	59.5
10	3	21	33	49	44	31	34	32	29	13	0	144.0
11	15	45	41	55	52	32	32	20	6	0	0	149.0
12	1	23	10	30	29	25	2	0	0	0	0	60.0
13	0	35	15	37	26	29	21	16	0	0	0	89.5
14	2	40	46	2	37	25	20	21	0	0	0	116.5
15	12	60	50	55	50	42	38	22	27	3	0	179.5
16	0	15	0	7	13	6	1	0	0	0	0	21.0
17	0	12	27	20	38	33	26	16	0	0	0	86.0
18	6	30	19	41	36	35	38	21	30	17	3	138.0
19	0	7	1	8	12	21	5	0	0	0	0	27.0
20	0	17	6	15	0	0	0	0	0	0	0	19.0
Total	77	482	503	625	616	521	397	273	99	33	3	
***	1.9	12.0	12.5	15.6	15.4	13.0	9.9	6.8	2.4	0.8	0.7	
general												90.72

* Observaciones realizadas en un período de 55 días, hembras expuestas al VREM

** El conteo de insectos se efectuó en períodos consecutivos de 5 días

*** El total de adultos del par de hembras fue dividido entre 2 para obtener el promedio por hembra.

**** Promedio por hembra en cada período.

ESTADOS DEL INSECTO

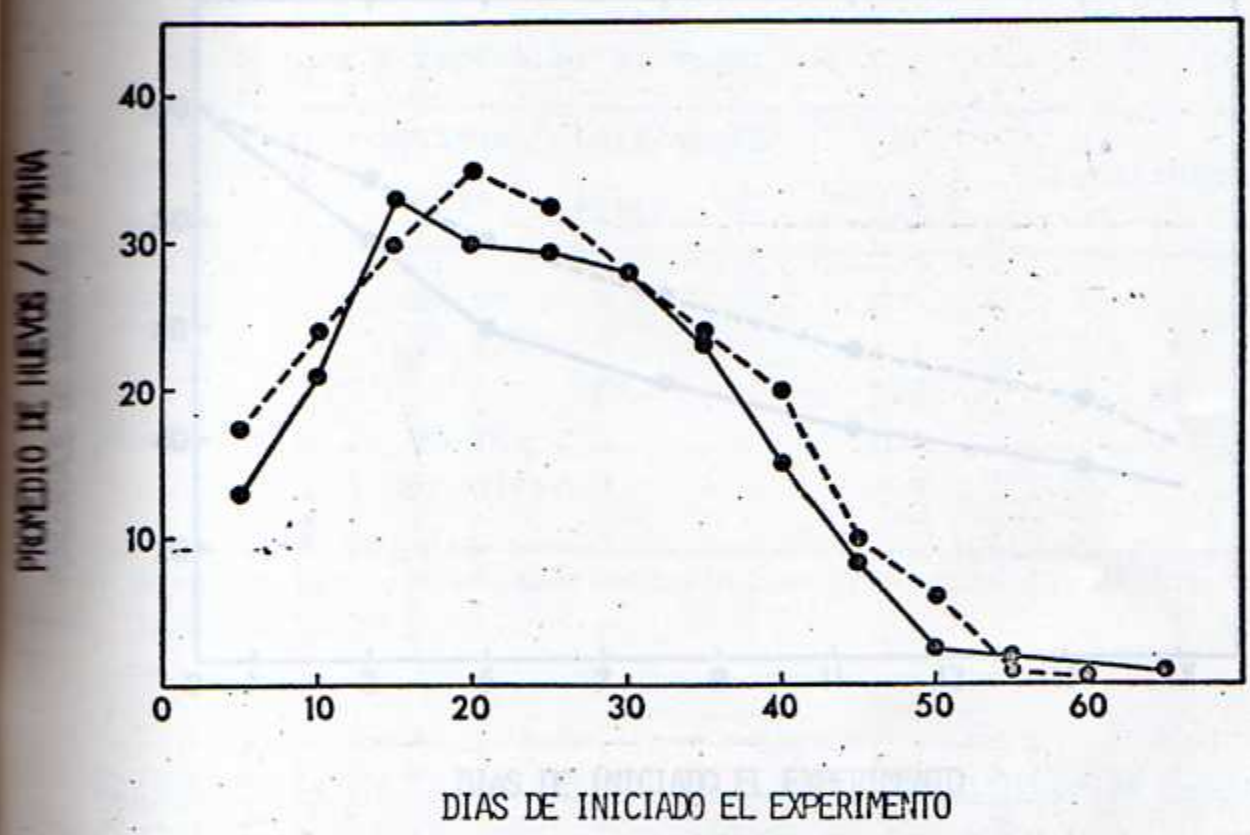


FIG. 1. NUMERO x DE HUEVOS OVIPOSITADOS DE Dalbulus maidis EN EL TIEMPO (SANOS ●—●) ; (EXPUESTOS ●---●)

ESTADIOS DEL INSECTO

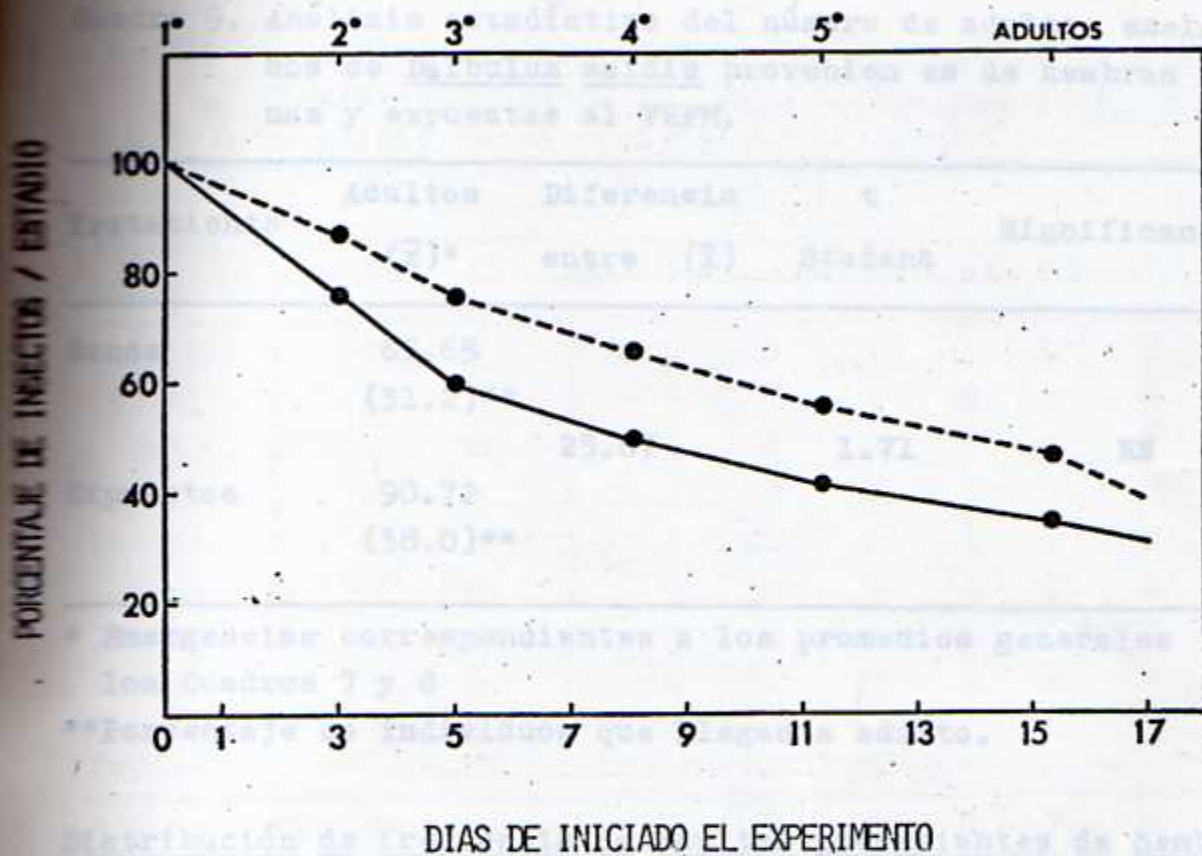


FIG. 2. VIABILIDAD DE HUEVOS Y NINFAS PRODUCIDAS DE HEMBRAS Dalbulus maidis, DE SANAS Y EXPUESTAS DE Dalbulus maidis (SANOS ●—●) ; (EXPUESTOS ●—●)

significativa en el número de ninfas que alcanzan el estado a alto. Los resultados aparecen en el Cuadro 9, e indican que no existe diferencia significativa entre los dos valores.

Cuadro 9. Análisis estadístico del número de adultos emergidos de Dalbulus maidis provenientes de hembras sanas y expuestas al VRFM.

Tratamiento	Adultos (\bar{x})*	Diferencia entre (\bar{x})	t Student	Significancia
Sanos	65.65 (31.2)**	25.07	1.71	NS
Expuestos	90.72 (38.0)**			

* Emergencias correspondientes a los promedios generales de los Cuadros 7 y 8

**Porcentaje de individuos que llegan a adulto.

Distribución de frecuencia de adultos provenientes de hembras de Dalbulus maidis sanas y expuestas al VRFM.

Con el fin de analizar si existe diferencia en la distribución de frecuencias en el número de insectos emergentes de D. maidis, se hizo la comparación descrita en el Cuadro 10, Se observa que del total de emergencias en un período de 55 días, la mayor frecuencia provenientes de hembras sanas fue de 9 emergencia de 1-10 insectos, tendiendo a emerger los adultos en grupos pequeños con algunas emergencias ocasionales de 77-87 insectos.

En las hembras expuestas, la mayor frecuencia de emergencia en el primer período fue de 11 eventos de 1-10 inactivos, también también a emerger los adultos en grupos pequeños ya no se llegando a emerger más de 55 insectos.

Cuadro 10. Distribución de frecuencia del número de adultos provenientes de 20 pares de hembras de Dalbulus maidis sanas y expuestas al VRFM.

Nº de Adultos Sanos	Períodos											
	30	35	40	45	50	55	60	65	70	75	80	
1-10	9	7	3	2	3	5	4	4	5	2	1	
11-21	2	1	2	6	5	6	3	5	2	0	0	
22-32	0	4	0	3	1	4	3	0	0	0	0	
33-43	0	1	5	2	1	3	1	1	0	0	0	
44-54	0	1	2	1	4	0	2	1	0	0	0	
55-65	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	
66-76	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	
77-87	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Expuestos												
1-10	11	3	4	3	0	2	3	1	3	1	1	
11-21	2	7	3	4	3	1	3	1	1	0	0	
22-32	0	5	6	3	4	6	4	6	3	0	0	
33-43	0	2	3	3	5	7	6	0	0	0	0	
44-54	0	2	3	2	4	0	0	0	0	0	0	
55-65	0	1	0	4	1	1	0	0	0	0	0	

(X)	5.37	12.23	12.46
(S)	0.09	0.35	0.40
Significancia	NS	NS	NS

* Primer período de huevos, ninfas y adultos

En las hembras expuestas, la mayor frecuencia de emergencias en el mismo período fue de 11 eventos de 1-10 insectos, tendiendo también a emerger los adultos en grupos pequeños pero no llegando a emerger más de 65 insectos.

Determinación de la diferencia en oviposición, ninfas de 5º estadio y adultos emergentes de hembras de *Dalbulus maidis* transmisoras y no transmisoras del VRFM.

Con el objeto de determinar si había diferencia entre la oviposición, ninfas que alcanzaron el 5º estadio y adultos emergentes de hembras que habían sido infectadas y transmitieron el VRFM, se hizo un recuento de huevos depositados por las 4 hembras que resultaron transmisoras se procedió hacer lo mismo con las ninfas de 5º estadio y los adultos y los respectivos promedios se analizaron estadísticamente. Los datos se presentan en el Cuadro 11, observándose que no había diferencia significativa entre los valores.

Cuadro 11. Análisis estadístico de oviposición, ninfas de 5º estadio y adultos emergidos de hembras de *Dalbulus maidis* transmisoras y no transmisoras al VRFM

Tratamiento	Huevos	Ninfas de 5º estadio	Adultos
No transmisoras	233.87*	114.40	93.21
Transmisoras	228.85	102.2	80.75
Diferencia entre (\bar{x})	5.37	12.25	12.46
t Student	0.09	0.35	0.40
Significancia	NS	NS	NS

* Número promedio de huevos, ninfas y adultos

DISCUSION Y CONCLUSIONES

Los resultados de este estudio son congruente de una manera global con la hipótesis, basada en trabajos anteriores (González & Gámez, 1974; Kitajima & Gámez, 1983), de que la infección del VRFM no produce efectos detrimentales en la biología reproductiva del insecto vector D. maidis.

Se utilizó una población expuesta al virus, de la cual el 80% era insecto virulífero (Rivera et al, 1981). Los resultados representan el comportamiento de esa población, que no difiere de la de poblaciones de insectos estrictamente transmisores (virulíferos) o los sanos.

Los datos obtenidos en la determinación del efecto de la infección del VRFM en la tasa de oviposición demuestran que no hubo diferencia significativa entre las hembras sanas y expuestas, aunque en las observaciones individuales se nota que estas últimas ovipositaron más que las hembras sanas.

El número promedio de huevos ovipositados por las hembras en este estudio, (210.6 en hembras sanas y 232.8 en hembras expuestas) es superior al citado por Davis (1966) en investigaciones realizadas en los Estados Unidos. No obstante debe aclararse el hecho de que las condiciones en que se efectuaron los experimentos, incluyendo genotipos del insecto y los genotipos de las plantas utilizadas, eran diferentes.

La mayor cantidad de huevos ovipositados se produjo en la primera mitad del período de oviposición de ambos grupos de hembras (Cuadro 6, Fig. 1). Las hembras sanas ovipositaron por un período de 65 días y las hembras expuestas por 60 días.

BIBLIOGRAFIA

RESUMEN

En esta investigación se estudiaron aspectos de la biología reproductiva de Dalbulus maidis (D & W), siendo los objetivos determinar el efecto de la infección del VRFM en la tasa de oviposición de hembras infectadas, así como sobre el período de maduración de los huevecillos y la viabilidad de las ninfas a partir de hembras infectadas y machos sanos.

Los resultados muestran que no hubo efecto de la infección del VRFM en la tasa de oviposición, ni tampoco en la maduración de los huevecillos de D. maidis.

En cuanto a la viabilidad de las ninfas producidas, no hubo diferencia en el 1º estadio, pero sí hubo una diferencia significativa del 5% en los 4 estadios restantes, presentando se mayor cantidad de ninfas de hembras expuestas.

En cuanto a la comparación del número de adultos de D. maidis de hembras sanas y expuestas, no hubo diferencia en el número de insectos.

Resultados similares se presentaron en cuanto a oviposición ninfas de 5º estadio y adultos de hembras transmisoras y no transmisoras.

fectos deletorios a nivel ultraestructural y en los que se inca también que la longevidad de D. maidis tampoco es afectada por la infección del VRFM (González & Gámez, 1974; Kitajima & Gámez, 1983). Esto coincide con la hipótesis de que la asociación virus-vector está "bien balanceada" (Gámez & León, 1983). Las asociaciones bien balanceadas son aquellas en las que el parásito provoca poco o ningún daño a su hospedero. Este concepto es congruente con la hipótesis de coevolución del sistema insecto-virus-planta (Gámez & León, 1983; 1985).

Sin embargo, otras asociaciones de D. maidis con parásitos no son "bien balanceadas". Los dos mollicutes asociados al "achaparramiento del maíz" causan considerable mortalidad en el insecto. Recientemente Madden & Nault (1983) y Madden et al (1985), compararon la mortalidad producida por CSS y MBSM en algunas especies de Dalbulus. D. maidis es el más tolerante al CSS seguido por D. elimatus y D. gelbus, pero existe una gran mortalidad en D. maidis al infectarse con micoplasma. Por otra parte, Galindo (1984) encontró que en D. elimatus había alteraciones patológicas y enzimáticas severas en condiciones infectivas con VRFM, sugiriendo que hay reducción en la longevidad y fertilidad del insecto. Sin embargo es extraño que especies tan relacionadas como D. maidis y elimatus reaccionen de manera tan diferente a un mismo virus. Esto podría deberse a contaminación del aislamiento del virus con CSS o MBSM (R. Gámez, comunicación personal).

Igualmente no hubo diferencia significativa en el número de huevos depositados por hembras transmisoras y no transmisoras. La infección con el VRFM tampoco afectó el tiempo de maduración de los huevos de hembras sanas y expuestas.

La viabilidad de los huevos y ninfas de 1º estadio producidos por hembras sanas y expuestas (Cuadro 3) fue estadísticamente similar. En los estadios 2º, 3º, 4º y 5º hay diferencia significativa del 5%. No parece tener un significado biológico puesto que el número de insectos que al final llega al estado adulto es igual en los tratamientos. La diferencia al 5% puede deberse al método experimental. No hubo diferencia significativa entre el número de ninfas que alcanzaron el 5º estadio provenientes de hembras transmisoras y no transmisoras, no habiendo ningún efecto del VRFM sobre la fertilidad y la viabilidad de las ninfas.

No hay tampoco diferencia significativa entre el número de insecto que alcanzaron el estado adulto, provenientes de hembras sanas y expuestas. El promedio de adultos obtenidos para ambos grupos es menor (en un 50% para expuestos y 63% para sanos) que el mencionado por Nault y Madden (1985) que es de 178.67 adultos, en investigaciones realizadas en los Estados Unidos. Sin embargo, se debe indicar que dicho trabajo se hizo en condiciones de invernadero. El hecho de que las ninfas de algunas parejas no llegaran a adultos hizo que el promedio general disminuyera. El 32% de los individuos que llegaron a adultos provenían de huevos de hembras sanas y el 38% provienen de hembras expuestas. No hubo diferencia en cuanto al número de adultos emergentes de hembras transmisoras y no transmisoras. La distribución de frecuencia de emergencia de adultos indica que estos tienden a emerger en números similares durante el período de oviposición de las hembras.

Estos datos son congruente con investigaciones previamente realizadas en las que se ha determinado la ausencia de e-

BIBLIOGRAFIA

- Daniel, W. 1980. Bioestadística. Traducido por José Pérez Castellano. Limusa, Mexico. 485 pp.
- Davis, R. 1966. Biology of the leafhopper Dalbulus maidis at selected temperatures. J. Econ. Entomol. 59:766.
- Futuyma, D. & Slatkin, M. 1983. Introduction. Pp. 1-13. In Futuyma D. & Slatkin, M., eds. Coevolution. Sinauer Associates, Mass. 555 pp.
- Galindo, N. 1984. Alteraciones provocadas por el virus del rayado fino del maíz en Dalbulus elimatus (Ball) (Homoptera-Cicadellidae). Tesis. México D.F., Universidad Nacional Autónoma de Mexico. 120 pp.
- Gámez, R. 1969. A new leafhopper-borne virus of corn in Central America. Plant Dis. Repr. 53:929-932.
- Gámez, R. 1973. Transmission of rayado fino virus of maize (Zea mays) by Dalbulus maidis. Ann. Appl Biol. 73:286-292.
- Gámez, R. 1980. Maize rayado fino virus. CMI/AAB Descriptions of Plant Viruses. Nº 220. 4 pp.
- Gámez, R. 1983. Maize rayado fino disease: The virus-host-vector interaction in Neotropical environments. Proc. Intl. Maize Virus. Dis. Colloq. and Workshop, 2nd, 1982, Wooster. pp. 62-68.
- Gámez, R. & León, P. 1983. Maize rayado fino virus. Evolution with plant host and insect vector. In K. Harris, d. Current Topics in Vector Research. prager Scientific Publ.

- Gómez, R. & León, P. 1985. Ecology and evolution of a Neotropical leafhopper-virus-maize association. In The Leafhoppers. Nault, L. & Rodríguez, J. eds. J. Wiley & Sons, New York (en imprenta).
- Gómez, R. & Saavedra F. 1985. A model of a leafhopper-borne virus disease in the Neotropics. In R. Garret, G. Madlean and W. Ruesink, eds. Plant Virus Epidemiology. Academic Press, Melbourne (en imprenta).
- Gómez, R. Kitajima, E. W. & Lin, M. T. 1979. The geographical distribution of maize rayado fino virus. Plant Dis. Reprtr. 63:830-833.
- González, V. & Gómez, R. 1974. Algunos factores que afectan la transmisión del virus del rayado fino del maíz por Dalbulus maidis DeLong & Wolcott. Turrialba 24:51-57.
- Kitajima, E. & Gómez, R. 1983. Electron microscopy of maize rayado fino virus in the internal organs of its leafhopper vector. Intervirology 19:129-134.
- Madden, L. & Nault, L. 1983. Differential pathogenicity of corn stunting mollicutes to leafhopper vectors in Dalbulus and Baldulus species. Phytopathology 73:1608-1614.
- Madden, L. Nault, L. Heady, S. & Styer, W. 1985. Effect of maize stunting mollicutes on survival and fecundity of Dalbulus leafhopper vector. Ann. Appl. Biol. (en prensa)
- Nault, L. & Madden, L. 1985. Reproductive strategies of Dalbulus leafhopper. Ecol. Entomol. 10:57-63.
- Nault, L. Gingery, R. & Gordon, D. 1980. Leafhopper transmission and host range of maize rayado fino. Phytopathology 70:709-712.
- Paniagua, R. & Gómez, R. 1976. El virus del rayado fino del maíz: estudios adicionales sobre la relación del virus y su

insecto vector. Turrialba 26:39-43.

Rivera, C. 1981. Multiplicación del virus del rayado fino del maíz en el insecto vector Dalbulus maidis (Homoptera: Cicadellidae). Tesis Mg. Sc. San José, Universidad de Costa Rica. 53 pp.

Rivera, C. Kozuka, I. & Gámez, R. 1981. Rayado fino virus: detection in salivary glands and evidence of increase in virus titre in the leafhopper vector Dalbulus maidis. Turrialba 31:78-80.

Wilson, E. 1980. *Sociobiología. La nueva síntesis. Traducido por Ramón Navarro y Andrés de Haro. Omega, Barcelona 701 pp.*