

MISCELANEA

NÚMERO 152

Dalbulus maidis (Hemiptera: Cicadellidae), vector del “achaparramiento o raquitismo” del maíz

Aspectos biológicos más relevantes, con especial referencia a los conocimientos generados en Argentina



Eduardo G. Virla



Fundación Miguel Lillo

Tucumán – Argentina

MISCELANEA

Serie cuya temática incluye innovaciones metodológicas, información biológica catalogada, actualizaciones y ensayos científicos.

ISSN 0074-025X

Fundación Miguel Lillo, 2024

Fundación Miguel Lillo, Miguel Lillo 251, (4000) San Miguel de Tucumán, Argentina.
Telefax +54 381 433 0868
www.lillo.org.ar

Director General de Investigaciones:

David Flores (Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina)

Editor Área Zoología:

Emilio Lizarraga (Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina)

Editor gráfico:

Gustavo Sánchez (Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina)

Editor web:

Andrés Ortiz (Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina)

Consultas bibliográficas y ventas:

Centro de Información Geo-Biológico del Noroeste Argentino,
Fundación Miguel Lillo, Miguel Lillo 251, (4000) San Miguel de Tucumán, Argentina.
Correo electrónico: <biblioteca@lillo.org.ar>

Ref. bibliográfica:

Virla, E. G. 2024. *Dalbulus maidis* (Hemiptera: Cicadellidae), vector del “achaparramiento o raquitismo” del maíz. Aspectos biológicos más relevantes, con especial referencia a los conocimientos generados en Argentina. *Miscelanea* 152, 50 pp. Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina.

Imagen de tapa:

Diversos aspectos de *Dalbulus maidis* y su incidencia en la planta de maíz.
Fotografías: Andrés Ortiz y Eduardo G. Virla.

Derechos protegidos por Ley 11.723
Editado en Argentina



Fundación
Miguel Lillo
Tucumán
Argentina

doi

Dalbulus maidis (Hemiptera: Cicadellidae), vector del “achaparramiento o raquitismo” del maíz. Aspectos biológicos más relevantes, con especial referencia a los conocimientos generados en Argentina

Dalbulus maidis (Hemiptera: Cicadellidae), vector of corn stunt disease. Relevant biological aspects, with special reference to knowledge generated in Argentina

Eduardo G. Virla 

Instituto de Entomología, Fundación Miguel Lillo y CONICET, Tucumán, Argentina.
<egvirla@lillo.org.ar>

RESUMEN

Debido a su frecuencia, abundancia en los cultivos, y a la extraordinaria capacidad de transmitir eficientemente al menos cuatro patógenos, *Dalbulus maidis* es una de las amenazas más notorias para los cultivos de maíz en América Latina. La reciente explosión poblacional de esta plaga en Argentina dejó en evidencia el daño potencial de esta especie en el cultivo de maíz, estimándose pérdidas cercanas al 80%. Ante esta situación, surge la necesidad de poner a disposición del personal científico, técnico y otros interesados en la sanidad del cultivo de maíz los conocimientos fundamentales sobre diferentes aspectos bioecológicos de este insecto. Ante esto, la presente contribución es un resumen de los conocimientos sobre las principales características biológicas del vector adquiridos a lo largo de más de 50 años. Entre otros temas, la información proporcionada abarca desde su reconocimiento, rasgos biológicos, distribución, importancia como plaga, ciclo de vida y desarrollo, voltinismo, plantas hospedadoras, comportamientos y sus enemigos naturales. Esta información es

► Ref. bibliográfica: Virla, E. G. 2024. *Dalbulus maidis* (Hemiptera: Cicadellidae), vector del “achaparramiento o raquitismo” del maíz. Aspectos biológicos más relevantes, con especial referencia a los conocimientos generados en Argentina. *Miscelanea* 152, 50 pp. <https://doi.org/10.30550/msc/152>

► Recibido: 8 de mayo 2024 – Aceptado: 20 de mayo 2024.

► URL de la revista: <http://www.lillo.org.ar/editorial/index.php/publicaciones/catalog/series/miscelanea>



► Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons Atribución – No Comercial – Sin Obra Derivada 4.0 Internacional.

crucial para desarrollar programas efectivos de manejo del “achaparramiento” en Argentina.

Palabras clave — Chicharrita del maíz; CSS; enemigos naturales; *Zea mays*; Poaceae; Auchenorrhyncha; bionología.

ABSTRACT

Due to its frequency, abundance in crops, and remarkable capacity to efficiently transmit at least four pathogens, *Dalbulus maidis* stands out as one of the most significant threats to maize crops in Latin America. The recent population outbreak of this pest observed in Argentina has highlighted its potential to cause significant damage to maize crops, with estimated losses reaching up to 80%. Consequently, one of the most pressing needs is to integrate and disseminate fundamental knowledge on various bioecological aspects of this vector to researchers, technicians and stakeholders interested in maize crop health. This contribution is a summary of the knowledge on the main biological characteristics of the vector acquired over more than 50 years. Among other topics, the provided information encompasses its identification, biological traits, distribution, pest significance, life cycle and development, voltinism, host plants, behaviors, and natural enemies. All this information is crucial for developing an effective pest management program in Argentina.

Keywords — Corn leafhopper; CSS; natural enemies; *Zea mays*; Poaceae; Auchenorrhyncha; bionomics.

INTRODUCCIÓN

Desde su descripción, la “chicharrita del maíz” *Dalbulus maidis* (DeLong & Wolcott, 1923) pasó prácticamente desapercibida por largas décadas. En el año 1945, en el Valle del Río Grande (entre Texas y Tamaulipas) y en California, se describe una enfermedad denominada “*corn stunt disease*” (CSS) (Alstatt, 1945; Frazier, 1945), que posteriormente fue encontrada en varias localidades hasta el delta del río Mississippi. Luego de asociar a la chicharrita del maíz como su vector, investigadores de los Estados Unidos de América comienzan a estudiarla (Davis, 1966; Pitre, 1967; Pitre *et al.*, 1967). A partir de allí, la información referente a aspectos biológicos fundamentales del vector se fue publicando de forma dispersa en diversas obras hasta la actualidad.

Desde hace aproximadamente 10 años, *D. maidis* y los patógenos que transmite se han constituido en un problema de gran significancia para la producción del maíz en Argentina (Carlóni *et al.*, 2013), México (Pérez-López *et al.*, 2016), sur de los Estados Unidos (Jones *et al.*, 2021), Brasil (Oliveira & Frizzas, 2022), entre otros países. En una reciente revisión (Pozebon *et al.*, 2022) indican que [sic] “existe un importante volumen de información académica disponible que no ha llegado a los productores de maíz y a los técnicos de campo en la mayor parte de América Latina, especialmente en regiones donde *D. maidis* ha pasado recientemente de un estatus

de plaga secundaria a plaga primaria del maíz (por ejemplo, Brasil). Esta brecha entre investigación académica y el manejo en el campo podría allanarse con una revisión científica de fácil lectura”. Por lo tanto, el objetivo del presente trabajo es proporcionar una revisión representativa de los conocimientos sobre la biología del vector basada en registros literarios y en observaciones propias del autor tras más de 34 años de trabajo con esta plaga. El presente aporte incluye información relativa a su reconocimiento, rasgos biológicos, distribución, importancia económica, ciclo de vida y desarrollo, voltinismo, plantas hospedadoras, comportamientos y hasta sus enemigos naturales.

UBICACIÓN TAXONÓMICA Y RECONOCIMIENTO

Dalbulus maidis es un hemíptero cicadélido insertado en la subfamilia Deltocephalinae bajo la tribu Macrostelini. El género *Dalbulus* De Long comprende 14 especies (Pinedo-Escatel & Blanco-Rodríguez, 2016) y tiene como centro de origen a Centroamérica. Solo la especie *D. maidis* se ha reportado con amplia distribución en Sudamérica; aunque Triplehorn & Nault (1985) describen la especie *D. gramalotes* Triplehorn & Nault en *Tripsacum dactyloides* (L.) (Poaceae), para una única localidad en el norte de Colombia, siendo esta la primera mención de esta especie y posteriormente solo se la alude en revisiones sistemáticas del grupo.

Los adultos son pequeños, miden entre 3,2 y 4,3 mm, tienen una coloración amarilla, amarillento-verdosa con dos manchas redondeadas, casi cuadrangulares, negras sobre fondo blanquecino en la corona (Figura 1). Sus ninfas carecen de las dos manchas oscurecidas en la corona, y tienen una coloración principalmente amarillenta en los primeros dos estadios y a partir del tercero es posible observar una amplia variedad de formas, desde totalmente amarillentas a otras con diferentes patrones de pigmentación oscura, siempre en su dorso (Virla *et al.*, 1990) (Figura 2). Las hembras son fácilmente identificables de los machos: en general el tamaño de las mismas es ligeramente más grande y, además, presentan un ovipositor esclerosado y conspicuo conformado por dos valvas, las cuales en vista ventral aparecen como una línea oscura longitudinal que abarca varios segmentos abdominales (Figura 3). Por su parte, la genitalia de los machos está asociada al mayormente al segmento IX, es pequeña y carece de los caracteres externos descritos para las hembras (Figura 3).

Las poblaciones de los meses más cálidos son por lo general más amarillentas, mientras que las del otoño son un poco más oscuras; esto último aparentemente está asociado a aspectos de termoregulación (Larsen *et al.*, 1993; Larsen & Nault, 1994). Es más, Larsen & Nault (1994) criaron al vector en condiciones variables de laboratorio y comprobaron que en aquellos que se desarrollaron con fotoperíodos cortos y menores temperaturas eran generalmente más grandes y pesados. Una interesante discusión de estos aspectos (tamaño, peso y color) y su relación con la biología de *D. maidis* se discute en Pozebon *et al.* (2022). También, se ha estudiado en Brasil que el tamaño de los adultos y su coloración está relacionado a la latitud en que se desarrollan, observándose que los individuos de las poblaciones de latitudes mayores (más al sur) son más grandes, oscuros y robustos que los de zonas más al norte

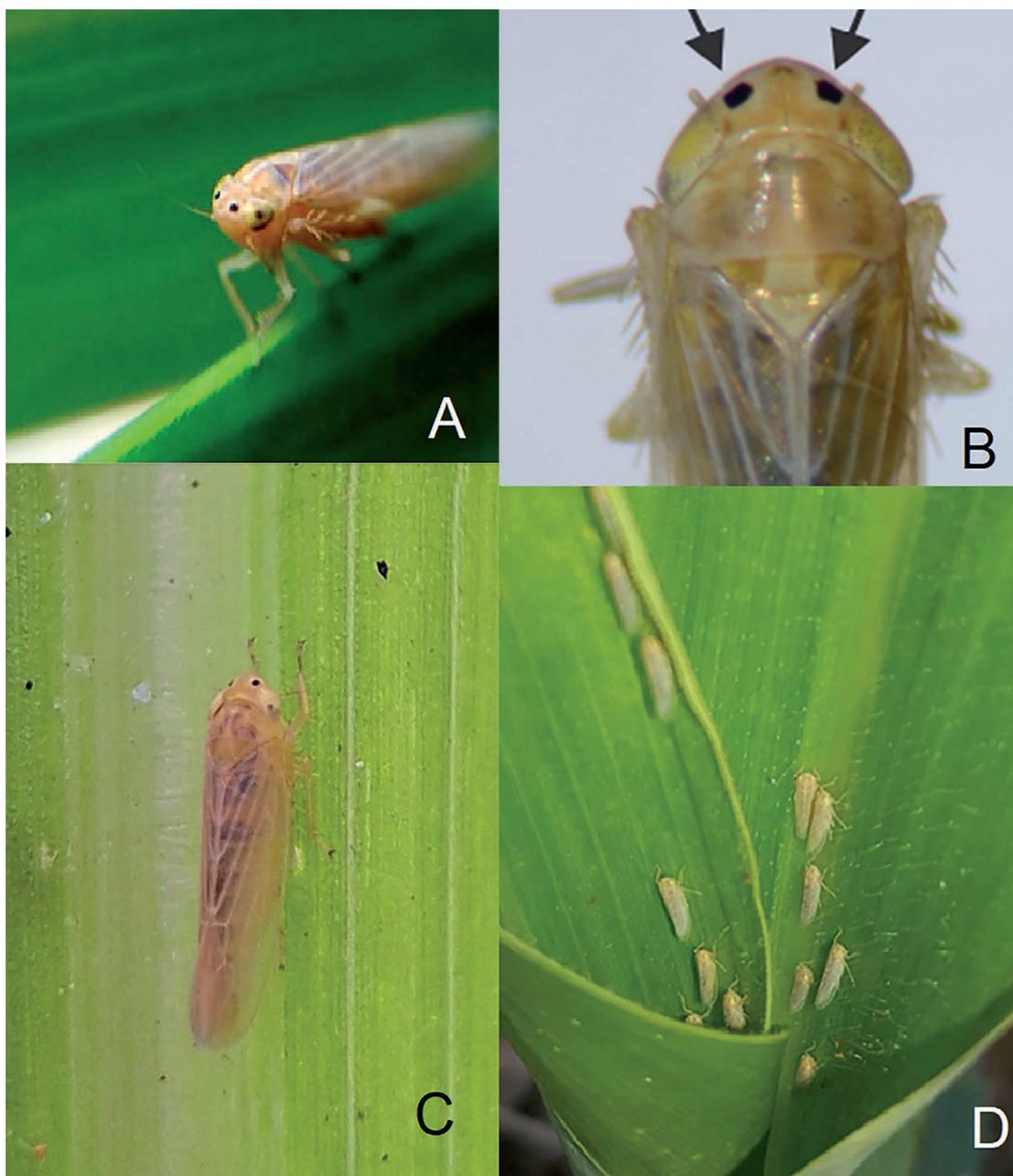


Figura 1. Reconocimiento de *Dalbulus maidis* (DeLong & Wolcott). A: Vista fronto-lateral de un adulto; B: Detalle de las manchas características que los adultos poseen en la corona; C: vista dorsal de un adulto de la generación de otoño; D: posición habitual de los adultos que se localizan en el verticilo (cogollo) de la planta de maíz.

(Oliveira *et al.*, 2004). En el subtrópico argentino, como en la provincia de Tucumán, las poblaciones presentan el comportamiento típico, donde las poblaciones que se desarrollan en primavera y principios del verano son por lo general mucho más amarillentas (Fig. 4C), mientras que a medida que se acerca el otoño es verificable un notable aumento de la proporción de adultos oscurecidos, especialmente en el dorso del abdomen (Figs 4 A y B).



Figura 2. Ninfas del V estadio de *Dalbulus maidis* (DeLong & Wolcott) mostrando diferentes patrones de coloración dorsal.



Figura 3. Vista ventral de adultos macho y hembra de *Dalbulus maidis* (DeLong & Wolcott) que evidencia la diferencia en su genitalia externa.

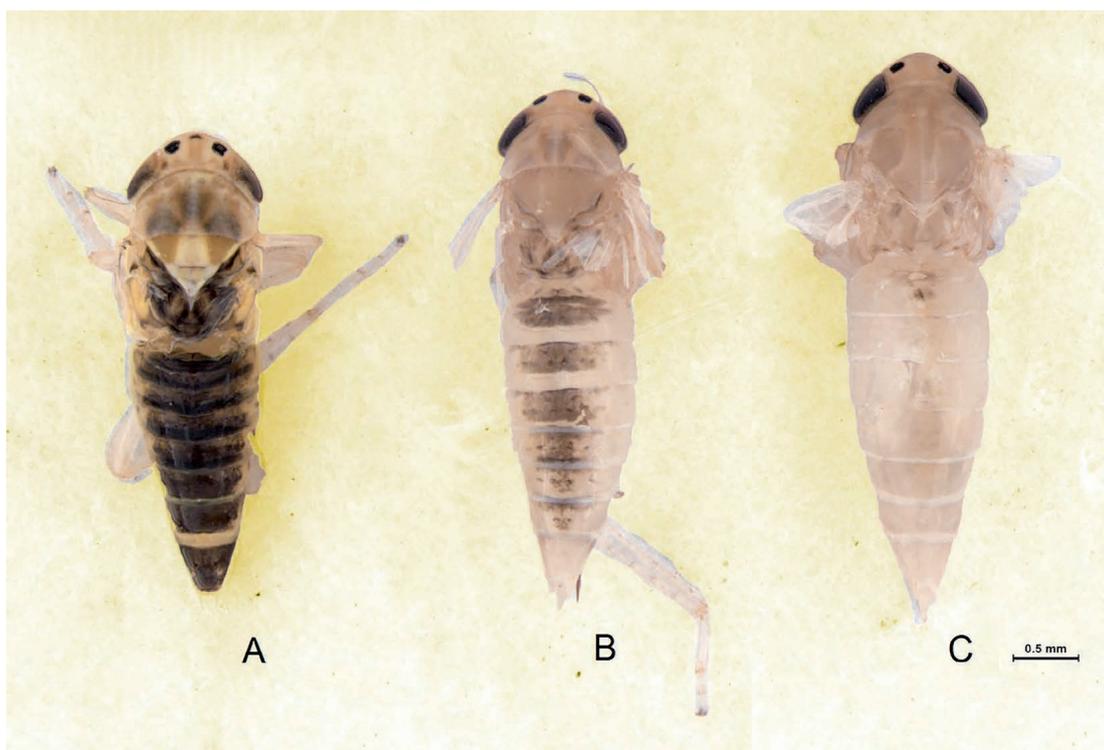


Figura 4. Vista dorsal de ejemplares hembra de *Dalbulus maidis* (DeLong & Wolcott) mostrando los cambios de coloración que se evidencian en esta especie en diferentes épocas del año. A) totalmente oscurecidas (población típicamente invernal); B) parcialmente oscurecida (población de fines de verano), y C) población típicamente otoño-estival. Se informa las alas fueron removidas para facilitar la visualización, y que el ejemplar de la figura A tiene el abdomen deshidratado por el tipo de conservación, y por ello parece ser más pequeño que los otros cuando no lo es.

DISTRIBUCIÓN

Estudios previos han postulado que *D. maidis* ha co-evolucionado exitosamente con el maíz desde su domesticación, hace unos 9000 o 10000 años (Matsuoka *et al.*, 2002, Buckler & Stevens, 2005), siendo la especie de *Dalbulus* que se halla de manera dominante en el cereal en toda su área de distribución en América. En este sentido, *D. maidis* fue siguiendo el derrotero del cultivo, desde su centro de domesticación en el Valle del Río Balsas (en los actuales estados de Michoacán y Guerrero, México) (Wang *et al.*, 2017), por toda América a medida que los humanos fueron compartiendo y cultivando sus semillas (Nault, 1990; Moya-Raygoza & Garcia-Medina, 2010; Medina *et al.*, 2012).

Se trata de una especie típicamente americana que, actualmente se distribuye desde el sur de los EE.UU. hasta el centro de Argentina (Triplehorn & Nault, 1985; Virla *et al.*, 2013, Alonso *et al.*, 2023). Si bien prefiere tierras bajas, habita en todos los ambientes en los cuales es posible cultivar el maíz, desde el nivel del mar hasta en sitios a más de 3200 m snm en los andes peruanos (Nault, 1990). Existen muy pocos países sudamericanos en los cuales aún no ha sido reportada, como por ejemplo Chile y Guyana, aunque esto último tal vez se deba a la falta de estudios al respecto. Sin embargo, Nault (1998) afirma que esta especie podría ser encontrada en cualquier locación en donde se cultive el maíz en las Américas (Figura 5).

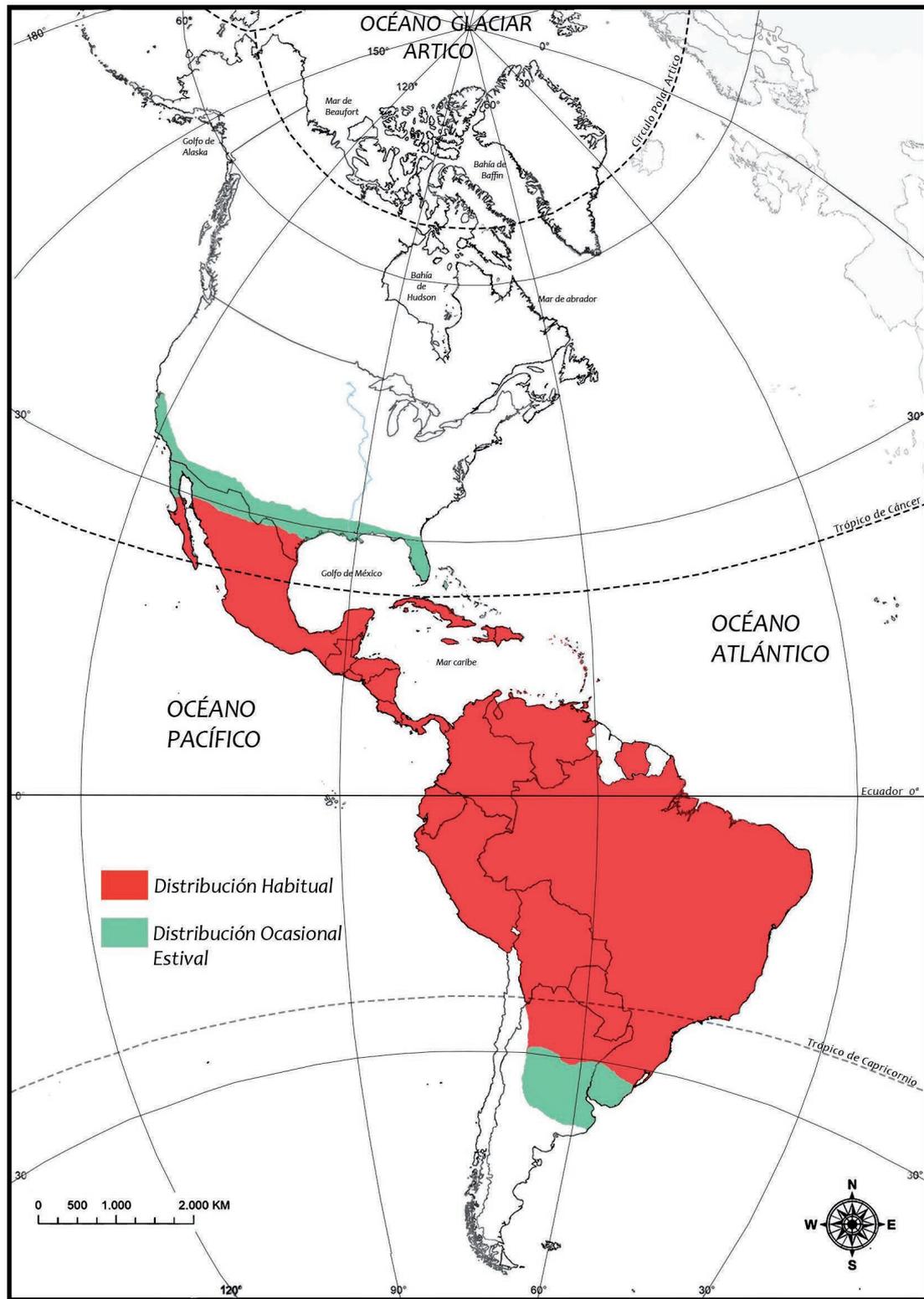


Figura 5. Distribución de la especie *Dalbulus maidis* (DeLong & Wolcott) en el continente americano. Se señala con rojo las áreas donde es habitual encontrar poblaciones establecidas en los cultivos de maíz, y con verde las zonas que la especie ocasionalmente expande su distribución durante el verano.

Se estima que su presencia en nuestro territorio coincide con la introducción del cultivo, entre unos 4000 y 2000 años AC (Gil *et al.*, 2006), pero fue “académicamente” señalada por primera vez en 1948 a través de unos pocos ejemplares colectados en remolacha azucarera en la Provincia de Tucumán (Oman, 1948); registros “ocasionales” de esta chicharrita son usuales en diversas plantas, mencionándolas como plantas hospedadoras. Posteriormente la registramos para las provincias del Chaco (sobre maíz) y en una estación experimental de Buenos Aires [sobre maíz, y los teocintles [*Z. mays mexicana* Schrader (ex *Euchlaena mexicana*), *Zea perennis* (Hitchcock) Reeves & Mangelsdorf, *Zea diploperennis* Ilts (Doebley & Guzman) y sus malezas circundantes] (Virla *et al.*, 1990; Remes Lenicov & Virla, 1993). A medida que transcurrieron los años, debido mayormente al impulso de estudios fitopatológicos, se la fue reportando prácticamente en todas las provincias del centro-norte argentino, excepto Mendoza y San Juan. La distribución más austral registrada hasta el momento es en el cinturón hortícola de Mar del Plata, Buenos Aires (38°S), afectando maíces dulces (Alonso *et al.*, 2023), lo cual constituye el sitio de distribución más distante desde su centro de origen en México.

La “chicharrita del maíz” es la especie de Auchenorrhyncha más frecuente y abundante en los cultivos de maíz en localidades ubicadas al norte del paralelo 30°S (Paradell *et al.*, 2001; Luft Albarracín *et al.*, 2008). En Argentina, muestra un patrón de distribución que es determinado principalmente por condiciones climáticas que permiten su desarrollo y la disponibilidad de sus plantas hospedadoras a lo largo del año. Típicamente se distinguen cuatro patrones o zonas a lo largo de un gradiente latitudinal en sitios por debajo de los 1000 m smm (Fig. 6); estas son:

a) zona “tropical”, que se extiende ligeramente al norte del paralelo 25 °S, que se caracteriza por presentar temperaturas mínimas medias por encima de los 16-17 °C. En esta región se cultiva maíz durante todo el año. Esto permite que *D. maidis* presente generaciones continuas (multivoltinismo) y superpuestas en el cultivo de maíz;

b) zona “subtropical”, situada entre los 25° y los 28°S y con temperaturas mínimas medias entre 15 y 16 °C, donde la plaga tiene al menos cinco generaciones en el año y sus adultos pasan todos los inviernos refugiados en malezas, montes y cultivos de invierno (Virla *et al.*, 2003);

c) zona “de transición”, entre los paralelos 28° a 31°S. Esta zona presenta temperaturas mínimas medias de entre 12 y 15 °C, donde las poblaciones de la chicharrita solo se desarrollan durante el verano, y solo unos pocos adultos del vector podrían sobrevivir durante el invierno sólo si son suaves, con pocas heladas;

d) la zona “templada u ocasional”, ubicada por debajo del paralelo 31°S y con temperaturas mínimas medias por debajo de los 12 °C, donde normalmente la presencia de sus poblaciones es esporádica y solo son verificable a mediados de verano (Virla *et al.*, 2013).

Las poblaciones que se desarrollan en las zonas de “transición” y “ocasional” provienen casi exclusivamente de eventos de recolonización que ocurren año tras

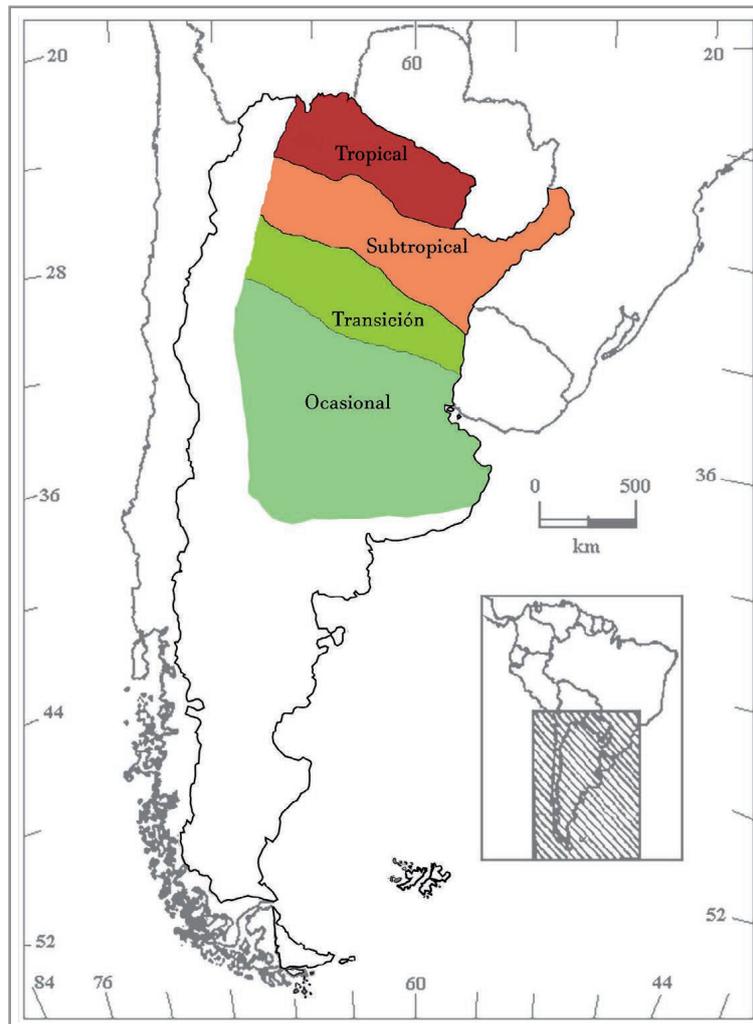


Figura 6. Patrón de distribución de *Dalbulus maidis* (DeLong & Wolcott) en el territorio argentino en zonas por debajo de los 1.000 m snm. Zona "tropical" (con poblaciones todo el año y generaciones continuas; zona "subtropical" (con al menos cinco generaciones durante el período del cultivo de maíz y los adultos pasan los inviernos refugiados en malezas, montes y cultivos de invierno); zona "de transición" (las poblaciones de la chicharrita solo se desarrollan durante el verano, y solo unos pocos adultos del vector podrían sobrevivir durante los inviernos suaves, con pocas heladas; y zona "templada u ocasional" (la presencia de las poblaciones de vector es esporádica y son verificables a mediados o fines del verano). (Adaptado de Virla *et al.*, 2013)

año (Figura 6). Teniendo en cuenta los resultados del estudio realizado por Van Nieuwenhove *et al.* (2016), es improbable que esta especie de chicharrita desarrolle poblaciones permanentes en zonas templadas del continente americano con temperaturas medias anuales inferiores a 17 °C. Otros autores realizaron una proyección de la posible distribución mundial de *D. maidis* en el presente, bajo un escenario de calentamiento global y posterior "cambio climático" (Santana *et al.*, 2019), estableciendo que en la actualidad esta especie sería capaz de desarrollar poblaciones en zonas tropicales y subtropicales de todos los continentes, especialmente África, Asia y Oceanía. Además, debido al cambio climático, diversas áreas aún no aptas para su desarrollo serán adecuadas en unos 50 años, por ejemplo, el sector norte de la Patagonia Argentina.

ALIMENTACIÓN Y PLANTAS HOSPEDADORAS

De las 14 especies de *Dalbulus*, solo *D. maidis* y *D. elimatus* (Ball) usan al maíz domesticado como hospedante preferencial (Nault, 1983). *Dalbulus maidis* se alimenta principalmente de savia elaborada gracias a su aparato bucal picador-suctor, el cual introduce numerosas veces (actividades o comportamiento de prueba o “*probing*”) hasta lograr ubicar un vaso floemático adecuado (Carpane *et al.*, 2011). Prefiere alimentarse desde nervaduras pequeñas y medianas (Alivizatos, 1982). Debido al comportamiento de “prueba” se potencia la capacidad de transmisión de patógenos (virus y mollicutes) al inyectar repetidas veces saliva en una misma planta hasta que procede a alimentarse (Carpane *et al.*, 2011).

Como en todos los cicadélidos, el aparato bucal picador-suctor está conformado por labro, labio, mandíbulas y maxilas, donde estas dos últimas estructuras están transformadas en estiletes. Los estiletes maxilares están estrechamente unidos a través de surcos y engrosamientos entrecruzados formando un canal dorsal denominado “canal alimentario”, y uno ventral más pequeño conocido como “canal salival”, el cual está directamente comunicado con la bomba o siringe salival. La savia entra en una delgada cámara o precibario, para ser conducida hacia el cibario (bomba suctora o alimentaria) (Backus, 1985); este mecanismo de doble entrada y un fenómeno conocido como “extravasación” (la expulsión del contenido del precibario de la chicharrita de vuelta a la planta a través del canal alimentario maxilar) las convierte en eficientes transmisoras de patógenos (Wayadande & Nault, 1993).

La evidencia indica que todas las especies del género *Dalbulus* se han especializado para explotar como plantas hospedadoras a diferentes especies del género *Zea* y *Tripsacum* (Poaceae) (Nault & DeLong, 1980; Dietrich *et al.*, 1998). En el caso particular de *D. maidis*, su rango de hospedantes son todas plantas del género *Zea* (maíz y teocintles) y *Tripsacum dactyloides* (L.) (conocido vulgarmente como “zacate maicero”, y que se puede hibridar con todos los representantes del género *Zea*). La chicharrita es capaz de alimentarse solo en las plantas antes mencionadas, y con ello logra desarrollarse hasta el estado adulto y así establecer sus poblaciones (Pozebon *et al.*, 2022). A pesar de ello, su mejor desempeño o “*fitness*” se verifica cuando se desarrolla enteramente en maíz, motivo por el cual se establece que es un “especialista” en dicho cultivo. Debido a que *D. maidis* ha sido colectado de manera ocasional desde *T. dactyloides*, Heady *et al.* (1985) afirmaron que el vector sólo utilizaría en la naturaleza a dicho hospedador cuando no es capaz de localizar plantas de maíz en áreas aledañas (i.e., fines de otoño de México). Teniendo en cuenta que los hospedadores de *D. maidis* se restringen al género *Zea*, se hipotetiza que esta especie derivó de un ancestro que explotaba a una especie de teocintle antecesor del maíz, generando una fuerte adaptación al recientemente domesticado cultivo (Nault & DeLong, 1980).

El hecho de que frecuentemente se encuentren individuos adultos del vector posados y/o refugiados en plantas de varias familias (este aspecto será tratado en detalle más adelante), sumado a la existencia de un antiguo trabajo (Pitre, 1967), han derivado en informes y reportes técnicos erróneos sobre otras plantas como fuente de alimentación y desarrollo de sus poblaciones. En dicho estudio, Pitre intentó determinar el rango de hospedadores manteniendo individuos adultos en 48

especies de plantas, tanto monocotiledonias (gramíneas) como dicotiledóneas. Para ello, el investigador verificaba la presencia de huevos del vector, y constataba si el insecto adulto era capaz de sobrevivir hasta 11 días en la planta ofrecida; esto último indicaba que la chicharrita se alimentaba de dicha planta. Sin embargo, el atributo biológico que Pitre desconocía en aquel entonces es la asombrosa capacidad de esta chicharrita para sobrevivir muchísimo tiempo sin alimentarse; a pesar de ello, es importante señalar que Pitre indicó claramente en su trabajo que las ninfas del vector solo podían desarrollarse hasta alcanzar el estado adulto solo si se alimentaban con maíz. Waquil *et al.* (1999) verificaron que, de los escasos huevos de *D. maidis* ovipuestos en sorgo, las pocas ninfas que lograron emerger no completaron su ciclo.

En Argentina, el autor junto a su equipo de trabajo ha realizado observaciones similares en diferentes gramíneas durante varios años con idéntico resultado. Dado que en nuestro país no existen poblaciones naturales de plantas del género *Zea* (teocintles) o de *Tripsacum*, las únicas plantas hospedadoras en las cuales las poblaciones del vector pueden desarrollarse y aumentar su tamaño poblacional son los maíces cultivados y/o voluntarios.

Las ninfas de *D. maidis* se localizan mayormente en las hojas, y suben y bajan de unas a otras por el tallo, alimentándose en su envés; en cambio los adultos se localizan preferiblemente en el verticilo (“cogollo”), alimentándose de la savia más enriquecida que logran encontrar en las hojas nuevas en desarrollo (Nault, 1990) (Fig. 1D).

Se ha postulado que la domesticación y el mejoramiento genético de maíz para obtener un mayor rendimiento han influenciado negativamente los mecanismos “anti-herbívoros” del cereal contra *D. maidis* (Davila-Flores *et al.*, 2013); en consecuencia, esta plaga ha mostrado una clara preferencia por germoplasmas de maíz modernos frente a teosintes y variedades locales (Bellota *et al.*, 2013; Coll Aráoz *et al.*, 2019, 2020) sugiriendo que la domesticación debilitó la resistencia del maíz a la penetración por las piezas bucales y el ovipositor de la chicharrita (Bellota *et al.*, 2013).

TIPOS DE DAÑO

Como se mencionó previamente, el vector se alimenta activamente de savia elaborada y la morfología de su aparato bucal permite que sea un excelente transmisor de patógenos. Al mismo tiempo, sus hembras tienen (como todas las chicharritas) un ovipositor esclerosado que le permite encastrar los huevos de manera endofítica, cortando la cutícula de la hoja e insertando sus huevos entre ésta y el parénquima. Por ello, el vector ocasiona daños tanto directos como indirectos.

Los daños directos derivan de sus actividades de alimentación y oviposición, que producen numerosas laceraciones a los tejidos de la planta lo cual conlleva al estrés hídrico de la misma. Su gravedad depende del tamaño de la planta, el nivel de humedad en suelo y, fundamentalmente, de la densidad de insectos que estén atacándola. Se ha reportado que, en plantas de 10 días de edad, una densidad de 10 adultos/planta deriva en una reducción del 40% de la materia verde del follaje y 60% del sistema radicular (Waquil, 1997). Virla *et al.* (2021), utilizando también

plantas pequeñas, midieron la pérdida de biomasa debida a daños directos bajo dos regímenes de riego, con suministro de agua “*ad libitum*” y con un régimen de riego restringido, emulando las condiciones de campo más frecuentes; además, analizaron los efectos de densidades crecientes del vector sobre la pérdida de biomasa, la potencial mortalidad de plantas, así como posibles diferencias en los niveles de daño de acuerdo con el sexo de la chicharrita; así, determinaron que una densidad de 10 insectos/planta es suficiente para causar daños de importancia, incluso bajo un régimen de riego “*ad libitum*”. Por otro lado, bajo condiciones de estrés hídrico moderado los daños pueden aún ser significativamente mayores, causando una disminución de más del 50% de acumulación de materia seca y hasta un 56% de mortalidad de las plantas cuando la densidad de chicharritas es alta (50 adultos/planta); además, también demostraron que las hembras causan más daños que los machos, debido a su comportamiento de oviposición. Esta información es relevante al momento de considerar la realización de siembras tardías en las zonas “subtropical” y “de transición”, ya que los maíces sembrados en febrero o marzo serán colonizados por un importante número de individuos en etapas muy tempranas, y por ende, sufrirán importantes daños por estrés hídrico con la consiguiente posibilidad de pérdida del “stand” de plantas. No se descarta que, ante las elevadísimas densidades poblacionales de *D. maidis* registradas en distintas zonas del área maicera durante la campaña 2023-24, la importante mortalidad de plantas registradas no se deba solo a las enfermedades por ellos transmitidas sino también al estrés hídrico sufrido por las plantas.

Los daños indirectos están mayormente caracterizados por la capacidad de transmisión de patógenos. Jones & Medina (2020) califican a *D. maidis* como un “super vector” por ser un eficiente trasmisor de patógenos que afectan al maíz. Estos son: dos Mollicutes [el “espiroplasma del maíz o *corn stunt Spiroplasm* (CSS, *Spiroplasma kunkelii*)”, y el “*Maize Bushy Stunt Phytoplasms*” (MBSP, *Candidatus Phytoplasma asteris*)], y dos virus [el “*Maize Rayado Fino Virus*” (MRFV) y el “*Maize striate mosaic Virus*” (MSMV)] (Oliveira *et al.* 1998; Giménez Pecci *et al.*, 2002, 2003; Vilanova *et al.*, 2022; Ruiz Posse *et al.*, 2023). Estos patógenos, solos o combinados, producen la sintomatología y enfermedad compleja denominada “achaparramiento o raquitismo del maíz”. Esta enfermedad es uno de los factores limitantes para la producción del maíz en las Américas (Hruska *et al.*, 1996; Jones & Medina, 2020; Pozebon *et al.*, 2022).

Los patógenos antes mencionados son transmitidos únicamente de forma persistente propagativa por *D. maidis*, es decir que una vez que el insecto adquiere el patógeno permanece infectivo durante toda su vida (Giménez Pecci *et al.*, 2012). Hasta el presente, y considerando la bibliografía disponible, no se ha podido verificar la transmisión transovárica o vertical (de madres a hijos) de los patógenos transmitidos por *D. maidis*. La ocurrencia e importancia de estas enfermedades en Argentina fueron analizadas por Giménez Pecci *et al.* (2012), Oleszczuk *et al.* (2020) y Barontini *et al.* (2022). El “achaparramiento o raquitismo” del maíz es un problema con presencia constante y creciente en áreas tropicales y subtropicales de América (Carlóni *et al.*, 2013; Santana *et al.*, 2019). Se trata de una enfermedad sistémica que afecta la morfo-fisiología vascular y, por ende, la nutrición de las plantas de maíz (Oliveira *et al.*, 2002; Sábado, 2018). Estudios sobre los niveles de pérdida de

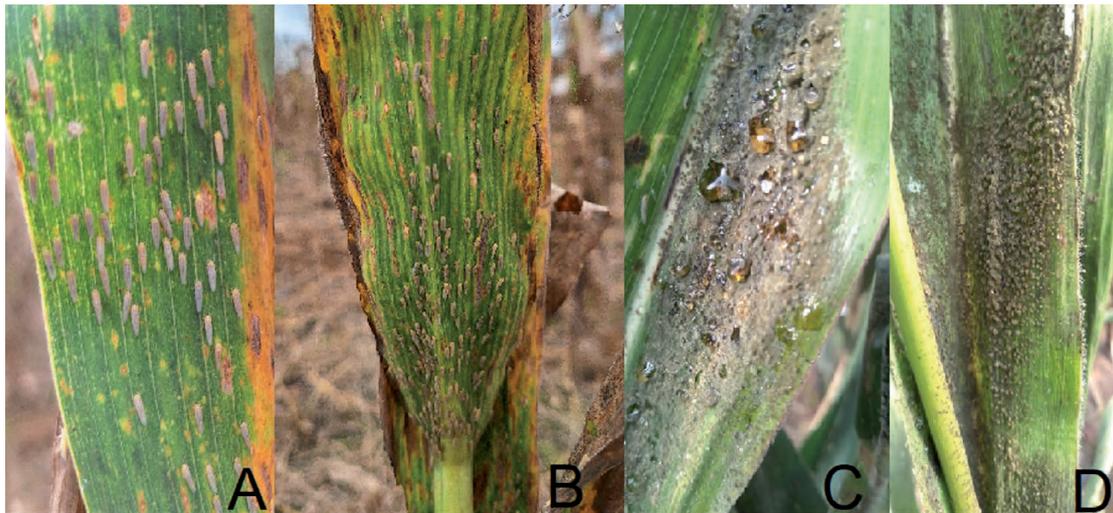


Figura 7. Abundantes poblaciones de *Dalbulus maidis* (DeLong & Wolcott) (A y B) en maíces tardíos, y los melados y generación de fumaginas asociados a las mismas (C y D).

rendimiento causados por el CSS en el país señalan que la enfermedad causa una disminución media de 70% de la producción (con un rango entre 50 y 90%), y en plantas severamente afectadas la producción puede ser nula (Virla *et al.*, 2004). Estimaciones realizadas por Massola Júnior *et al.* (1999) indican que por cada 1% de incidencia del “achaparramiento” en híbridos susceptibles las cosechas se reducen en un 0,8%. Un estudio evaluando 30 híbridos comerciales en Brasil valoró que la incidencia media de “achaparramiento” variaba entre el 2,0 y el 65,8%, y los híbridos más susceptibles mostraron una reducción del 30% de rendimiento respecto a los híbridos más tolerantes (Costa *et al.*, 2019).

Finalmente, otro daño indirecto de relativa importancia ocurre en plantas de mayor porte y con altas densidades del vector, en las cuales es muy frecuente la presencia de abundante melado, producto de la alimentación, con el consiguiente desarrollo de fumaginas que reducen sensiblemente la capacidad fotosintética de las mismas (Figura 7).

CICLO DE VIDA

Dalbulus maidis, al igual que todos los hemípteros, es un insecto hemimetábolo, lo que significa que sufre una metamorfosis incompleta que comprende tres fases o estados: huevo, ninfa y adulto (Fig. 8). La información disponible sobre la duración de sus diferentes estados de desarrollo, así como otros parámetros biológicos dependen largamente de diversos factores como la temperatura, origen de la población estudiada, variedad de maíz utilizada para la cría, época del año, metodología utilizada, entre otros.

Después de los comportamientos de cortejo, los cuales son mediados por señales acústicas y químicas, ocurre la cópula con una duración promedio de 51 minutos (Ramírez-Romero *et al.*, 2014). Los adultos se localizan principalmente en los verticilos de las plantas y colocan sus huevos de manera endofítica, debajo de la epider-

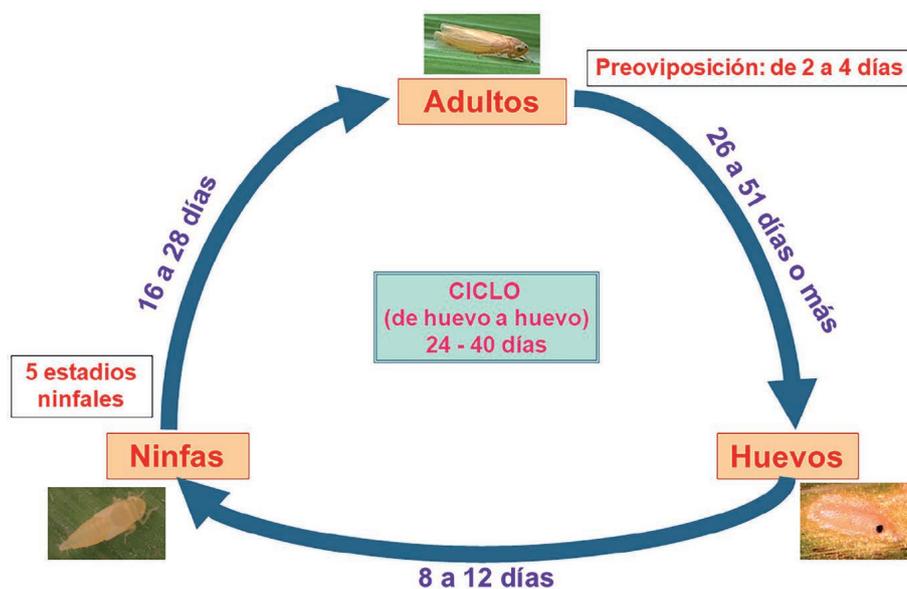


Figura 8. Ciclo de vida de *Dalbulus maidis* (DeLong & Wolcott). Los tiempos indicados son aproximados y dependen fundamentalmente de la temperatura y otros factores bajo los cuales se desarrolla la especie.

mis del parénquima foliar ya sea en la lámina como en nervaduras. Las ninfas se localizan principalmente en zonas protegidas de la planta, en el envés de las hojas y próximas a las lígulas o también en las zonas cloróticas de los ápices de las hojas, mimetizándose con la superficie foliar amarillenta (Virla *et al.*, 1990).

Los huevos de *D. maidis* son en un principio transparentes, pero a medida que se desarrolla el embrión se tornan blanquecinos y es evidente observar las “manchas oculares” cerca del polo apical, primero rojizas y, oscuras hacia el final del desarrollo. Pitre (1967) indicó que los huevos son ovipuestos principalmente a lo largo de la nervadura central de hojas desplegadas, en la cara superior de la hoja. Heady *et al.* (1985) confirmaron los reportado previamente afirmando que la mayoría de los huevos se ubican en dicha nervadura, en la mitad basal de las hojas, y Bellota *et al.* (2013) establecieron que al menos el 99% de los huevos se insertan en la nervadura central. Estos datos, todos tomados en poblaciones del sur de Estados Unidos y México sugieren que el comportamiento de oviposición de *D. maidis* es prácticamente invariable. Sin embargo, en un reciente estudio (Luft Albarracín *et al.*, 2021) se informó un comportamiento de oviposición diferente para poblaciones de la chicharrita del hemisferio sur, específicamente la llanura tucumana, con respecto a las poblaciones del hemisferio norte. En dicho trabajo se observó que la chicharrita despliega una estrategia distinta al ubicar sus huevos en diferentes partes de la planta, lo que le permite, en parte, evadir a sus parasitoides de huevos. La gran mayoría de los huevos son puestos en las hojas totalmente desplegadas de las plantas: un 10% en las vainas, 37% en la nervadura central y 53% en la lámina de las hojas. Sin embargo, estos valores, que aquí se generalizan, varían de acuerdo con el grado de desarrollo de la planta. A diferencia de los huevos de otros insectos, éstos, al ser endofíticos, dependen de la humedad de la hoja para mantenerse hidratados. Por

ende, si la hoja que los alberga se seca, el embrión en desarrollo muere. En aquellos huevos ovipuestos en la nervadura central, su ápice puede sobresalir levemente fuera del corte realizado por el ovipositor y generar microfilamentos cerosos de función aún desconocida que protruyen de la parte anterior de los mismos unas 48-72 hs posteriores a su deposición (Heady & Nault, 1984). Los huevos son dispuestos en forma aislada o agrupada (Pitre, 1967); los huevos “agrupados” (aquellos que se encuentran adyacentes y separados por una distancia menor al ancho de un huevo) son ubicados mayormente en la nervadura central, y difícilmente se observen más de 4 huevos contiguos. En ataques severos se han registrado una media de 5 huevos/cm², hasta un máximo de 13 huevos/cm² (Virla *et al.*, 1990). Las hembras vírgenes pueden también depositar un gran número de huevos, aunque ninguno de ellos se desarrolla (Remes Lenicov & Virla, 1993); se resalta este aspecto por las consecuencias que pueden tener al aumentar los daños directos en las plantas de maíz como así también por el potencial beneficio para el desarrollo de parasitoides de huevos. Heady *et al.* (1985) indican que los sitios de oviposición de huevos provenientes de hembras no fecundadas son iguales a los de las hembras fecundadas.

Todos los estudios indican que la oviposición y número de huevos aumentan de manera directa con el incremento de la temperatura (Davis, 1966; Madden *et al.*, 1984, 1986; Van Nieuwenhove *et al.*, 2016). Los huevos fecundados tardan entre 10 y 15 días en eclosionar a 23 °C. Al comienzo son blanquecinos y, pasados unos 7 días desde la oviposición, es posible observar las “manchas oculares” rojizas del embrión (Remes Lenicov & Virla, 1993). Davis (1966) indica que los huevos tardan 5 días en eclosionar, Waquil *et al.* (1999) entre 11 y 12 días a 23°C y entre 8 y 9 días a 26-29°C, y Marín (1987) 8 días. Finalmente, Van Nieuwenhove *et al.* (2016) reportaron que la temperatura mínima, óptima y máxima para el desarrollo de los huevos de la chicharrita es de 11,99 °C, 27,6 °C y 37,5 °C respectivamente. La cantidad de huevos que una hembra puede ovipositar a lo largo de su vida es variable, y existen reportes muy disímiles que van desde 128 a 600 o más (Tsai, 1988; 2008). Como todo insecto herbívoro que ataca cultivos anuales, *D. maidis* tiene una alta fecundidad, que le permite infestar rápidamente los cultivos (Moya-Raygoza & García-Medina, 2010).

El vector pasa por cinco estadios ninfales, si bien en crías de laboratorio se ha verificado excepcionalmente la ocurrencia de un sexto estadio ninfal (Remes Lenicov & Virla, 1993). Las ninfas son ciertamente sedentarias y, a menos que sean molestadas o sufran algún disturbio, es posible encontrar cerca de ellas las exuvias de los procesos de muda a lo largo de su desarrollo (Virla *et al.*, 1990). La duración de los diferentes estadios ninfales y de todo el período ninfal es variable según la temperatura y otros factores bióticos y/o abióticos que ocurran durante su desarrollo, de manera general se puede indicar que a 23 °C constantes dura unos 28 días y a 27 °C unos 18 días (Remes Lenicov & Virla, 1993). Davis (1966) indica que a 23,5 °C las ninfas tardan 20 días para llegar a adulto; Nault (1998) 17 días, y Marín (1987) 20,5 días.

Después de mudar a adultos, las hembras atraviesan un periodo preoviposicional de entre 2 y 4 días (Virla *et al.*, 1990), seguido de una fase oviposicional que dura unos 33 días en promedio a una temperatura de 23 °C (Remes-Lenicov & Virla, 1993). El período de preoviposición determinado para poblaciones de Perú es de 8,5 días y con

una producción media de huevos menor a la señalada para Argentina (Marín, 1987). Las hembras de *D. maidis* presentan un amplio rango térmico para la oviposición (15-40 °C), aunque su mejor desempeño ocurre en un rango más estrecho (17,5-35 °C), con una temperatura óptima de 33,6 °C (Van Nieuwenhove *et al.*, 2016).

La longevidad general de la especie ronda entre los 25 y 50 días (Davis, 1966), pero es diferente según el sexo, con las hembras sobreviviendo más tiempo que los machos. Valarezo *et al.* (2013) mencionan una media de 43 días para las hembras y 22 para los machos, a 25 °C; Waquil *et al.* (1999) mencionan una media de 51,4 días, con amplia variabilidad. Tsai (1988), registró que a una temperatura constante de 15,6 °C, las hembras pueden sobrevivir una media de 135,8 días.

La relación entre la temperatura y la capacidad de desarrollo de esta especie fue abordada por Van Nieuwenhove *et al.* (2016). En dicha contribución, se estudia el desarrollo pre-imaginal de colonias mantenidas a diez temperaturas diferentes y llegan a la conclusión que para completar su ciclo de vida la especie requiere 648,3 grados/día por encima de un umbral térmico mínimo de 4,9 °C y por debajo de un umbral térmico máximo de 37,5 °C. A su vez, observaron que el menor tiempo para completar su ciclo de vida (huevo a huevo) es de 29,6 días a 30 °C. Finalmente, también reportaron que la temperatura afecta significativamente la fecundidad y viabilidad de los huevos, y que las ninfas no logran llegar al estado adulto si están expuestas a temperaturas menores a los 15 °C; sin embargo, las mismas no mueren, sino que ralentizan su desarrollo en espera de temperaturas favorables. Por ello, la mayor limitante para su presencia en una zona es la ausencia de cultivos de maíz y no las bajas temperaturas.

La proporción de sexos en colonias mantenidas en el laboratorio es generalmente de 1:1 (Davis, 1966) y se observó que la temperatura no afecta esta proporción (Van Nieuwenhove *et al.*, 2016) pero en el campo es variable de acuerdo con diversos factores (será tratado más adelante).

POTENCIAL REPRODUCTIVO

El alto potencial reproductivo de esta chicharrita en el maíz es enorme (Pitre, 1967). Las hembras ponen entre 400 y 500 huevos en toda su vida (Nault, 1998). Para poblaciones de Argentina, Remes Lenicov & Virla (1993) señalan que las hembras oviponen una media de 482 huevos (a 23 °C), pero algunas pueden poner hasta 820 huevos (Virla *et al.*, 1990). Davis (1966) a 23,5 °C reporta una fecundidad que podría estar subestimada, informando una media de 151 huevos puestos a lo largo de la vida con un máximo de 187.

En un estudio previo (Virla *et al.*, 1990) se registró que el 83% de los huevos son viables, mientras que posteriormente y, en ensayos a llevados a cabo a 23 °C, Remes Lenicov & Virla (1993) determinaron casi un 70% de emergencia de ninfas I. Waquil *et al.* (1999) indicaron hasta un 80% de emergencia de ninfas a 29 °C. En el aporte de Van Nieuwenhove *et al.* (2016) es posible encontrar las tasas de eclosión de los huevos sometidos a nueve temperaturas diferentes, superando el 80% entre los 25 y 30 °C. La mayoría de los estudios concuerdan que entre los 20 y 30 °C más del 50% de las ninfas I logran desarrollarse hasta el estado adulto.

VOLTINISMO

En los insectos, el número de generaciones o ciclos reproductivos que una especie tiene en un año (voltinismo) depende de diversos factores biológicos (factores genéticos, etc.) y ambientales (condiciones climáticas, disponibilidad de alimento, etc.). Como se mencionó anteriormente, se estima que en zonas tropicales (como el norte de Salta, donde el cultivo de maíz está presente todo el año) *D. maidis* es multivoltina, es decir que tiene sucesivas generaciones de manera ininterrumpida, aproximadamente doce. Esto también fue señalado por Nault (1998) para poblaciones que se desarrollan en zonas con maíz cultivado ininterrumpidamente a lo largo del año. En zonas subtropicales, el único aporte basado en trabajos de campo se realizó para la provincia de Tucumán cuando todavía la siembra de maíz estaba concentrada en una sola fecha generalizada de siembra (noviembre-diciembre), y se determinó que la especie tenía al menos cinco generaciones que se desarrollaban entre noviembre y mayo (Virla *et al.*, 2003). Pero en la última década, se adoptaron cambios culturales y agronómicos (nuevos germoplasmas, riego, etc.) en todo el norte del país que permiten la siembra del cereal desde fines de invierno (agosto) hasta maíces tardíos (fines de febrero), motivo por el cual se debería reevaluar el voltinismo de la especie en el área subtropical del país.

Finalmente, se puede generalizar que, en un mismo campo, el vector puede completar al menos dos generaciones desde que se siembra el maíz hasta que se lo cosecha (Nault, 1998).

ESTRATEGIAS PARA PASAR EL INVIERNO

Dado que la chicharrita se alimenta y reproduce a partir de un cultivo anual, que prácticamente en toda América tradicionalmente se sembraba en una sola fecha del año (por falta de humedad del suelo, corto fotoperíodo y/o bajas temperaturas invernales), fue co-evolucionando con el maíz adaptando su biología y fisiología para sobrellevar los largos períodos de carencia de plantas hospedadoras (Nault, 1990). Esto último, estaría ligado a su excelente capacidad de dispersión y localización de nuevos sembradíos (Pitre *et al.*, 1967; Oliveira *et al.*, 2002a; Oliveira *et al.*, 2013). El período de carencia de maíz ocurre en la época invernal, siendo ésta la fase más crítica para la supervivencia del vector (Oliveira & Frizzas, 2021). Los adultos de *D. maidis* sobreviven el invierno como adultos activos (Larsen *et al.*, 1992), y no pasan por un estado de “dormancia de tipo quiescente”.

Las hembras, al ser más corpulentas que los machos, tienen más posibilidades de sobrevivir al invierno en ausencia de maíz y por ello, los adultos capturados durante el invierno son mayormente hembras con proporciones de 3:1 o hasta 4:1 (Virla *et al.*, 2003; Oliveira *et al.*, 2020). Larsen *et al.* (1993) demostraron que el vector puede sobrevivir una media de 9 horas a -5 °C, pero si antes de someterlos a dicha temperatura bajo cero se los aclimata durante una hora a 5 °C, la supervivencia a -5 °C mejora notablemente. Posteriormente, Larsen & Nault (1994) indican que las hembras hibernantes y “migrantes”, de la última generación, las cuales deberán

afrontar el invierno, son un 8% más corpulentas porque acumulan más reservas (29% más pesadas), y el 25% de ellas presenta una coloración más oscura (para termorregulación) respecto a aquellas que se desarrollan en épocas normales del cultivo.

Ebbert & Nault (1994) indicaron que las chicharritas adultas resisten unas pocas horas expuestas a temperaturas de -5°C con baja humedad ambiente, y pueden sobrevivir sin alimentarse durante varios meses (más de 75 días) sometidos a temperaturas entre 9 y 17°C . Además, los individuos infectados con *S. kunkelii*, y en especial las hembras, aumentan considerablemente su supervivencia sometidos a bajas temperaturas; esto mismo sucede con las chicharritas infectadas con el fitoplasma MBSP (Moya-Raygoza & Nault, 1998).

Como se puede advertir, la mayor parte de la información referidas al modo en que *D. maidis* pasa el invierno proviene del hemisferio norte. En México, los adultos subsisten el invierno (estación seca) en una gran variedad de hábitats, en total ausencia de maizales y con tan solo agua hasta el comienzo de la estación lluviosa (Larsen *et al.*, 1992); y afirman que estos adultos “hibernantes” son más fuertes y capaces de migrar largas distancias. Otros estudios concluyen que es posible que el vector sobreviva al invierno mexicano, incluso sin alimentarse (Moya-Raygoza *et al.*, 2007). Oliveira *et al.* (2020) demostraron que en Brasil la plaga es capaz de vivir refugiada, es decir sin alimentarse, en cultivos invernales y malezas por dos y tres meses en ausencia de plantas de maíz disponibles. En Argentina, los adultos provenientes de la última generación tienen la habilidad de sobrevivir el invierno para colonizar los cultivos de maíz durante la primavera siguiente (Virla *et al.*, 2003). En ese trabajo informamos que los adultos del vector permanecieron refugiados en malezas circundantes a las parcelas donde se había sembrado maíz, y también obtuvimos individuos en cultivos de cebada, trigo y avena, en las provincias de Tucumán, Salta y Catamarca. Además, la presencia casi permanente de plantas voluntarias de maíz (“maíces guachos”) en nuestros campos, banquinas, etc., favorecen sustancialmente la capacidad de supervivencia del vector en las zonas subtropicales y de transición de su distribución. Es importante destacar que estas plantas actúan también como reservorios de los patógenos que producen el “achaparramiento o raquitismo” del maíz. Carloni *et al.* (2013) estudiaron la prevalencia y distribución del vector durante el invierno en zonas templadas y de transición hacia la región subtropical de Argentina y determinaron que los mayores niveles de prevalencia e incidencia de *S. kunkelii* se daban en la zona de transición, entre la región templada y la subtropical, lo cual está en relación con la mayor prevalencia de *D. maidis*; en dicho estudio encontraron adultos del vector portadores del patógeno *S. kunkelii* en plantas voluntarias de maíz y vegetación nativa en los meses de otoño e invierno de ambas zonas. Esta capacidad del vector para sobrevivir como adulto durante el invierno se relacionó directamente con la detección de *D. maidis* en cultivos de maíz en fases tempranas de crecimiento en la siguiente temporada de cultivo.

MOVILIDAD Y DISPERSIÓN

Ya durante las primeras investigaciones llevadas a cabo en Estados Unidos, Pitre

et al. (1967) indicaban que *D. maidis* podría realizar movimientos a nivel local y a “largas distancias”; esto lo afirmaban dado que habían constatado que el vector no podía sobrevivir durante el invierno en Mississippi y que los cultivos eran colonizados temprano, enfermándose año tras año. Posteriormente, la información brindada sobre la temática es fraccionaria y asociativa, es decir, con escaso sustento empírico: Nault (1990) indica la habilidad del vector para moverse a largas distancias, mientras que Larsen *et al.* (1992) sugieren que esta especie solo realiza migraciones locales.

Taylor *et al.* (1993) evaluaron la periodicidad y capacidad del vuelo de *D. maidis*, manipulando la edad de la planta hospedadora y el fotoperíodo. Ellos concluyen que el vuelo del vector es mayormente crepuscular, y sería del tipo “*winter migratory flight*” asociado a fotoperíodos cortos. Previamente, Taylor *et al.* (1992) desarrollaron un molino de vuelo multicanal, monitorizado por computadora, adecuado para estudiar el rendimiento de vuelo de pequeños insectos como *D. maidis*; con dicho equipo pudieron demostrar que la “performance relativa” de vuelo del vector permite suponer que realiza migraciones. Lo antes mencionado fue posteriormente corroborado por Ebbet & Nault (1994).

Oliveira *et al.* (2002a) diseñaron un estudio para comprobar la hipótesis de que el vector era capaz de colonizar cultivos distantes, y que eran portadores de MBSP y CSS. Para ello, sembraron parcelas en zonas del Estado de Mato Grosso do Sul donde el maíz no había sido cultivado durante años y determinaron que adultos portadores del “achaparramiento” colonizaban el cultivo muy tempranamente, sugiriendo una alta capacidad migratoria de la especie. Oliveira *et al.* (2013) señalan nuevamente su importante capacidad de dispersión, indicando su capacidad de migrar de una región a otra en busca de cultivos de maíz en etapas tempranas de desarrollo, y dispersando así sus patógenos que causan el “achaparramiento”.

Para Argentina, Virla *et al.* (2013) señalaron que, a pesar de poder viajar largas distancias, el vector es mayormente un migrante local, movilizándose todas las campañas de las áreas con mayor densidad poblacional (poblaciones fuente), es decir desde las zonas subtropicales y de transición, hacia el sur, colonizando cultivos a medida que las condiciones ambientales le permiten desarrollar sus poblaciones.

DIVERSIDAD GENÉTICA DE LA ESPECIE

Algunos investigadores encararon la tarea de comparar genéticamente poblaciones de *D. maidis* de diferentes regiones. No todos utilizaron las mismas técnicas y, por ello, sus resultados no son del todo confrontables. Se ha caracterizado la diversidad genética de sus poblaciones en localidades distantes de Brasil, mediante marcadores RAPD-PCR (Oliveira *et al.*, 2002b, 2007). Más tarde, Palomera *et al.* (2012) realizan el primer aporte, utilizando el gen mitocondrial citocromo oxidasa subunidad I (mt-COI) y el espaciador transcrito interno ribosomal (ITS2), para comparar ejemplares de poblaciones realmente distantes (México y Argentina), y no pudieron detectar grandes variaciones genéticas entre las poblaciones; en dicho aporte, al discutir las posibles razones de estos resultados se hipotetizó que esto podría deberse a la corta escala temporal evolutiva, ya que tanto el maíz como la chicharrita del maíz se des-

plazaron por toda América sólo en los milenios más recientes, o, en parte, al limitado rango de plantas hospedadoras, y por lo tanto a un cambio limitado en las bacterias asociadas a esta chicharrita, todo lo cual debería corroborarse.

FENOLOGÍA DE LA PLAGA EN LOS CULTIVOS

En las zonas subtropicales y templadas de Argentina, el tamaño de las poblaciones de *D. maidis* que colonizan las primeras fechas de siembra (primavera) depende de diversos factores: el período de tiempo (invernal) transcurrido sin disponibilidad de maíz para alimentarse, cuánto frío (heladas) tuvieron que soportar los individuos hibernantes (determinando una mayor o menor presencia de maíces voluntarios que favorecen su supervivencia), fecha de siembra, la situación agronómica en la región en el año anterior (cuánto maíz se sembró), y el paisaje de vegetación que rodea las parcelas a cultivar.

La dinámica poblacional de la plaga es poco conocida para la mayoría de los ambientes donde *D. maidis* desarrolla sus poblaciones y particularmente sobre sus relaciones con la disponibilidad de recursos y clima (Oliveira *et al.*, 2013; Meneses *et al.*, 2016). Se sabe que la temperatura del aire tiene un efecto positivo sobre la movilidad de las poblaciones de *D. maidis* y, por el contrario, las precipitaciones las afectan negativamente (Foresti *et al.*, 2022).

En Brasil, el vector alcanza sus mayores densidades poblacionales hacia finales del desarrollo vegetativo del maíz, mientras que los picos poblacionales ocurren durante los estadios vegetativos tempranos en las primeras fechas de siembra (García Da Cunha *et al.*, 2023). Meneses *et al.* (2016) informan también para Brasil que la mayor abundancia de chicharritas se da aproximadamente a los 77 días desde la emergencia del maíz. Un trabajo muy interesante sobre la colonización del cultivo y distribución espacial en diversos cultivos bajo riego con “pivot central” fue aportado por Foresti *et al.* (2022); en todos los campos estudiados, las mayores infestaciones se produjeron en los límites del pivot central, mostrando una clara distribución sesgada hacia los bordes (con rangos desde 100 a 611 m).

Para Argentina, el único aporte referido a la fluctuación poblacional de la plaga durante una temporada de siembra fue realizado en la zona pedemontana de Tucumán (Virla *et al.*, 2003); el estudio se realizó en parcelas contiguas que se sembraron en dos fechas de siembra (fines de octubre y principio de febrero), y se verificó que los adultos invernales colonizan el cultivo apenas emergen las plántulas de maíz, poco después de emergida la pluma; las poblaciones de la fecha temprana de siembra fueron relativamente bajas mientras que en la fecha tardía fueron 100 veces más altas. En el cultivo de fecha temprana, la población de adultos abandona el mismo cuando se forman las mazorcas, mientras que en el cultivo de siembra tardía, los adultos permanecen en el cultivo, aún cuando éste ya se ha secado totalmente. La proporción de sexos registrada en la siembra temprana es aproximadamente de 1:1, mientras que, en la siembra tardía, ya en el otoño y al madurar el cultivo, las hembras son dominantes (3:1 o 4:1) por sobre los machos.

RELACIONES CON LOS PATÓGENOS QUE TRASMITE

En las últimas décadas un importante volumen de investigaciones sobre las relaciones vector-patógeno-planta se realizan en el marco de lo que se denomina la “hipótesis de la manipulación del vector” (Ingwell *et al.*, 2012), un concepto intrigante que postula que los patógenos pueden mejorar su transmisión a nuevas plantas hospedadoras influyendo en el comportamiento de sus vectores. Se considera que entre el patógeno y su vector se establece una verdadera relación “mutualista” donde ambos son beneficiarios. Esta hipótesis es especialmente relevante para las enfermedades transmitidas exclusivamente por vectores, de manera persistente propagativa, como es el caso del “achaparramiento o raquitismo” del maíz.

En 1984, Madden *et al.* estudiaron el efecto del CSS y MBSP en la supervivencia y fecundidad de *D. maidis* y otras dos especies congéneres: *D. elimatus* y *D. gelbus*. Sus investigaciones concluyeron que el espiroplasma (CSS) reduce sustancialmente la supervivencia y fecundidad de *D. elimatus* y *D. gelbus*, pero no afecta dichos parámetros en *D. maidis*. Por otro lado, el MBSP afecta de manera similar a todas las especies. Lo observado por Madden *et al.* (1984) sería una prueba que el patógeno favorece a su vector (*D. maidis*) eliminando la posible competencia con otras especies de chicharritas por su planta hospedadora, el maíz.

Ebbert & Nault (1994) discuten todos los conocimientos previos respecto a los efectos del “achaparramiento” en parámetros biológicos del vector y de otras especies de *Dalbulus*, y estudian su efecto en la capacidad de mejorar la supervivencia de *D. maidis*. Sus resultados ya fueron expuestos al tratar la estrategia asumida por el vector para afrontar el período invernal, indicando que el CSS aumenta su supervivencia en bajas temperaturas, y especialmente en las hembras.

En estos últimos años, especialmente en Brasil, han comenzado a profundizar los estudios para dilucidar las relaciones entre el MBSP y el vector: los trabajos más relevantes se reportan a continuación:

- a) Canale *et al.* (2018) investigaron la capacidad de los individuos de *D. maidis* para transmitir el MBSP y encontraron que la tasa de adquisición del fitoplasma no fue significativamente diferente entre machos y hembras, sin embargo, las hembras (ya fueran vírgenes o copuladas), transmitieron el fitoplasma en mayor proporción que los machos; lo cual podría deberse a que las hembras pasan más tiempo en la planta alimentándose;
- b) García González *et al.* (2018) determinaron que los adultos del vector prefieren “colonizar” plantas enfermas con MBSP por sobre plantas sanas, inclusive cuando las plantas enfermas aún no muestren síntomas;
- c) Petcher *et al.* (2019) determinaron que el MBSP no afecta la fecundidad del vector;
- d) Ramos *et al.* (2020) presentaron evidencias de que el MBSP optimiza su difusión en los cultivos de maíz influyendo en el comportamiento de selección de la planta hospedadora por parte del vector, donde el comportamiento depende del sexo y si es o no portador del mollicute.

En resumen, al analizar la evidencia obtenida hasta el presente en cuanto a una relación “mutualista” entre el “achaparramiento” del maíz (ej.: MBSP & *Spiroplasma kunkelii*) y *D. maidis*, se puede afirmar que tenemos pruebas evidentes, pero aún parciales, de la existencia de una relación de beneficio mutuo, avalando la hipótesis de la manipulación del vector.

Hasta donde llega el conocimiento —salvo por el aporte de Carloni *et al.* (2013)—, en Argentina no se han realizado aún aportes científicos que indiquen el número de individuos infectivos del vector que logran sobrevivir el invierno y/o que se encuentran en nuestros campos. En Brasil, Canale *et al.* (2018) investigaron la tasa de individuos portadores del MBSP a través de PCR, y encontraron en maizales sembrados en enero en Piracicaba que, a pesar de que el 21,2% de las plantas estaban afectadas por la enfermedad, el 8% de las hembras eran portadoras del patógeno y solo el 2% de los machos. Posteriormente, García Da Cunha *et al.* (2023) determinaron que bajas densidades poblacionales del vector son capaces de establecer las enfermedades y propagarlas ampliamente en los cultivos. Por lo general, la incidencia de las enfermedades es mayor en las fases finales del ciclo de cultivo, asociado al aumento de la densidad poblacional de la chicharrita.

IMPORTANCIA COMO PLAGA

Lo primero a considerar es que *D. maidis* sería la primera plaga que tuvo el maíz desde su domesticación (Nault, 1983). A pesar de ello, en Argentina la presencia de *D. maidis* pasó inadvertida por largo tiempo hasta hace aproximadamente 25 años cuando la ocurrencia e incidencia de las enfermedades transmitidas por él se reportan en aumento en el norte argentino. Hasta hace unos años, el vector era considerado solamente una plaga “secundaria” más, especialmente en zonas productoras del norte, en las provincias de Chaco, Santiago del Estero, Salta y Tucumán. Según Force (1972) se trata de una especie “estratega R” típica, dado que puede adaptarse rápidamente a nuevos entornos debido a su pequeño tamaño, alta tasa de crecimiento, y corto tiempo generacional.

En Latinoamérica, pero especialmente en Brasil, el sistema de producción de maíz ha cambiado en los últimos años (2011-2012 en adelante): a) se han adoptado masivamente híbridos de maíz genéticamente modificados para el manejo de lepidópteros defoliadores, con la consiguiente disminución del uso de insecticidas y b) en las últimas dos décadas se han expandido las zonas de cultivo bajo riego y se ampliaron las fechas de siembra con lo cual el maíz está presente en los campos prácticamente todo el año (Oliveira & Frizzas, 2021; Foresti *et al.*, 2022; Pozebon *et al.*, 2022). Además, se debe considerar la importante adopción por parte de los agricultores de germoplasmas de maíz genéticamente modificados, muchos de ellos resistentes a los herbicidas como el glifosato, que pueden generar maíces “guachos” que tienden a permanecer por más tiempo después de la cosecha en los campos, generando fuentes de alimento para la chicharrita durante el invierno (Pozebon *et al.*, 2022).

A lo expuesto, en Argentina se suma una notable expansión del área sembrada con maíz, especialmente en el norte argentino, con zonas de doble cultivo de maíz

o cultivos escalonados en la misma campaña, amplia adopción de germoplasmas templados en el área subtropical, y falta de oferta de maíces tolerantes a la enfermedad. La epidemiología del “achaparramiento” depende de la dispersión, la dinámica poblacional del vector y de su comportamiento de selección de hospedadores. Cualquier acción agronómica que favorezca el crecimiento de sus poblaciones redundará, indefectiblemente, en un incremento de la incidencia del “achaparramiento” del maíz con la consecuente pérdida de rendimientos (Toffanelli & Bedendo, 2002).

Los cambios en el sistema productivo del maíz en el sur de Brasil derivaron en notables incrementos de las poblaciones del vector y por ello, desde 2015, es considerada “plaga clave” del cultivo (Oliveira & Frizzas, 2021; Pozebon *et al.*, 2022). Los brotes epidémicos del vector ocurridos antes de 2015 en Brasil, eran puntuales y generalmente dentro de una zona particular; pero en las últimas seis campañas, y a pesar de las numerosas aplicaciones insecticidas adoptadas por los productores, el alcance de las explosiones demográficas ha sido muy difundido y recurrente (Oliveira & Frizzas, 2021; Pozebon *et al.*, 2022), involucrando principalmente a los estados de Bahía, Goiás, Minas Gerais, São Paulo, Paraná, Santa Catarina y Rio Grande do Sul (Oliveira *et al.*, 2020). Para el período 2016-2018 para los Estados de Mato Grosso, Bahía, Goiás y Minas Gerais se informó una reducción de producción del 90% (Canale *et al.*, 2018).

En la campaña maicera 2023-2024 la plaga desarrolló en Argentina una explosión demográfica extraordinaria, eruptiva, inclusive en provincias que se incluyen en la “zona templada u ocasional” (sur de Córdoba, Entre Ríos, norte de Buenos Aires y La Pampa, y oeste de San Luis), afectando seriamente cientos de miles de hectáreas y produciéndose pérdidas de millones de toneladas. Este fenómeno atípico, fue producto de la ocurrencia coincidente de los factores mencionados varios párrafos antes, concatenados con la ocurrencia de dos inviernos consecutivos cálidos y secos dentro del fenómeno de la “niña”. Es decir, se ofrecieron condiciones óptimas que potenciaron el “patosistema” del “achaparramiento”, agravando aún más esta situación con la implementación de numerosas aplicaciones de insecticidas, con demostrada baja efectividad y que solo afectaron el servicio ecosistémico que prestan los biocontroladores nativos.

Como ya fuera informado, *D. maidis* evolucionó en estrecha asociación con el maíz domesticado (Dávila-Flores *et al.*, 2013, Bellota *et al.*, 2018), y la especialización en su hospedador influyó totalmente en aspectos de su biología y comportamiento (Nault 1990), confiriéndole todas las características que la tornan una “plaga peligrosa”:

- a)** causa daños directos e indirectos,
- b)** tiene un ciclo de vida corto (aproximadamente 29 días de huevo a huevo en condiciones óptimas),
- c)** alto potencial reproductivo, con alta viabilidad de huevos y ninfas,
- d)** alta movilidad y gran capacidad de dispersión,

e) la capacidad de los adultos de sobrevivir más de 75 días sin comer durante el invierno y esta característica se potencia en hembras y en individuos infectivos con “achaparramiento”, y

f) ocasionalmente puede generar explosiones demográficas eruptivas.

No hay dudas que la solución más rápida al problema deberá llegar desde el fitomejoramiento, con la generación de variedades de maíz tolerantes a la enfermedad del “achaparramiento” pero, hasta el momento, esta solución se ve lejana. Ahora bien, en Argentina su estatus como plaga “secundaria” (como era hasta hace un año), o “clave”, dependerá de las decisiones de manejo futuras que se adopten después del evento de explosión poblacional registrado en esta campaña. Los responsables gubernamentales, acompañados por toda la cadena productiva, deberían considerar los errores previos cometidos en Brasil. Dicho país adoptó, como medida de control del vector, las pulverizaciones insecticidas masivas, lo cual solo consolidó el accionar de la plaga tornándola en un problema recurrente. Estudios recientes (Pérez-López *et al.*, 2018) reportan que los programas de manejo actuales no han resultado en una solución eficiente del problema. Es notorio destacar que ninguna medida que se tome de forma aislada va a ser eficaz para evitar la ocurrencia de la chicharrita y las enfermedades por ella transmitidas. Las medidas deben ser aplicadas en un nivel más amplio, por ejemplo, a nivel regional (Oliveira & Frizzas, 2021; Pozebon *et al.*, 2022).

Como se indicó anteriormente, *D. maidis* es sumamente eficaz como vector del “achaparramiento” y, por ello, los programas de control de esta plaga no se basan en umbrales económicos sino en su mera presencia en el campo de maíz (Pozebon *et al.*, 2022). Se debe también considerar el corto tiempo que necesita la chicharrita para inocular los patógenos en plantas sanas (una hora o menos), un factor que complica el uso de insecticidas basados en hongos entomopatógenos, que son de acción muy lenta. Entonces, el principal problema que tiene su control mediante insecticidas no recae en la eficacia de los ingredientes activos disponibles, sino en dos aspectos fundamentales a considerar: a) necesidad de altísima rapidez de su acción, y b) necesidad de repetir la pulverización varias veces para disminuir prácticamente a cero la población del vector. A eso se suma la alta capacidad de migración y reproducción de *D. maidis* (Nault, 1990) que conlleva a rápidas y constantes reinfestaciones que derivan en nuevas pulverizaciones, de nuevo poco efectivas. Por ello, las aplicaciones insecticidas, que son poco efectivas, deberían ser consideradas solo excepcionalmente, para preservar el importante servicio ecosistémico que brindan los controladores biológicos (ver sección “enemigos naturales”, más adelante).

En zonas subtropicales hay que evitar las acciones que favorezcan la aparición temprana del vector, su incremento poblacional, dispersión y, por ende, el “achaparramiento”; por ello, el manejo debería apoyarse principalmente en acciones preventivas:

- 1) la primera fecha de siembra debería estar distanciada tres o más meses desde el momento de senescencia del cultivo del otoño pasado;
- 2) reducir al máximo la presencia de maíces voluntarios o “guachos” entre el otoño y principios de la primavera;

- 3) evitar realizar cultivos “escalonados en fechas” en una misma zona/región, siendo altamente recomendado hacer rotaciones, evitando hacer maíz sobre maíz;
- 4) sincronizar las fechas de siembra de cada región/zona con no más de 30 días de diferencia;
- 5) usar un buen curasemilla para proteger las plantas pequeñas; y
- 6) sembrar genotipos tolerantes a la enfermedad (las empresas semilleras vienen trabajando en esto ya desde hace algunos años).

INFLUENCIA DEL MANEJO DEL CULTIVO EN ASPECTOS BIOLÓGICOS

La selección de la planta hospedadora por parte del vector es un aspecto fundamental para la epidemiología de las enfermedades que él trasmite. Se trata de un proceso a través del cual los insectos buscan, detectan y seleccionan a plantas adecuadas para alimentarse y donde será posible el desarrollo de su progenie y, por ende, si son apropiadas, las colonizan exitosamente. El proceso de selección, que es influenciado por numerosas señales, se puede dividir en dos etapas: a) durante el vuelo: regidos principalmente por estímulos visuales y olfativos, y b) una vez sobre la planta: donde predominan los estímulos químico-táctiles y gustativos. Se debe tener en cuenta que los fitopatógenos pueden influenciar las señales visuales, olfatorias y gustativas de las plantas y, dependiendo del estado de infección de la planta, ser determinantes en la decisión del vector al momento de colonizar la planta hospedadora.

Allá por 2010, cuando aún hacía poco que se implantaban cultivos transgénicos en nuestro país, se investigó el efecto de los maíces *Bt* que expresaban la proteína *cry1F* en las preferencias de oviposición del vector y las tasas de emergencia de sus ninfas (Virla *et al.*, 2010). Se verificó que en laboratorio las hembras ponían más huevos en el maíz *Bt cry1F* que en la isolínea *no Bt*, pero la tasa de eclosión de esos huevos era menor. En campo, las densidades de *D. maidis* fueron hasta cuatro veces más altas en el maíz *Bt cry1F* respecto a su isolínea; en dicho trabajo se discutieron las posibles causas de estos hallazgos como, por ejemplo, la ausencia de “cogollos” (verticilos) dañados por *Spodoptera frugiperda* (Smith) (Lep.: Noctuidae), o debido a efectos pleiotrópicos.

Posteriormente, la amplia adopción de maíces templados en el norte argentino y los informes que indicaban que dichos germoplasmas eran más afectados por el “achaparramiento” que los tropicales, nos llevó a investigar el rol que tienen los volátiles constitutivos de diversos germoplasmas en la elección de la planta hospedadora por parte del vector (Coll Aráoz *et al.*, 2019). Allí se verificó, mediante el uso de olfatómetros y captura de volátiles analizados por cromatografía gaseosa de acoplada a espectrometría de masas, que los maíces templados emiten un “blend” de aromas con altas concentraciones de (\pm)-linalool que atrae al vector, mientras que el maíz tropical y una variedad de maíz blanco no eran tan atractivos para el vector.

En la última década ha tomado especial auge la “ecología química”, que es el estudio de las interacciones entre organismos vivos y su entorno a través de señales químicas. Esta temática busca esclarecer, por ejemplo, cómo influyen los compuestos químicos producidos por la planta hospedadora a los comportamientos de selección de vector y/o a su biología. En nuestro laboratorio se ha trabajado con el vector poniendo el foco en el sistema de defensas de las plantas y cómo influye en la relación maíz-chicharrita-enfermedad. Las defensas de las plantas contra los herbívoros, especialmente las químicas constitutivas y/o inducidas, se basan en un sofisticado y altamente efectivo mecanismo que incluyen la producción de metabolitos secundarios, compuestos volátiles, péptidos y otras proteínas especializadas, glucósidos cianogénicos y compuestos fenólicos. Muchos de estos compuestos le confieren a la planta un efecto de antibiosis o de antixenosis, y otros se constituyen en “señales” que son captadas por el vector, y/o también por sus enemigos naturales. Dentro de este contexto, se ha investigado el efecto de los volátiles “inducidos por el vector” en tres germoplasmas: templado, tropical y una variedad de maíz blanco (Coll Aráoz *et al.*, 2020). Se verificó que la variedad de maíz blanco, menos domesticada, al ser atacada por el vector emite seis veces más volátiles inducidos que los híbridos comerciales, motivo por el cual las hembras de la chicharrita eligen no colonizarlas. Por el contrario, los híbridos transgénicos “templado” y “tropical”, al liberar menos volátiles, no inciden en la elección del vector en ataques o colonizaciones subsiguientes. Además, pudimos corroborar que el parasitoide oófilo *Anagrus virlai* Triapitsyn es capaz de detectar los volátiles emanados por las plantas de la variedad “blanco” que está siendo atacada por el vector, pero es incapaz de discriminar entre plantas atacadas o no en los híbridos comerciales templado y tropical.

La fertilización es una herramienta ampliamente utilizada para mejorar la productividad de los cultivos, pero al influenciar la calidad nutricional de las plantas se pueden inducir incrementos no deseables de las poblaciones de herbívoros. Power (1989) indicó que la fertilización nitrogenada afectaba el crecimiento del maíz, pero este hecho no impactaba en la abundancia de *D. maidis*; más tarde Schetino Bastos *et al.* (2007) reportaron para Brasil una relación directa entre el contenido de nitrógeno en las hojas de maíz y el número de ninfas y adultos del vector. En un trabajo de campo llevado a cabo en el pedemonte tucumano (Virla *et al.*, 2022), verificamos el efecto de tres niveles de fertilización nitrogenada (100, 200 y 300 ppm) en la densidad poblacional del vector, los niveles de control por parasitoides de huevos y la incidencia del “raquitismo” del maíz. Encontramos que la fertilización nitrogenada influye directa y significativamente en la densidad del vector, después de 10 días de su aplicación y, en línea con esto las tasas de parasitismo por parasitoides oófilos fue mayor en las parcelas más fertilizadas. Sin embargo, la incidencia del raquitismo del maíz (CSS y MBSP) no estuvo influenciada por el nivel de fertilización, mientras que los síntomas de las enfermedades fueron mucho menos evidentes en las plantas que recibieron mayores concentraciones de fertilizante. En un aporte posterior y utilizando los mismos niveles de fertilización (Melchert *et al.*, 2023), se comprobó que en laboratorio el vector es atraído mayormente a las plantas que recibieron mayor concentración de fertilizante nitrogenado y el vector es capaz de detectarlas solo a través de “plumas” de olor, sin tener contacto visual de las plantas. En ensayos de

libre elección, se verificó que las plantas fertilizadas con 300 ppm son sustancialmente más “elegidas” (colonizadas) que aquellas con 200 y 100 ppm respectivamente, y las hembras de *D. maidis* depositaron casi cuatro veces más huevos en las plantas con mayor nivel de fertilización.

OTROS CONOCIMIENTOS PARA TENER EN CUENTA

Heady & Nault (1985) estudiaron el comportamiento de “escape” (la acción de volar ante el mínimo disturbio) de diferentes poblaciones *D. maidis* y encontraron que las de Brasil y México, provenientes de zonas donde el maíz crece una vez al año, tenían una respuesta más pronunciada que las de Perú, Costa Rica y Colombia, de zonas donde el maíz se cultiva a lo largo de todo el año. Ellos discuten este comportamiento de “capacidad de escape” con respecto a otros factores como el riesgo a la depredación, vuelos triviales y migratorios, y a otros aspectos relacionados con la huida.

Heady *et al.* (1986) registraron los sonidos y llamados de cópula emitidos por los machos, mediante el uso de grabadoras y amplificadores especiales. Determinaron así una serie de “señales” que corresponden a llamados de “cortejo”, de “cópula”, de “rivalidad” y de “socorro”.

Todd *et al.* (1990a,b) investigaron la atracción del vector hacia diferentes longitudes de onda de la luz reflejada, y descubrieron que el vector se orienta preferencialmente a colores con longitudes de onda que van de los 520 a los 580 nm (desde el verde al amarillo), pero muestra su máxima respuesta a los 560 nm, un verde claro-amarillento.

En Costa Rica, los investigadores Tellez Robleto & Maes trabajaron en la planificación de policultivos para el manejo de *D. maidis* y las enfermedades por él transmitidas, y determinaron que el policultivo “maíz-poroto” daba los mejores resultados [consultar Tellez Robleto & Maes (1992) y la bibliografía allí mencionada]. También para Costa Rica, Castro *et al.* (1992) demostraron que la movilidad del vector y su capacidad de diseminar el “achaparramiento” no depende solo de la arquitectura del cultivo (mono o policultivo), sino mayormente del tamaño de los campos.

Tsai & Perrier (1996) estudiaron en detalle el sistema digestivo y reproductivo de la chicharrita, y Wayadande *et al.* (1997) estudiaron la ultraestructura de sus glándulas salivales. Ambos estudios brindan interesante información al respecto.

En California se trabajó con mantas reflectantes y se pudo ver que, en maíces dulces, las mismas ejercían un mejor control del vector que los insecticidas (Summers & Stapleton, 2002; Summers *et al.*, 2003).

Brentassi *et al.* (2014) estudiaron los endosimbiontes obligados (bacterias y hongos) asociados al vector, quienes les proveen de aminoácidos esenciales y vitaminas indispensables para completar su ciclo vital. Los endosimbiontes de *D. maidis* se alojan en órganos pares abdominales (“bacteriomas”) formados por células uninucleadas y una zona sincitial donde se localizan bacterias de forma irregular y de gran tamaño (8-12 μm de longitud). Más tarde, Brentassi *et al.* (2016) estudiaron los “bacteriomas” y determinaron la presencia de la bacteria simbiote *Sulcia*, que

es obligada y de transmisión vertical (transovárica); esta información podría tener derivaciones para el control de la chicharrita.

Rossini *et al.* (2020) realizaron la validación de un modelo con base fisiológica al tener en cuenta las condiciones iniciales de densidad del vector y los factores ambientales, que permite predecir y describir el comportamiento de las poblaciones de *D. maidis* en el cultivo de maíz; dicho modelo se encuentra validado para dos zonas agrológicas diferentes del norte argentino.

Carpane & Catalano (2022) realizan un interesante aporte sobre “pruebas de alimentación” realizadas por el vector al ser enfrentados a diferentes híbridos de maíz. La valoración y caracterización de la alimentación es consistente con el comportamiento de “tolerancia” a la enfermedad de las diferentes líneas genéticas ensayadas.

Recientes investigaciones han demostrado la aplicabilidad de la técnica de ARN interferente (ARNi) en el control de *D. maidis*, mediante el silenciamiento de un gen relacionado con su reproducción (Bicaudal C), interrumpiendo el ciclo de vida del insecto y, por ende, su propagación (Dalaisón-Fuentes *et al.*, 2022). La administración de ARN doble cadena de BicC (ARNdc ^ BicC) causó reducciones significativas en los niveles de transcripción del gen diana y en el número de oviposiciones por parte de las hembras interferidas respecto al control. El análisis fenotípico de los ovarios de dichas hembras reveló alteraciones en el desarrollo de los ovocitos, que impidieron su maduración. Posteriormente, la administración simultánea de ARNdc ^ BicC y de un ARNdc diseñado para silenciar una RNasa que se encuentra en las glándulas salivales e intestino de *D. maidis* logró aumentar la eficiencia de la técnica, incrementando la respuesta del insecto al ARNi (Dalaisón-Fuentes *et al.*, 2023). Estas publicaciones se tratan de un punto de partida muy interesante para generar estrategias de control del vector, desde un enfoque más biológico.

Como todos los Cicadellidae, *D. maidis* produce y se recubre de millones de nanopartículas extracuticulares llamadas brocosomas, con lo cual adquieren la capacidad de mantenerse siempre secos y limpios. Los brocosomas son producidos en los tubos de Malpighi y están constituidos por nanoesferas de lípidos y proteínas que les confieren a las chicharritas características superhidrofóbicas y antirreflectantes (para más información ver Bello & Alleyne, 2024). Los brocosomas de *D. maidis* miden entre 0,26 y 0,33 μm (Coll Aráoz y Luft Albarracín, com. pers.) (Figura 9).

ENEMIGOS NATURALES

En Argentina, *D. maidis* tiene un rico complejo de enemigos naturales integrado por entomopatógenos, depredadores y parasitoides, incluyendo unas 30 especies de antagonistas que brindan un importante servicio ecosistémico, causando más del 50% de mortalidad de sus individuos en cultivos no comerciales (sin uso de insecticidas). A pesar de su importancia, no existen aportes científicos de relevancia que hayan evaluado en profundidad el efecto en conjunto de estos antagonistas, aunque si bien desde la década de 1990 se han llevado a cabo numerosos estudios sobre aspectos biológicos de las especies más frecuentes y abundantes.

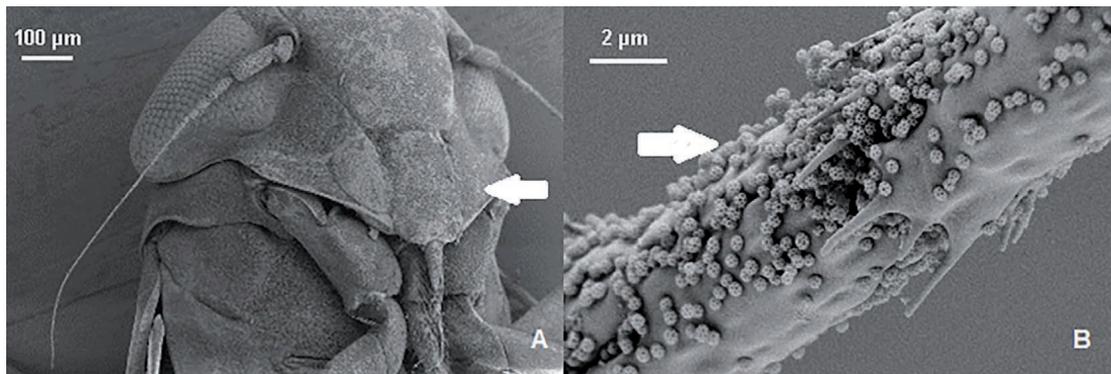


Figura 9. Brocosomas en *Dalbulus maidis* (DeLong & Wolcott). A) Detalle en vista ventral de la cabeza y tórax mostrando la superficie del cuerpo cubierta por brocosomas. B) detalle de brocosomas en un segmento de la antena. Las flechas indican acúmulos de estas nanopartículas.

Es importante resaltar que los conocimientos referidos a las especies antagonistas del vector, sus hábitos de vida, etc., fueron tratados en profundidad en Virla & Luft Albarracín (2012); por ello, en este aporte se brindarán solo los aspectos fundamentales, adicionando aquellas novedades descubiertas posteriormente a la publicación de dicho escrito.

En general, el vector no es atacado por patógenos virales, bacterias y/o protozoos debido a sus hábitos sucto-picadores. Sin embargo, hay reportes de diversos hongos entomopatógenos que afectan sus poblaciones, con diverso grado de incidencia; por ejemplo, *Beauveria bassiana* (Balsamo) Vuillemin y *Metarhizium anisopliae* (Metsch.) Sorokin, en México y Brasil (Ibarra-Aparicio *et al.*, 2005; Da Silva *et al.*, 2009). En Argentina, Toledo *et al.* (2007) registraron una media de 50% de mortalidad con la “cepa 147” de *B. bassiana*.

En cuanto a los parásitos (ej., ácaros o nematodos), la ocurrencia de este tipo de organismos afectando a chicharritas es también sumamente rara, y actualmente no hay menciones de estas especies afectando a *D. maidis*.

Existen registros de una gran diversidad de invertebrados que actúan como depredadores de las chicharritas, pero se ha determinado que sólo algunos taxones juegan un papel importante en la dinámica poblacional de sus poblaciones (Döbel & Denno, 1993). Específicamente para *D. maidis* existen varios reportes e informes técnicos de diferentes países de Latinoamérica que mencionan especies depredadoras, destacándose el aporte de Vega (1989) que señaló para México al Coccinellidae *Hippodamia convergens* (Guerin-Meneville) y la araña *Tetragnatha* sp. (Tetragnathidae). En Argentina, hasta el momento, se cuenta con dos aportes científicos que señalan el accionar de depredadores del vector: la tijereta *Doru lineare* (Eschs.) (Dermaptera: Forficulidae) (Mariani *et al.*, 1997) y la chinche asesina *Zelus obscuridorsis* (Stål) (Hemiptera: Reduviidae) (Virla *et al.*, 2015). Durante la explosión demográfica ocurrida en estos últimos meses (2023-2024), a través de las redes sociales se ha documentado el accionar de numerosos depredadores como, por ejemplo: arañas, larvas de Chrysopidae (Neuroptera), adultos de Coccinellidae (Coleoptera), y adultos de chinches depredadoras de diversas especies, en particular *Geocoridae* y las del género *Orius* (Anthocoridae) (Figura 10).



Figura 10. Depredadores de *Dalbulus maidis* (DeLong & Wolcott). A) araña *Argiopes* sp. (Araneidae) en Leales (Tucumán); B) Coccinellidae (Coleoptera) en Paraná (Entre Ríos); C) Geocoridae (Hemiptera) en Las Breñas, Chaco; D) *Zelus obscuridorsis* (Stål) (Hem.; Reduviidae) en San Miguel de Tucumán; E) chinche no identificada (Hemiptera) en Las Breñas, Chaco; F) larva de Neuroptera en Chaco; G) *Doru lineare* (Eschs.) (Dermaptera: Forficulidae) depredador de huevos de la chicharrita en el Noroeste argentino.

Si se consideran todos los enemigos naturales de los Cicadellidae, sin lugar a duda, las especies con hábitos de “parasitoides” han sido las más investigadas y por ello son más conocidas; y esto se debe a su potencial como agentes de control biológico. Los parasitoides de chicharritas pueden agruparse en dos gremios: a) parasitoides oófilos y b) parasitoides de ninfas y adultos (Cronin & Strong, 1993). Los primeros atacan a los huevos y comprenden especies de Hymenoptera de las familias Trichogrammatidae, Mymaridae, Eulophidae y Aphelinidae; entre las especies del segundo grupo, que afectan a sus ninfas y adultos, se encuentran representantes de las familias Dryinidae (Hymenoptera), Pipunculidae (Diptera) y Halictophagidae (Strepsiptera) (Tabla 1).

Los parasitoides oófilos son los agentes de biocontrol más promisorios y podrían ser utilizados en forma inmediata para lograr que las poblaciones del vector se reduzcan sustancialmente. Su accionar evita la eclosión de los huevos del vector, interrumpiendo así el ciclo epidemiológico de las enfermedades por él transmitidas (Luft Albarracín *et al.*, 2021). Desde hace décadas se conoce que, para la mayoría de las especies de chicharritas, la mortalidad ocasionada por los parasitoides de huevos constituye el “factor clave” en su dinámica poblacional (Waloff & Thompson, 1980; Denno & Roderick, 1990; Böll & Herrmann, 2004), ya que algunas especies oófilas pueden alcanzar niveles de ataque cercanos al 100% (Freytag, 1985). Además, se debe tener en cuenta que en la mayoría de las especies de parasitoides de huevos el ciclo de vida de muy corto; a modo de ejemplo, la especie *Anagrus virlai* completa una generación en aproximadamente 16,5 días (Virla, 2001), o sea prácticamente en la mitad del tiempo que lo hace *D. maidis*.

Table 1. Especies de parasitoides que atacan a *Dalbulus maidis* en Argentina, agrupadas según su gremio.

| Gremio | Orden y familia | Especie | Referencias | |
|------------------------------------|----------------------------------|---|---|---|
| Parasitoides de huevos | Hymenoptera – Mymaridae | <i>Anagrus incarnatus</i> Haliday | Luft Albarracín <i>et al.</i> , 2017 | |
| | | <i>Anagrus flaveolus</i> Waterhouse | De Santis <i>et al.</i> , 1992; Triapitsyn 1997; Virla, 2004; Moya-Raygoza <i>et al.</i> , 2012; Luft Albarracín <i>et al.</i> , 2009, 2017 | |
| | | <i>Anagrus nigriventris</i> Girault | Luft Albarracín <i>et al.</i> , 2006; Luft Albarracín <i>et al.</i> , 2009, 2017 | |
| | | <i>Anagrus miriamae</i> Triapitsyn & Virla | Moya-Raygoza <i>et al.</i> , 2012; Luft Albarracín <i>et al.</i> , 2017 | |
| | | <i>Anagrus virlai</i> Triapitsyn | Triapitsyn, 1997; Virla, 2001; Triapitsyn <i>et al.</i> , 2018, Luft Albarracín <i>et al.</i> , 2009; Hill <i>et al.</i> , 2019, 2020, 2023a,b. | |
| | | <i>Anagrus</i> sp. 1 | Luft Albarracín <i>et al.</i> , 2009. | |
| | | <i>Polynema (Doriclytus)</i> sp. A nr <i>P. reticulatum</i> | Moya-Raygoza <i>et al.</i> , 2012; Luft Albarracín <i>et al.</i> , 2017 | |
| | | <i>Polynema (Doriclytus)</i> sp. B nr <i>P. orientale</i> | Moya-Raygoza <i>et al.</i> , 2012; Luft Albarracín <i>et al.</i> , 2017 | |
| | Hymenoptera – Trichogrammatidae | <i>Paracentrobia subflava</i> Girault | Virla, 1999; Raygoza <i>et al.</i> , 2012; Luft Albarracín <i>et al.</i> , 2017 | |
| | | <i>Paracentrobia</i> sp. A | Luft Albarracín <i>et al.</i> , 2005; Luft Albarracín <i>et al.</i> , 2017 | |
| | | <i>Zagella nanula</i> De Santis | Luft Albarracín <i>et al.</i> , 2005; Moya-Raygoza <i>et al.</i> , 2012; Luft Albarracín <i>et al.</i> , 2017 | |
| | | <i>Burksiella platensis</i> (De Santis) | Luft Albarracín <i>et al.</i> , 2017 | |
| | | <i>Oligosita desantisi</i> Viggiani | Raygoza <i>et al.</i> , 2012; Luft Albarracín <i>et al.</i> , 2017 | |
| | | <i>Oligosita giraulti</i> Crawford | Raygoza <i>et al.</i> , 2012; Luft Albarracín <i>et al.</i> , 2017 | |
| | | <i>Aphelinoidea semifuscipennis</i> Girault | Luft Albarracín <i>et al.</i> , 2017; Luft Albarracín <i>et al.</i> , 2017 | |
| | | <i>Pseudoligosita longifragiata</i> (Viggiani) | Luft Albarracín <i>et al.</i> , 2017; Raygoza <i>et al.</i> , 2012; Luft Albarracín <i>et al.</i> , 2017 | |
| | Hymenoptera – Eulophidae | <i>Aprostocetus infulatus</i> (De Santis) | Luft Albarracín & Triapitsyn, 2007; Luft Albarracín <i>et al.</i> , 2017 | |
| | Hymenoptera – Aphelinidae | <i>Encarsia dalbulae</i> Polaszek & Luft Albarracín | Polaszek & Luft Albarracín 2011; Luft Albarracín <i>et al.</i> , 2017 | |
| | Parasitoides de ninfas y adultos | Hymenoptera – Dryinidae | <i>Gonatopus desantisi</i> (Oلمي) | Virla, 1992; Olmi & Virla 1993; Virla & Olmi, 1998; Olmi & Virla, 2014. |
| | | | <i>Gonatopus caraibicus</i> (Oلمي) | Virla 1992; Virla & Olmi 2007; Olmi & Virla, 2014. |
| <i>Gonatopus contortus</i> Olmi | | | Virla & Olmi 2007; Olmi & Virla, 2014. | |
| <i>Gonatopus moyaraygozai</i> Olmi | | | Virla & Olmi 2007; Olmi & Virla, 2014. | |
| <i>Anteon pilicorne</i> (Ogloblin) | | | Virla <i>et al.</i> , 2011; Olmi & Virla, 2014. | |
| Diptera – Pipunculidae | | <i>Eudorylas schreiteri</i> (Shannon) | Virla <i>et al.</i> , 2009 | |
| | | <i>Eudorylas longus</i> Rafael | Rodríguez <i>et al.</i> , 2012 | |
| | | <i>Tomosvaryella longiseta</i> Ale-Rocha | Virla, 2000 | |
| | | <i>Eudorylas subopacus</i> (Loew) | Rodríguez <i>et al.</i> , 2013 | |
| Strepsiptera – Halictophagidae | | Especie sin identificar | Dato no publicado | |

Los parasitoides más frecuentes y abundantes que afectan las posturas del vector pertenecen a las familias Mymaridae (8 especies) y Trichogrammatidae (8 especies), y la ocurrencia de Eulophidae o Aphelinidae, con 1 sola especie cada una, es rara u ocasional. En Luft Albarracín *et al.* (2017) aportamos importante información relevante sobre la diversidad de parasitoides de huevos de *D. maidis* y sus niveles de ataque. Además de esos datos publicados, observaciones y registros personales permiten afirmar que en campos de maíz de subsistencia o en campos de manejo orgánico, con nulo o bajo empleo de agroquímicos, la mortalidad de huevos ocasionada por estos parasitoides oscila entre 40 y el 70%. En el NOA, especialmente en el pedemonte tucumano, hemos determinado que en fechas óptimas de siembra (mediado a fines de noviembre), maíces sembrados para choclo mostraban una media del 51% de los huevos del vector parasitoidizados, y esos números aumentan a 67,5% para fechas tardías (mediado a fines de febrero). Los porcentajes de parasitoidismo registrados en campos comerciales, con alta utilización de insecticidas, son notoriamente más bajos, cercanos o menores al 20%. En las zonas de transición (Norte de Córdoba) y ocasional (Sur de Córdoba, norte de La Pampa), las tasas de ataque por oófilos son por lo general más bajas respecto a la zona subtropical, aunque hemos registrado tasas de mortalidad de huevos con valores máximos de hasta 32 y 66% para algunas localidades (Virla *et al.*, 2013). Los porcentajes de parasitoidismo son más altos en las llanuras que en tierras altas, tanto en México como en Argentina (Moya-Raygoza *et al.*, 2012). Los huevos atacados por parasitoides son fácilmente reconocibles por el marcado cambio de coloración de los mismos: rojizo o anaranjados cuando se trata de Mymaridae, y marrones o negruzcos en el caso de las otras tres familias (Figura 11).

Por otro lado, los parasitoides de ninfas y adultos tienen tasas de ataque realmente bajas, que rondan entre el 0,5 y 2% en promedio. De ellos, los Pipunculidae (Diptera), con cuatro especies, parecen ser los que causan mayores tasas de mortalidad, habiéndose registrado hasta un 20% en algunos campos no comerciales (Rodríguez *et al.*, 2012). Los pipunculidos son parasitoides solitarios que atrapan a las ninfas del vector y las elevan en vuelo, para así ponerles un huevo. Este huevo eclosiona dentro del celoma del hospedador, y la larva se va alimentando poco a poco de los nutrientes para que una vez que alcanza su total desarrollo (cuando el hospedador ya es adulto), termina de consumir todos los tejidos y lo abandona para transformarse en una pupa, que normalmente se forma en el suelo. Es posible reconocer a los individuos atacados por la importante distensión de sus abdómenes.

Los Dryinidae son parasitoides solitarios que se desarrollan únicamente sobre ninfas y adultos de Hemiptera de los infraórdenes Cicadomorpha y Fulgoromorpha, y mayormente de las familias Cicadellidae, Delphacidae o Flatidae. En un reciente aporte (Virla *et al.*, 2023), se revisaron los aspectos biológicos más relevantes de estos interesantes parasitoides. En Argentina se registraron cinco especies atacando al vector. Los individuos atacados por Dryinidae son fácilmente reconocibles por la presencia del “saco larvario” (Figura 12). Uno de los aspectos biológicos importantes a considerar es que, debido a sus hábitos de “*host-feeding*”, las hembras de Dryinidae se comportan como activas depredadoras, y se ha verificado que el número de chicharritas muertas por depredación es similar al número de vectores parasitoidizados a lo largo de su vida.

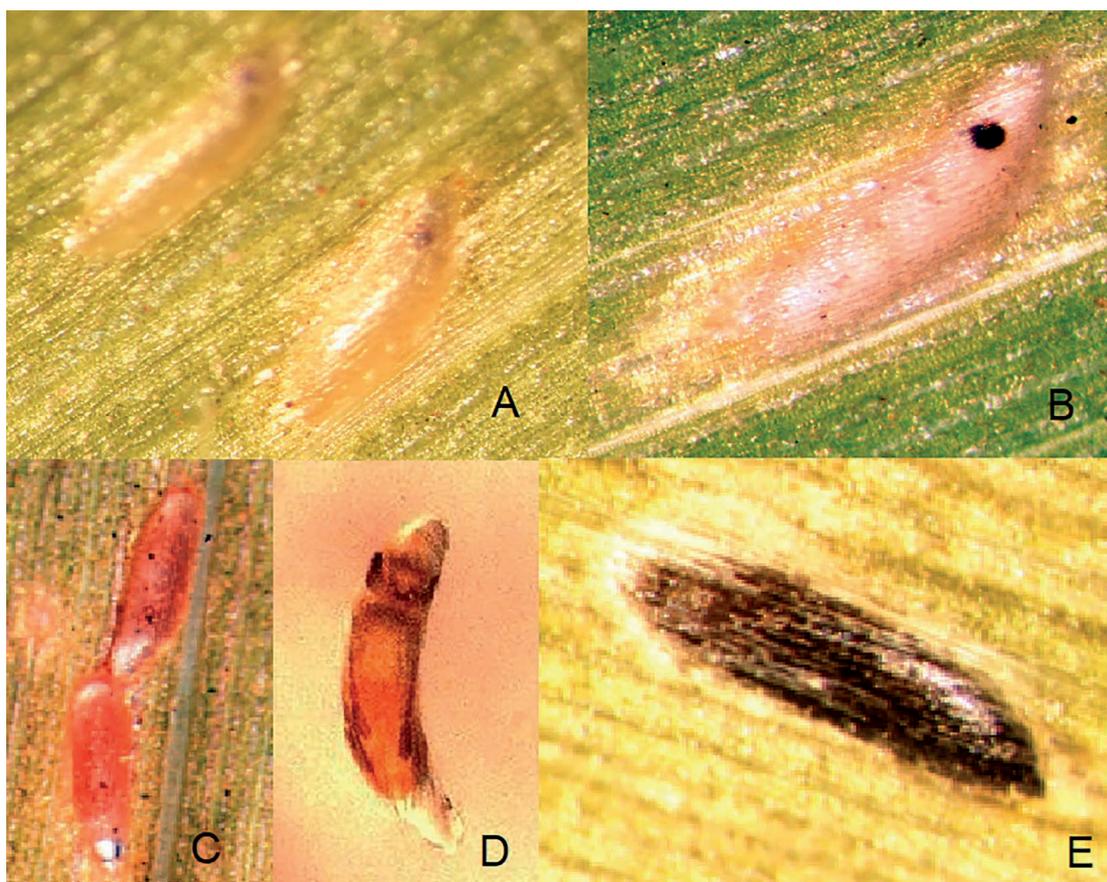


Figura 11. Parasitoides oófilos de *Dalbulus maidis* (DeLong & Wolcott). A) huevos del vector no parasitoidizados; B) Huevo sano del vector en avanzado estado de desarrollo donde se puede observar la "mancha ocular" del embrión; C) Huevos color rojizos, atacados por especies de Mymaridae; D) huevo en el cual es posible distinguir la pupa del Mymaridae en desarrollo; E) huevo del vector atacado por una especie de Trichogrammatidae.

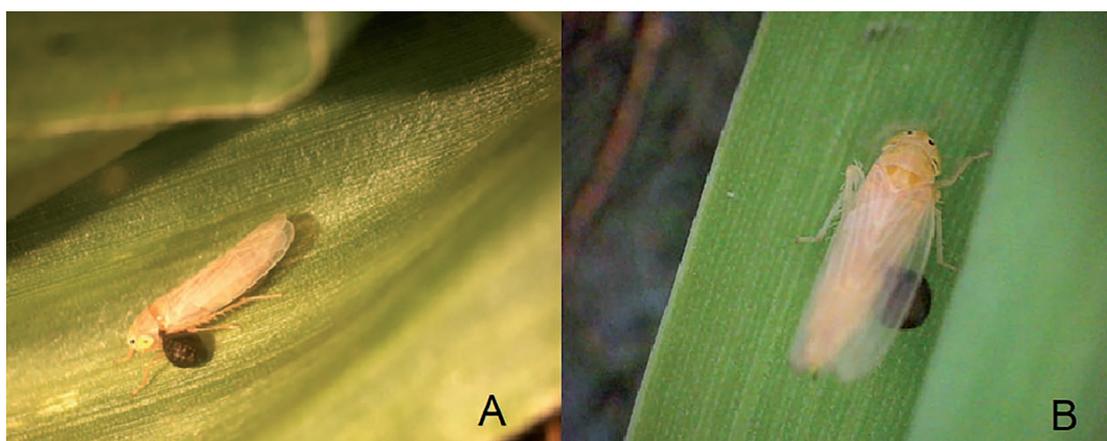


Figura 12. Parasitoides de ninfas y adultos de *Dalbulus maidis* (DeLong & Wolcott). A) adulto parasitoidizado por *Anteon pilicorne* (Ogloblin) (Dryinidae); B) adulto parasitoidizado por *Gonatopus desantisi* Olmi (Dryinidae).

Los Halictophagidae (Orden Strepsiptera) son insectos de tamaño sumamente pequeño siendo muy notables las diferencias morfológicas y de comportamiento entre los dos sexos. Las hembras son larviformes y viven siempre en el interior de las chicharritas, mientras que los machos son de vida libre, con cabeza transversa y antenas flabeladas (varias ramas); el primer par de alas está transformado en balancines y el segundo par, membranoso, es grande y con forma de abanico. Su ciclo biológico es característico, sus hembras tienen una forma de vida endoparásita mientras que los machos se comportan como parasitoides. En 35 años de trabajo con la plaga, el autor solo pudo observar individuos atacados en dos ocasiones, y no se pudo determinar la especie del Strepsiptera parasitoide. El vector parasitoidizado sólo es reconocible cuando el cefalotórax de las hembras asoma entre dos escleritos abdominales.

MONITOREO

El monitoreo de la plaga es un elemento crucial para cualquier práctica de control, especialmente el manejo integrado de plagas. La elección del método de muestreo depende principalmente del objetivo y la información que se desea obtener.

Para determinar la densidad ecológica de la plaga en un área determinada (n° de adultos/planta), el autor recomienda el conteo visual de adultos en el cogollo, desde el estado vegetativo de “primer hoja desplegada” (V_1) hasta V_7 - V_8 . El plan de monitoreo para media hectárea consiste en revisar al menos cinco grupos de 10 plantas contiguas (tomando la primera planta al azar) en la zona del campo que se quiere evaluar. Este método se ajusta linealmente con los datos obtenidos del número de adultos capturados con cinco muestras de 10 golpes de red entomológica (Virla, datos no publicados) y se evita hacer daño a las plántulas con la red. El esfuerzo de muestreo debe ser ajustado al área a monitorear, las circunstancias y, como ya se enunció, al propósito del estudio. El muestreo es preferible hacerlo en horas tempranas de la mañana, aprovechando las temperaturas más bajas que implican una menor movilidad del vector; se debe considerar evitar generar “sombra” sobre las plantas en las que se hace el conteo, y cada grupo de plantas a ser monitoreado debe estar lo suficientemente alejado del previo para evitar el escape de las chicharritas por la proximidad del personal que toma las muestras.

También es posible utilizar trampas pegajosas con o sin color amarillo como atrayente, que son muy útiles para una estimación más o menos general de lo que ocurre en la parcela (Castillo & González, 2005). Las trampas pegajosas amarillas atraen no solo a *D. maidis* sino también a un sinúmero de insectos, incluyendo otras especies de Cicadellidae. Las trampas pegajosas transparentes o “de intercepción”, al carecer del color que atrae a los insectos, son mejores al momento de monitorear específicamente las especies que vuelan entre una y otra planta de maíz.

Es importante destacar que el uso de trampas amarillas de caída (*yellow pan traps*) no es muy recomendado para *D. maidis* por generar datos muy variables, y poco representativos. Los métodos de “embolsado” de plantas o el uso de red entomológica son tediosos e imprecisos. Para más información se recomienda consultar las técnicas de monitoreo comunicadas por Cuadra & Maes (1990) y por Pinto *et al.* (2023).

COROLARIO

Las recientes explosiones demográficas verificadas en poblaciones de *D. maidis*, y en consecuencia las notorias epifitias del “achaparramiento o raquitismo” del maíz en Argentina y otros países sudamericanos, son producto de los cambios del manejo agronómico adoptado en el cultivo durante los últimos 15 años. Por ello, lejos de ser un problema pasajero, *D. maidis* se ha establecido como un problema recurrente en Brasil y potencialmente podría seguir ese mismo destino en Argentina. Esta situación exige tanto a las autoridades gubernamentales como a los investigadores científicos, técnicos y productores un esfuerzo conjunto para afrontar esta grave problemática fitosanitaria.

AGRADECIMIENTOS

El autor agradece los comentarios y sugerencias vertidos por colegas al leer una versión preliminar de este trabajo, así como a los dos revisores anónimos, que mejoraron sustancialmente esta presentación. Agradezco por compartir las fotografías de la Fig. 9 a las Dras. Coll Aráoz (UNT- SEMION) y Luft Albarracín (Proimi, CONICET), Fig. 10A a la Ing. Adriana Saluso (INTA Paraná), Fig. 10B y E a la Ing. Macarena Casuso (INTA Las Breñas), Fig. 10F al Sr. Franco Giovannini (Chaco) y Fig. 10G a la Dra. Mabel Romero Sueldo (Tucumán). También se agradece a la Dra. Laura Bezdjian y al personal de Iconografía y Comunicación de la FML por la colaboración recibida con las figuras.

FINANCIAMIENTO

Este trabajo se realizó en el marco de los proyectos Fundación Miguel Lillo cod. Z-0129-1, PIP- CONICET 2021-2023 n° 0521, y FONCyT PICT 2019 n° 01309.

CONFLICTOS DE INTERÉS

El autor declara que no existen conflictos de interés con terceras partes.

LITERATURA CITADA

- Alvizatos, A.S. (1982). Feeding behaviour of the spiroplasma vectors *Dalbulus maidis* and *Euscelidius variegatus* *in vivo* and *in vitro*. *Annals Benaki Phytopathological Institute* 13: 128-144.
- Alonso, M., Paradell, S., Viglianchino, L., Virla, E.G. (2023). Hallazgo de la chicharrita *Dalbulus maidis*, vector del “achaparramiento del maíz”, en el cinturón hortícola de Gral. Pueyrredón. Informe técnico INTA EEA Balcarce-IPADS, Noviembre 2023, 6 pág. Disponible en <http://hdl.handle.net/20.500.12123/16090>

- Alstatt, G.E. (1945). A new corn disease in the Rio Grande Valley. *The Plant Disease Reporter* 29: 533–534.
- Backus, E. (1985). Anatomical and sensory mechanism of planthopper and leafhopper feeding behavior. Pp 163-194. En: Nault, L. y Rodriguez, J. (eds.). *The Leafhoppers and Planthoppers*. John Wiley & Sons, New York.
- Barontini, J.M., Malavera, A.P., Ferrer, M., Torrico, A.K., Maurino, M.F., Gimenez Pecci, M.P. (2022). Infection with *Spiroplasma kunkelii* on temperate and tropical x temperate maize in Argentina and development of a tool to evaluate germplasm. *European Journal of Plant Pathology* 162: 455–463. DOI: 10.1007/s10658-021-02415-4
- Bello, E., Alleyne, M. (2024). Brochosome size variation and its influence on leafhopper (Hemiptera: Cicadellidae) wing wettability. *Journal of Insect Science* 24(1): 1–6. DOI: 10.1093/jisesa/ieae003
- Bellota, E., Medina, R.F., Bernal, J.S. (2018). Physical leaf defenses altered by *Zea* life-history evolution, domestication, and breeding mediate oviposition preference of a specialist leafhopper. *Entomología Experimentalis et Applicata* 149: 185–195.
- Böll S., Herrmann J.V. (2004). A long-term study on the population dynamics of the grape leafhopper (*Empoasca vitis*) and antagonistic mymarid species. *Journal of Pest Science* 77: 33–42.
- Brentassi, M.E., De La Fuente, D., Lameiro, A. (2014). Localización y caracterización morfológica de endosimbiontes obligados de *Delphacodes kuscheli* y *Dalbulus maidis*, dos especies de chicharritas vectoras de enfermedades del cultivo de maíz en Argentina (Hemiptera: Auchenorrhyncha). *Ciencias Morfológicas* 16 (1): 1–7.
- Buckler, E. S., Stevens, N.M. (2005). Maize origins, domestication, and selection, pp. 67–70. In Motley, T.J., Zerega, N., Cross, H.B. (eds.), *Darwin's harvest: new approaches to the origins, evolution, and conservation of crops*. Columbia University Press, New York, USA.
- Canale, M.C., Lopes, J.R.S., Nesi, C.N., de Souza Prado. S. (2018). Role of *Dalbulus maidis* (Hemiptera: Cicadellidae) gender on maize bushy stunt phytoplasma transmisión. *Phytopathogenic Mollicutes* 8 (1): 32–39. DOI: 10.5958/2249-4677.2018.00005.1.
- Carloni, E., Carpane, P., Paradell, S., Laguna, I.G., Giménez Pecci, M.P. (2013). Presence of *Dalbulus maidis* (Hemiptera: Cicadellidae) and of *Spiroplasma kunkelii* in the temperate region of Argentina. *Journal of Economic Entomology* 106: 1574–1581. DOI: 10.1603/EC12323.
- Carpane, P., Catalano, M.I. (2022). Probing behavior of the corn leafhopper *Dalbulus maidis* on susceptible and resistant maize hybrids. *PLoS ONE* 17 (5): e0259481. DOI: 10.1371/journal.pone.0259481.
- Carpane, P., Wayadande, A., Backus, E., Dolezal, W., Fletcher, J. (2011). Characterization and correlation of new electrical penetration graph waveforms for the corn leafhopper (Hemiptera: Cicadellidae). *Annals of the Entomological Society of America* 104: 515–525.
- Castillo, N., González, C. (2005). Effect of color and height of traps on the capture of cicadellids in the intercropping bean and maize. *Revista de Protección Vegetal*

- 20 (2): 128–131.
- Castro, V., Rivera, C., Isard, S.C., Gamez, R., Fletcher, J., Irwin, M.E. (1992). The influence of weather and microclimate on *Dalbulus maidis* (Homoptera: Cicadellidae) flight activity and the incidence of diseases within maize and bean monocultures and bicultures in tropical America. *Annals of Applied Biology* 121 (3): 469–482.
- Coll Aráoz, M.V., Jacobi, V.G., Fernández, P.C., Luft Albarracín, E., Virla, E.G., Hill, J.G., Catalán, C.A.N. (2019). Volatiles mediate host-selection in the corn hoppers *Dalbulus maidis* (Hemiptera: Cicadellidae) and *Peregrinus maidis* (Hemiptera: Delphacidae). *Bulletin of Entomological Research* 109 (5): 633-642. DOI: 10.1017/S000748531900004X.
- Coll Aráoz, M.V., Hill, J.G., Luft-Albarracín, E., Virla, E.G., Fernández, P.C. (2020). Modern maize hybrids have lost volatile bottom-up and top-down control of *Dalbulus maidis*, a specialist herbivore. *Journal of Chemical Ecology* 46: 906–915. DOI: 10.1007/s10886-020-01204-3.
- Costa, R.V., Silva, D.D., Cota, L.V., Campos, L.J.M., Almeida, R.E.M., Bernardes, F.P. (2019). Incidence of corn stunt disease in off-season corn hybrids in different sowing seasons. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira* 54: e00872. DOI: 10.1590/S1678-3921.PAB2019.V54.00872.
- Cronin, J., Strong, D. (1994). Parasitoid interactions and their contribution to the stabilization of Auchenorrhyncha populations. In: Denno, R. & Perfect, T. (Eds), Planthoppers, their ecology and management. Chapman & Hall, New York: 400–428.
- Cuadra, P., Maes, J. (1990). Problemas asociados al muestreo de *Dalbulus maidis* (DeLong & Wolcott) en maíz en Nicaragua. *Revista Nicaragüense de Entomología* 13: 29–55.
- Da Silva, A.H., Toscano, L., Maruyama, W., Pereira, M.F., Cardoso, S. de M. (2009). Controle de *Dalbulus maidis* (Hemiptera: Cicadellidae) De Long & Wolcott (1923) por *Beauveria bassiana* na cultura do milho. *Boletín de Sanidad Vegetal "Plagas"* 35: 657-664.
- Dalaisón-Fuentes, L.I., Pascual, A., Gazza, E., Welchen, E., Rivera-Pomar, R., Catalano, M.I. (2022). Development of efficient RNAi methods in the corn leafhopper *Dalbulus maidis*, a promising application for pest control. *Pest Management Science* 78 (7): 3108–3116. DOI 10.1002/ps.6937.
- Dalaisón-Fuentes, L.I., Pascual, A., Crespo, M., Andrada, N.L., Welchen, E., Catalano, M.I. (2023). Knockdown of double-stranded RNases (*dsRNases*) enhances oral RNA interference (RNAi) in the corn leafhopper, *Dalbulus maidis*. *Pesticide Biochemistry and Physiology* 196: 105618. DOI: 10.1016/j.pestbp.2023.105618.
- Dávila-Flores, A., DeWitt, T.J., Bernal, J.S. (2013). Facilitated by nature and agriculture: performance of a specialist herbivore improves with host-plant life history evolution, domestication, and breeding. *Oecologia* 173: 1425–1437.
- Davis, R. (1966). Biology of the leafhopper *Dalbulus maidis* at selected temperatures. *Journal of Economic Entomology* 59 (3): 766.
- De Santis, L., Virla, E.G., Maragliano, R. (1992). Presencia de *Anagrus flaveolus* en la República Argentina parasitoide de un insecto dañino del trigo y maíz (Insecta:

- Hym.: Mymaridae). *Revista de la Facultad de Agronomía* 13 (1): 19–23.
- Denno, R., Roderick, G. (1990). Population biology of planthoppers. *Annual Review of Entomology* 35: 489–520.
- Dietrich, C.H., Fitzgerald, S.J., Holmes, J.L., Black, W.C., Nault, L.R. (1998). Re-assessment of *Dalbulus* leafhopper (Homoptera: Cicadellidae) phylogeny based on mitochondrial DNA sequences. *Annals of the Entomological Society of America* 91: 590–597.
- Döbel, H., Denno, R. (1993). Predator-planthopper interactions. In: Denno, R. & Perfect, T. (Eds), *Planthoppers, their ecology and management*. Chapman & Hall, New York: 325–399.
- Ebbert, M., Nault, L. (1994). Improved overwintering ability in *Dalbulus maidis* (Homoptera: Cicadellidae) vectors infected with *Spiroplasma kunkelii* (Mycoplasmatales: Spiroplasmataceae). *Environmental Entomology* 23: 634–644.
- Foresti, J., Pereira, R.R., Santana Jr, P.A., das Neves, T.N.C., da Silva, P.R., Rosseto, J., Istchuk, A.N., Ishizuka, T.K., Harter, W., Schwertner, M.H., Picanço, M.C. (2022). Spatial-temporal distribution of *Dalbulus maidis* (Hemiptera: Cicadellidae) and factors affecting its abundance in Brazil corn. *Pest Management Science* 78: 2196–2203. DOI: 10.1002/ps.6842.
- Force, D.C. (1972). R- and K-strategists in endemic host-parasitoid communities. *Bulletin of the entomological Society of America* 18: 135–137.
- Frazier, N. (1945). A streak disease of corn in California. *The Plant Disease Reporter* 29: 212–213.
- Freytag, P.H. (1985). The insect parasites of leafhoppers, and related groups. In: *The Leafhoppers and Planthoppers*. Ed. by Nault & Rodriguez, Chap. 18, John Wiley y Son, N. York: 423–467.
- García da Cunha, T., Von dos Santos Veloso, R., Mesquita de Araújo, M.M., Tavares, L.G., Borges, L.F., Ribeiro, G.P., Tormen, D.S., Campos, M.C., Picanço, E.A., Lopes, R., Ramos Pereira, Alvarenga Soares, M., Siqueira da Silva, R. (2023). Distribution of *Dalbulus maidis* (DeLong) (Hemiptera: Cicadellidae) and incidence of maize rayado fino virus and *Candidatus Phytoplasma asteris* in corn succession planting systems. *Pest Management Science* 79 (7) :2325-2337. DOI: 10.1002/ps.7408
- García González, J., Giraldo Jaramillo, M., Lopes, J.R.S. (2018). Undetected infection by Maize Bushy Stunt Phytoplasma enhances host-plant preference to *Dalbulus maidis* (Hemiptera: Cicadellidae). *Environmental Entomology* 47 (2): 396–402. DOI: 10.1093/ee/nvy001.
- Giménez Pecci, M.P., Laguna, I.G., Lenardón, S. (2012). *Enfermedades del maíz producidas por Virus y Mollicutes en Argentina*. Ediciones INTA (ISBN 978-987-679-116-8), Buenos Aires, 1º edición. 200 páginas.
- Giménez Pecci, M.P., Laguna, I.G., Avila, A.O., Remes Lenicov, A.M.M de, Virla, E.G., Borgogno, C. (2002). difusión del Corn Stunt Spiroplasma del maíz (*Spiroplasma kunkelii*) y del vector (*Dalbulus maidis*) en la República Argentina. *Revista de la Facultad de Agronomía* 105: 1–8.
- Giménez Pecci, M.P., Carpane, P., Nome, C., Paradell, S.L., Remes Lenicov, A.M.M.

- de, Virla, E.G., Laguna, I.G. (2003). Presencia del Corn Stunt spiroplasma y su vector *Dalbulus maidis* en el Noreste Argentino. *Brazilian Phytopathology* 28 (supl.): S259.
- Gil, A.F., Tykot, R.H., Neme, G., Shelnut, N.R. (2006). Maize on the frontier - isotopic and macrobotanical data from Central–Western Argentina. In Histories of maize, 1st edition, Academic Press, eBook ISBN 9781315427331.
- Heady, S.E., Nault, L.R. (1984). Leafhopper egg microfilaments (Homoptera: Cicadellidae). *Annals of the Entomological Society of America* 77: 610–615.
- Heady, S.E., Madden, L.V., Nault, L.R. (1985). Oviposition behavior of *Dalbulus* leafhoppers (Homoptera, Cicadellidae). *Annals of the Entomological Society of America* 78: 723–727.
- Heady, S.E., Nault, L.R., Shambaugh, G.F., Fairchild, L. (1986). Acoustic and mating behaviour of *Dalbulus leafhoppers* (Homoptera, Cicadellidae). *Annals of the Entomological Society of America* 79: 727–736.
- Hill, J.G., Luft Albarracín, E., Coll Aráoz, M.V., Virla, E.G. (2019). Effects of host species and host age on biological parameters of *Anagrus virlai* (Hymenoptera: Mymaridae), an egg parasitoid of *Dalbulus maidis* (Hemiptera: Cicadellidae) and *Peregrinus maidis* (Hemiptera: Delphacidae). *Biological Control* 131: 74–80. DOI 10.1016/j.biocontrol.2018.12.002.
- Hill, J.G., Aguirre, M.B., Bruzzone, O.A., Virla, E.G., Luft Albarracín, E.B. (2020). Influence of adult diet on fitness and reproductive traits of the egg parasitoid *Anagrus virlai*, a potential biocontrol agent against the corn leafhopper. *Journal of Applied Entomology* 144: 578–588. DOI: 10.1111/jen.12762.
- Hill, J.G., Virla, E.G., Manzano, C., Paradell, S.L., Luft Albarracín, E. (2023a). Host specificity and performance on different hopper species of the egg parasitoid *Anagrus virlai*. *BioControl* 68: 131–142. DOI: 10.1007/s10526-023-10191-9.
- Hill, J.G., Virla, E.G., Fernández, P.C., Luft Albarracín, E., Coll Aráoz, M.V. (2023b). *Dalbulus maidis* and *Peregrinus maidis*, both phloem feeding hoppers, induce different volatile profiles in maize. Consequences for a natural enemy. *Journal of Pest Science* 97: 87–97. DOI: 10.1007/s10340-023-01612-w.
- Hruska, A.J., Gladstone, S.M., Obando, R. (1996). Epidemic roller coaster: maize stunt disease in Nicaragua. *The American Entomologist* 42: 248–252.
- Ibarra-Aparicio, G., Moya-Raygoza, G., Berlanga-Padilla, A. (2005). Efecto de *Beauveria bassiana* y *Metarhizium anisopliae* sobre la chicharrita del maíz (*Dalbulus maidis* (De Long & Wolcott, 1923)) (Hemiptera - Cicadellidae). *Folia Entomologica Mexicana* 44: 1–6.
- Ingwell, L.L., Eigenbrode, S.D., Bosque-Pérez, N.A. (2012). Plant viruses alter insect behavior to enhance their spread. *Scientific Reports* 2: 578. DOI: 10.1038/srep00578.
- Jones, T.K.L., Medina, R.F. (2020). Corn stunt disease: an ideal insect–microbial–plant pathosystem for comprehensive studies of vector-borne plant diseases of corn. *Plants* 9: 747–762.
- Jones, T.K.L., Esparza-Díaz, G., Wayadande, A., Badillo-Vargas, I.E. (2021). Re-emergence of corn leafhopper (*Dalbulus maidis*; Hemiptera: Cicadellidae), an exotic and invasive pest of maize in South Texas. *The Southwestern Entomologist* 46:

- 807–812.
- Larsen, K.J, Nault, L.R. (1994). Seasonal polyphenism of adult *Dalbulus* leafhoppers (Homoptera: Cicadellidae). *Annals of the Entomological Society of America* 87 (3): 355–362.
- Larsen, K.J., Nault, L.R., Moya Raygoza, G. (1992) Overwintering biology of *Dalbulus* leafhoppers (Homoptera: Cicadellidae): adult populations and drought hardiness. *Environmental Entomology* 21: 566–577.
- Larsen, K.J., Lee Jr, R.E., Nault, L.R. (1993). Influence of developmental conditions on cold-hardiness of adult *Dalbulus* leafhoppers: implications for overwintering. *Entomología Experimentalis et Applicata* 67: 99–108.
- Luft Albarracín, E., Triapitsyn, S.V. (2007). *Aprostocetus (Ootetrastichus) infulatus* (Hymenoptera: Eulophidae): description of the male, new distribution and first host records. *Zootaxa* 1438: 65–68.
- Luft Albarracín, E., Virla, E.G., Triapitsyn, S. (2005). Diversidad e incidencia de los parasitoides oófilos del vector del “achaparramiento” (CSS), *Dalbulus maidis* (Hemiptera, Cicadellidae), en Tucumán, Argentina. *VIII Congreso Nacional de Maíz*, Rosario, Argentina: 258–261.
- Luft Albaracín, E., Virla, E.G., Triapitzyn, S. (2006). A new host record for the egg parasitoid *Anagrus nigriventris* (Hymenoptera: Mymaridae) of the corn leafhopper, *Dalbulus maidis* (Hemiptera: Cicadellidae). *The Florida Entomologist* 89 (2): 284–285.
- Luft Albarracín, E., Paradell, S.L, Virla, E.G. (2008). Cicadellidae (Hemiptera: Auchenorrhyncha) associated to maize crops in Argentina northwestern, influence of the sowing date and phenology on their abundance and diversity. *Maydica* 53: 289–296.
- Luft Albarracín E., Triapitsyn, S.V., Virla, E.G. (2009). Annotated key to the genera of Mymaridae (Hymenoptera: Chalcidoidea) in Argentina. *Zootaxa* 2129: 1–28.
- Luft Albarracín E., Triapitsyn, S.V., Virla, E.G. (2017). Egg parasitoids of the corn leafhopper, *Dalbulus maidis* (DeLong) (Hemiptera: Cicadellidae), in Argentina. *Neotropical Entomology* 46 (6): 666–677. DOI: 10.1007/s13744-017-0535-x.
- Luft Albarracín, E., Virla, E.G., Ordano, M. (2021). Influence of the site of oviposition on the level of egg parasitism in the corn leafhopper, *Dalbulus maidis* (Hemiptera: Cicadellidae). *Annals of the Brazilian Academy of Sciences* 93 (1): e20190686. DOI: 10.1590/0001-3765202120190686.
- Madden, L.V., Nault, L.R., Heady, S.E., Styer, W. (1984). Effect of maize stunting mollicutes on survival and fecundity of *Dalbulus* leafhoppers vectors. *Annals of Applied Biology* 105: 431–441.
- Madden, L.V., Nault, L.R., Heady, S.E., Styer, W. (1986). Effect of temperature on the population dynamics of three *Dalbulus* leafhopper species. *Annals of Applied Biology* 108: 475–485.
- Mariani, R., Vera, L., Virla, E.G. (1997). Aportes al conocimiento de *Doru lineare* (Dermaptera, Forficulidae), un insecto de importancia agronómica en el Noroeste argentino. *CIRPON, Revista de Investigación X* (1-4): 13–18.
- Marín, R. (1987). Biología y comportamiento de *Dalbulus maidis* (Homoptera: Cica-

- dellidae). *Revista Peruana de Entomología* 30: 113–117.
- Massola Júnior, N.S., Bedendo, I.P., Amorim, L., Lopes, J.R. (1999). Effects of the inoculation time on corn with *Spiroplasma kunkelii* on yield components. *Fitopatologia Brasileira* 24: 571–573.
- Matsuoka, Y., Vigouroux, Y., Goodman, M.M., Sanchez, G.J., Buckler E., Doebley, J. (2002). A single domestication for maize shown by multilocus microsatellite genotyping. *Proceeding of the Natural Academy of Sciences USA* 99: 6080–6084.
- Medina, R.F., Reyna, S.M., Bernal, J.S. (2012). Population genetic structure of a specialist leafhopper on *Zea*: likely anthropogenic and ecological determinants of gene flow. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 142: 223–235.
- Melchert, N., Manzano, C., Virla, E.G., Luft Albarracín, E. (2023). On how nitrogen fertilization affects the host election and oviposition behavior of the Corn Stunt spiroplasma vector, *Dalbulus maidis* (Hemiptera: Cicadellidae). *Arthropod-Plant Interactions* 17: 621–628. DOI: 10.1007/s11829-023-09983-8.
- Meneses, A.R., Querino, R.B., Oliveira, C.M., Maia, A.H.N., Silva, P.R.R. (2016). Seasonal and vertical distribution of *Dalbulus maidis* (Hemiptera: Cicadellidae) in Brazilian corn fields. *The Florida Entomologist* 99: 750–754.
- Moya-Raygoza, G., Nault, L.R. (1998). Transmission Biology of Maize Bushy Stunt Phytoplasma by the Corn Leafhopper (Homoptera: Cicadellidae). *Annals of the Entomological Society of America* 91(5): 668–676. DOI: 10.1093/aesa/91.5.668.
- Moya-Raygoza, G., Garcia-Medina, C. (2010). Comparison of fecundity and body size of Mexican and Argentinian populations of *Dalbulus maidis* (Hemiptera: Cicadellidae). *Annals of the Entomological Society of America* 103: 544–547.
- Moya Raygoza, G., Palomera Avalos, V., Galaviz-Mejia, C. (2007). Field overwintering biology of *Spiroplasma kunkelii* (Mycoplasmatales: Spiroplasmataceae) and its vector *Dalbulus maidis* (Hemiptera: Cicadellidae). *Annals of Applied Biology* 151: 373–379.
- Moya Raygoza, G., Virla, E.G., Luft Albarracín, E. (2012). Diversity of egg parasitoids attacking *Dalbulus maidis* (Hemiptera: Cicadellidae) populations at low and high elevation sites in Mexico and Argentina. *The Florida Entomologist* 95 (1): 105–112.
- Nault, L.R. (1983). Origins of leafhopper vectors of maize pathogens in Mesoamerica. In: Gordon D, Knoke JK, Nault LR, Ritter RM (eds) Proceedings of International Maize Virus Disease Colloquium and Workshop. Ohio State University, Ohio Agricultural Research and Development Center, Wooster, pp 75–82.
- Nault, L.R. (1990). Evolution of an insect pest - maize and the corn leafhopper, a case study. *Maydica* 35: 165–175.
- Nault, L.R. (1998). *Dalbulus maidis* Identification, Biology, Ecology and Pest Status. In Diagnosing Maize Diseases in Latin America (Eds. C. Casela, R. Renfro and A.F. Krattiger). *International Service for the Acquisition of Agri-biotech Applications Briefs No. 9*. ISAAA: NY: 18–21.
- Nault, L.R., Delong, D.M. (1980). Evidence for co-evolution of leafhoppers in the genus *Dalbulus* (Cicadellidae, Homoptera) with maize and its ancestors. *Annals*

- of the *Entomological Society of America* 73: 349–353.
- Oleszczuk, J.D., Catalano, M.I., Dalaisón, L., Di Rienzo, J.A., Giménez Pecci, M.P., Carpane, P. (2020). Characterization of components of resistance to Corn Stunt disease. *PLoS ONE* 15 (10): e0234454. DOI: 10.1371/journal.pone.0234454.
- Oliveira, C.M., Lopes, J.R.S., Nault, L.R. (2013). Survival strategies of *Dalbulus maidis* during maize off-season in Brazil. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 147: 141–153. DOI: 10.1111/eea.12059.
- Oliveira, E., Waquil, J.M., Fernandes, F.T., Paiva, E., Resende, R.O., Kitajima, E.W. (1998). Enfezamento palido e enfezamento vermelho na cultura do milho no Brasil Central. *Fitopatologia Brasileira* 23 (1):45–47.
- Oliveira, E., Carvalho, R.V., Duarte, A.P., Andrade, R.A., Resende, R.O., Oliveira, C.M., Recco, P.C. (2002). Molicutes e vírus em milho na safrinha e na safra de verão. *Revista Brasileira de Milho e Sorgo* 1: 38–46.
- Oliveira, C.M., Frizzas, M.R. (2022). Eight Decades of *Dalbulus maidis* (DeLong & Wolcott) (Hemiptera, Cicadellidae) in Brazil: What We Know and What We Need to Know. *Neotropical Entomology* 51: 1–17. DOI: 10.1007/s13744-021-00932-9.
- Oliveira, C.M., Molina, R.M.S., Albres, R.S., Lopes, J.R.S. (2002a). Disseminação de molicutes do milho a longas distâncias por *Dalbulus maidis* (Hemiptera: Cicadellidae). *Fitopatologia Brasileira* 27: 091–095.
- Oliveira, C.M., Fungaro, M.H.P., Camargo, L.E.A., Lopes, J.R.S. (2002b). Análise comparativa da estabilidade do DNA de *Dalbulus maidis* (DeLong & Wolcott) (Hemiptera: Cicadellidae) sob diferentes métodos de preservação para uso em RAPD-PCR. *Neotropical Entomology* 31: 225–231.
- Oliveira, C.M., Lopes, J.R.S., Dos Santos Días, C.T., Nault, L.R. (2004). Influence of latitude and elevation on polymorphism among populations of the corn leafhopper, *Dalbulus maidis* (DeLong and Wolcott) (Hemiptera: Cicadellidae), in Brazil. *Environmental Entomology* 33 (5): 1192–1199.
- Oliveira, C.M., Lopes, J.R.S., Aranha Camargo, L.E., Pelegrinelli Fungaro, M.H., Nault, L.R. (2007). Genetic Diversity in Populations of *Dalbulus maidis* (De Long and Wolcott) (Hemiptera: Cicadellidae) from Distant Localities in Brazil Assessed by RAPD-PCR Markers. *Environmental Entomology* 36: 204–212.
- Oliveira, C.M., Frizzas, M.R., Oliveira, E. de. (2020). Overwintering plants for *Dalbulus maidis* (DeLong and Wolcott) (Hemiptera: Cicadellidae) adults during the maize off-season in central Brazil. *International Journal of Tropical Insect Science* 40: 1105–1111. DOI: 10.1007/s42690-020-00165-0.
- Olmi, M., Virla, E.G. (2014). Dryinidae of the Neotropical region (Hymenoptera: Chrysidoidea). *Zootaxa* 3792 (1): 1–534. DOI: 10.11646/zootaxa.3792.1.1.
- Oman, P.W. (1948). Distribution of *Balbulus maidis* (DeLong & Wolcott) (Homoptera, Cicadellidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 50 (2): 34.
- Palomera, V., Bertin, S., Rodríguez, A., Bosco, D., Virla, E.G., Moya-Raygoza, G. (2012). Is there any genetic variation among native mexican and argentinian populations of *Dalbulus maidis* (Hemiptera: Cicadellidae)?. *The Florida Entomological Society* 95: 1–10.

- logist* 95 (1): 150–155.
- Paradell, S.L., Virla, E.G., Toledo, A. (2001). Leafhoppers species richness and abundance on corn crops in Argentina (Insecta - Hemiptera - Cicadellidae). *Boletín de Sanidad Vegetal Plagas* 27 (4): 465–474.
- Pecher, P., Moro, G., Canale, M.C., Capdevielle, S., Singh, A., MacLeran, A., Sugio, A., Kuo, C-H, Lopes, J.R.S., Hogenhout, S. (2019). Phytoplasma SAP11 effector destabilization of TCP transcription factors differentially impact development and defence of Arabidopsis versus maize. *PLOS Pathogens* 15 (9): e1008035. DOI: 10.1371/journal.ppat.1008035.
- Pérez-López, E., Olivier, C.Y., Luna-Rodríguez, M., Rodríguez, Y., Iglesias, L.G., Castro-Luna, A., Adame-García, J., Dumonceaux, T. J. (2016). Maize bushy stunt phytoplasma affects native corn at high elevations in Southeast Mexico. *European Journal of Plant Pathology* 145: 963–971.
- Pérez-López, E., Wist, T., Rodríguez, Y., Luna-Rodríguez, M., Olivier, C.Y. (2018). Maize bushy stunt in native corn: implications for Mexican ‘subsistencefarmers.’. *Environment, Development and Sustainability* 20: 1797–1805.
- Pinedo-Escatel J., Blanco-Rodríguez, E. (2016). Notas del género *Dalbulus* DeLong, 1950 (Hemiptera: Cicadellidae) en México. *Folia Entomológica Mexicana* (nueva serie) 2 (1): 16–19.
- Pinto, C.B., Carmo, D.d.G.d., Santos, J.L.d., Filho, M.C.P., Soares, J.M., Sarmiento, R.A., Lima, E., Bacci, L., Picanço, M.C. (2023). Sampling methodology of a key pest: technique and sampling unit for evaluation of leafhopper *Dalbulus maidis* populations in maize crops. *Agriculture* 3: 1391. DOI: 10.3390/agriculture-re13071391.
- Pitre, H.N. (1967). Greenhouse studies of the host range of *Dalbulus maidis*, a vector of the corn stunt virus. *Journal of Economic Entomology* 60: 417–421.
- Pitre, H.N., Douglas, W.A., Combs, R.L., Hepner, L.W. (1967). Annual movement of *Dalbulus maidis* into the southeastern United States and its role as vector of the corn stunt virus. *Journal of Economic Entomology* 60 (2): 616–617. DOI: 10.1093/jee/60.2.616.
- Polaszek, A., Luft Albarracín, E. (2011). Two new *Encarsia* species (Hymenoptera: Aphelinidae) reared from eggs of Cicadellidae (Hemiptera: Auchenorrhyncha) in Argentina: an unusual new host association. *Journal of Natural History* 45 (1–4): 55–64. DOI: 10.1080/00222933.2010.520169.
- Power, A.G. (1989). Influence of plant spacing and nitrogen fertilization in maize on *Dalbulus maidis* (Homoptera: Cicadellidae), vector of Corn Stunt. *Environmental Entomology* 18: 494–498.
- Pozebon, H., Stürmer, G.R., Arnemann, J.A. (2022). Corn stunt pathosystem and its leafhopper vector in Brazil. *Journal of Economic Entomology* 115 (6): 1817–1833. DOI: 10.1093/jee/toac147.
- Ramírez-Romero, R., Perez-Ascencio, D., Garibay-Benítez, D. (2014). Courtship behavior of the corn leafhopper *Dalbulus maidis* (DeLong & Wolcott) (Hemiptera: Cicadellidae). *Journal of Insect Behavior* 27: 804–815. DOI: 10.1007/s10905-014-

- 9471-3.
- Ramos, A., Esteves, M.B., Cortés, M.T.B., Lopes, J.R.S. (2020). Maize bushy stunt phytoplasma favors its spread by changing host preference of the insect vector. *Insects 11*: 600. DOI: 10.3390/insects11090600.
- Remes Lenicov, A.M.M. de, Virla, E.G. (1993). Aportes al conocimiento de la biología de *Dalbulus maidis* (Homoptera: Cicadellidae) en condiciones de laboratorio. *Neotropica 39* (101-102): 103–109.
- Rodríguez, H.C., Espinosa, M.S., Rafael, J.A., Luft Albarracín, E., Virla, E.G. (2012). Nivel de Parasitismo de Pipunculidae (Diptera) sobre *Dalbulus maidis* (Hemiptera) em cultivos de milho de duas zonas agronômicas em Tucumán – Argentina. *XXIV Congresso Brasileiro de Entomologia*, 16 al 20 de septiembre de 2012, Curitiba (Brasil). http://www.cbe2012.com.br/_apps/trabalhos/289/289_2.pdf
- Rodríguez, H.C., Virla, E.G., Ortiz, F., Rafael, J.A. (2013). Moscas cabezonas (Diptera: Pipunculidae) de Argentina. *Acta Zoológica Lilloana 57* (suplemento): 64–65.
- Rossini, L., Virla, E.G., Luft Albarracín, E., Van Nieuwenhove, G.A., Speranza, S. (2021). Evaluation of a physiologically based model to predict *Dalbulus maidis* (Hemiptera: Cicadellidae) occurrence in corn crops: validation in two different subtropical areas of South America. *Entomología Experimentalis et Applicata 169* (7): 597–609. DOI: 10.1111/eea.13066.
- Ruiz Posse, A., Fernández, F., Reyna, P., Nome, C., Torrico, A.K., Giménez Pecci, M.P., Rodríguez Pardina, P. (2023). First report of maize striate mosaic virus, a mastrevirus infecting *Zea mays* in Argentina. *New Disease Reports 47* (2): e12186. DOI: 10.1002/ndr2.12186.
- Sabato, E.O. (2018). Manejo do risco de enfezamentos e da cigarrinha no milho. Sete Lagoas/MG Brazil: Embrapa Milho e Sorgo; (Embrapa Milho e Sorgo, Comunicado Técnico, 226).
- Santana, P.A., Jr, Kumar, L., Da Silva, R.S., Pereira, J.L., Picanço, M.C. (2019). Assessing the impact of climate change on the worldwide distribution of *Dalbulus maidis* (DeLong) using MaxEnt. *Pest Management Science 75*: 2706–2715. DOI: 10.1002/ps.5379.
- Schetino Bastos, C., Cardoso Galvao, J.C., Coutinho Picanco, M., Gomes Pereira, P.R., Cecon, P.R. (2007). Nutrient content affecting *Spodoptera frugiperda* and *Dalbulus maidis* occurrence in corn. *Insect Science 14*:117–123.
- Summers, C., Stapleton, J. (2002). Management of corn leafhopper (Homoptera: Cicadellidae) and corn stunt disease in sweet corn using reflective mulch. *Journal of Economic Entomology 95*: 325–330.
- Summers, C., Newton, A., Smith, R. (2003). Evaluation of wheat straw mulch for management of the corn leafhopper and corn stunt disease in the San Joaquin Valley. *KAC Plant Protection Quarterly 13*: 1–8.
- Taylor, R.A., Nault, L.R., Styer, W.E. (1993) Experimental analysis of flight activity of three *Dalbulus* leafhoppers (Homoptera: Auchenorrhyncha) in relation to migration. *Annals of the Entomological Society of America 86*:655–667.
- Taylor, R.A., Nault, L.R., Styer, W.E., Cheng, Z.B. (1992). Computermonitored, 16 channel flight mill for recording the flight of leafhoppers (Homoptera Auche-

- norrhyncha). *Annals of the Entomological Society of America* 85 (5): 627–632.
- Tellez Robleto, J., Maes, J.M. (1992). La polyculture haricot-mais: élément de lutte intégrée contre *Dalbulus maidis* De Long & Wolcott (Homoptera: Jassidae). *Memoires de la Société Royale Belge d'Entomologie* 35: 477–479.
- Todd, J.L., Phelan, P.L., Nault, L.R. (1990a). Orientation of the leafhopper, *Dalbulus maidis* (Homoptera: Cicadellidae), to different wavelengths of reflected light. *Journal of Insect Behavior* 3 (4): 567–571.
- Todd, J.L., Harris, M.O., Nault, L.R. (1990b). Importance of color stimuli in host-finding by *Dalbulus* leafhoppers. *Entomología Experimentalis et Applicata* 54 (3): 245–255.
- Toffanelli, C.M., Bedendo, I.P. (2002). Efeito da populacao infetiva de *Dalbulus maidis* na producao de graos e no desenvolvimento de sintomas do enfezamento vermelho do milho. *Fitopatología Brasileira* 27: 82–86. DOI: 10.1590/S0100-4158200200 0100013.
- Toledo, A., Remes Lenicov, A.M.M. de, Lopez Lastra, C. (2007). Pathogenicity of fungal isolates (Ascomycota: Hypocreales) against *Peregrinus maidis*, *Delphacodes kuscheli* (Homoptera: Delphacidae), and *Dalbulus maidis* (Homoptera: Cicadellidae), vectors of corn diseases. *Mycopathologia* 163: 225–232.
- Triapitsyn, S.V., Rugman-Jones, P.F., Tretiakov, P.S., Luft Albarracín, E., Moya Raygoza, G., Querino, R.B. (2018). Molecular, morphological, and biological differentiation between *Anagrus virlai* sp. n., an egg parasitoid of the corn leafhopper *Dalbulus maidis* (Homoptera: Cicadellidae) in the New World, and *Anagrus incarnatus* from the Palaearctic Region (Hymenoptera: Mymaridae). *Neotropical Entomology* 48 (4): 1–11. DOI: 10.1007/s13744-018-0606-7.
- Triplehorn, B.W., Nault, L.R. (1985). Phylogenetic classification of the genus *Dalbulus* (Homoptera: Cicadellidae), and notes on the phylogeny of the Macrostelini. *Annals of the Entomological Society of America* 78: 291–315.
- Tsai, J.H. (1988). Bionomics of *Dalbulus maidis* (DeLong & Wolcott) a vector of mollicutes and virus (Homoptera: Cicadellidae), pp. 209–221. In *Mycoplasma Diseases of Crops: Basic and Applied Aspects*, Ed. Maramorosch, S. P. & Raychaudhuri, S. P. Springer Verlag, New York, 456 p.
- Tsai, J.H. (2008). Corn leafhopper, *Dalbulus maidis* (DeLong and Wolcott) (Homoptera: Cicadellidae), pp. 1072–1074. In J. L. Capinera (ed.), *Encyclopedia of entomology*. Springer, Dordrecht, The Netherlands.
- Tsai, J.H., Perrier, J.L. (1996). Morphology of the digestive and reproductive systems of *Dalbulus maidis* and *Graminella nigrifrons* (Homoptera: Cicadellidae). *The Florida Entomologist* 79 (4): 563–78. DOI: 10.2307/3496069.
- Valarezo, O., Intriago, M., Muñoz, X. (2013). Biología de la “chicharrita” *Dalbulus maidis* (Homoptera: Cicadellidae) y confirmación de su capacidad como vector del complejo viral de la Cinta Roja del maíz. *La Técnica* 9: 36–39.
- Van Nieuwenhove, G.A., Frias, E.A., Virla, E.G. (2016). Effects of temperature on the development, performance and fitness of the corn leafhopper, *D. maidis*; a vector of maize pathogens. *Agricultural & Forest Entomology* 18 (1): 1–10. DOI:

- 10.1111/afe.12118.
- Vega, F. (1989). A search for the natural enemies of *Dalbulus* species in Mexico: the importance of insitu conservation. *Bulletin of the Ecological Society of America* 70 (2): 286.
- Vilanova, E.S., Ramos, A., Souza de Oliveira, M.C., Esteves, M.B., Goncalves, M.C., Lopes, J.R. (2022). First report of a mastrevirus (Geminiviridae) transmitted by the corn leafhopper. *Plant Disease* 106 (5): 1330–1333
- Virla, E.G. (1999). Aportes preliminares acerca de la bionomía de *Paracentrobia subflava* (Hym.: Trichogrammatidae), parasitoide de homópteros Cicadeloideos Argentinos. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 58 (3-4): 17–22.
- Virla, E.G. (2001). Notes on the biology of *Anagrus breviphragma* (Hymenoptera: Mymaridae), natural enemy of the corn leafhopper *Dalbulus maidis* (Hemiptera: Cicadellidae) and other plant diseases vectors in South America. *Boletín de Sanidad Vegetal "Plagas"* 27 (2): 239–247.
- Virla, E.G. (2004). Biología de *Anagrus flaveolus* (Hymenoptera, Mymaridae), parasitoide del vector del "Mal de Río Cuarto del maíz", *Delphacodes kuscheli* (Hemiptera, Delphacidae). *Acta Zoológica Lilloana* 47 (1-2): 137–148.
- Virla, E.G., Luft Albarracín, E. (2012). Potencialidad de especies antagonistas en el manejo racional de poblaciones de vectores de enfermedades del maíz causadas por virus en Argentina. Cap.XI, 151–168. En Enfermedades del maíz producidas por virus y mollicutes en Argentina, M. Giménez Pecci, I. Laguna & S. Lenardon (Eds), Eds INTA Bs As. 200 pág.
- Virla, E.G., Olmi, M. (2007). Dryinid (Hymenoptera: Chrysidoidea) parasitoids of the Corn Leafhopper, *Dalbulus maidis* (DeLong & Wolcott) (Hemiptera: Cicadellidae), in Argentina, with description of the male of *Gonatopus moyaraygozai* Olmi. *Interciencia* 32 (12): 847–849.
- Virla, E.G., Casuso, M., Frias, E.A. (2010) A preliminary study on the effects of a transgenic corn event on the non-target pest *Dalbulus maidis* (Hemiptera: Cicadellidae). *Crop Protection* 29 (6): 635–638.
- Virla, E.G., Remes Lenicov, A.M.M. de, Paradell S.L. (1990). Presencia de *Dalbulus maidis* sobre maíz y teosinte en la República Argentina (Insecta, Homoptera, Cicadellidae). *Revista de la Facultad de Agronomía* 66/67: 2330.
- Virla, E.G., Paradell, S.L., Diez, P. (2003). Estudios bioecológicos sobre la chicharrita del maíz *Dalbulus maidis* (Insecta - Cicadellidae) en Tucumán (Argentina). *Boletín de Sanidad Vegetal "Plagas"* 29: 17–26.
- Virla, E.G., Moya-Raygoza, G., Rafael, J.A. (2009). First record of *Eudorylas schreiteri* (Shannon) (Diptera: Pipunculidae), as a parasitoid of the corn leafhopper (Hemiptera: Cicadellidae) in Argentina, with a table of Pipunculid-Host associations in the Neotropical Region. *Neotropical Entomology* 38 (1): 152–154.
- Virla, E.G., Casuso, M., Frias, E. (2010). A preliminary study on the effects of a transgenic corn event on the non-target pest *Dalbulus maidis* (Hemiptera: Cicadellidae). *Crop Protection* 29: 635-638.
- Virla, E.G., Espinosa, M.S., Moya-Raygoza, G. (2011). First hosts record for *Anteon pilicornis* (Ogloblin) (Hymenoptera: Dryinidae), a parasitoid of Cicadellidae, in-

- cluding the corn leafhopper (Hemiptera). *Neotropical Entomology* 40 (2): 285–287.
- Virla, E.G., Moya-Raygoza, G., Luft-Albarracín, E. (2013). Egg parasitoids of the corn leafhopper, *Dalbulus maidis*, in the southernmost area of its distribution range. *Journal of Insect Science* 13 (10): 1–7.
- Virla, E.G., Melo, M.C., Speranza, S. (2015). *Zelus obscuridorsis* (Stål, 1860) (Hemiptera: Reduviidae) as predator of the corn leafhopper (Hemiptera: Cicadellidae) in Argentina. *Insects* 6: 508–513. DOI: doi: 10.3390/insects6020508.
- Virla, E.G., Coll Aráoz, M.V., Luft Albarracín, E. (2021). Estimation of direct damage to maize seedlings by the corn leafhopper, *Dalbulus maidis* (Hemiptera: Cicadellidae), under different watering regimes. *Bulletin of Entomological Research* 111 (4): 438–444. DOI: 10.1017/S0007485321000079.
- Virla, E.G., Moya-Raygoza, G., Guglielmino, A. (2023). A review of the biology of the pincer wasps (Hymenoptera: Chrysidoidea: Dryinidae). *Austral Entomology* 62: 274–299. DOI: 10.1111/aen.12658.
- Virla, E.G., Díaz, C.G., Carpane, P., Laguna, I.G., Ramallo, J., Gerónimo Gómez, L., Giménez Pecci, M.P. (2004). Estimación preliminar de la disminución en la producción de maíz causada por el “Corn Stunt Spiroplasma” (CSS) en Tucumán, Argentina. *Boletín de Sanidad Vegetal “Plagas”* 30: 257–267.
- Virla, E.G., Luft Albarracín, E., Díaz, C., Van Nieuwenhoven, G.A., Fernández, F., Coll Aráoz, M.V., Melchert, N., Conci, L., Giménez Pecci, M.P. (2022). Bottom-up effect of nitrogen fertilization on the density of the corn leafhopper and its impact on both disease incidence and natural parasitism. *Journal of Pest Science* 96: 93–104. DOI: 10.1007/s10340-022-01500-9.
- Waloff, N., Thompson P. (1980). Census data and analysis of populations of some leafhoppers (Auchenorrhyncha: Homoptera) of acidic grassland. *Journal of Animal Ecology* 49: 395–416.
- Wang, L., Beissinger, T.M., Lorant, A., Ross-Ibarra, C., Ross-Ibarra, J., Hufford, M.B. (2017). The interplay of demography and selection during maize domestication and expansion. *Genome Biology* 18 (1): 215.
- Waquil J.M., Viana, P.A., Cruz, I., Santos, J.P. (1999). Aspectos da Biologia da Cigarrinha-do-Milho, *Dalbulus maidis* (DeLong & Wolcott) (Hemiptera: Cicadellidae). *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil* 28 (3): 413–420.
- Waquil, J.M. (1997). Amostragem e a Abundância de cigarrinhas e danos de *Dalbulus maidis* (DeLong & Wolcott) (Homoptera: Cicadellidae) em plântulas de milho. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil* 26: 27–33.
- Wayadande, A.C., Nault, L.R. (1993). Leafhopper probing behavior associated with maize chlorotic dwarf virus transmission to maize. *Phytopathology* 83: 522–526.
- Wayadande, A., Baker, G., Fletcher, J. (1997). Comparative ultrastructure of the salivary glands of two phytopathogen vectors, the beet leafhopper, *Circulifer tenellus* (Baker), and the corn leafhopper, *Dalbulus maidis* De Long & Wolcott (Homoptera: Cicadellidae). *International Journal of Insect Morphology & Embryology* 26 (2): 113–120.

