

Variabilidad de la forma corporal en poblaciones de *Delphacodes kuscheli* Fennah (Hemiptera: Delphacidae) a escala subregional

MARIANO P GRILLI  & ELIZABET ESTALLO


Centro de Relevamiento y Evaluación de Recursos Agrícolas y Naturales. Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina

RESUMEN. *Delphacodes kuscheli* (Hemiptera: Delphacidae) es vector del agente etiológico del Mal de Río Cuarto (MRC) del Maíz. Esta enfermedad viral es la que más pérdidas ocasiona en el cultivo del maíz en Argentina. El objetivo del presente trabajo fue analizar las diferencias morfológicas entre poblaciones dispersivas de *Delphacodes kuscheli* capturadas en diferentes regiones geográficas. Los insectos fueron colectados a lo largo de una transecta de 500 km en la principal región maicera de la Argentina. El muestreo se realizó durante la primavera y el verano de 1999 y 2000 mediante trampas pegajosas. En cada sitio de muestreo se colocaron tres trampas a 6 metros de altura sobre el nivel del suelo, las que se reemplazaron cada 7 días. Los datos obtenidos se procesaron mediante Análisis de Componentes Principales y Análisis de Función Discriminante. No se encontraron diferencias en el tamaño corporal entre los insectos colectados en los distintos sitios. Considerando todos los sitios de muestreo, sólo fue posible reasignar el 50% de los individuos al sitio del que fueran colectados. Cuando se consideraron los tres sitios ubicados en cada uno de los extremos y al centro de la transecta, se pudo clasificar correctamente el 75.53 y el 82.05% de los individuos para cada año. Se detectó una muy elevada discriminación temporal cuando se analizaron años diferentes. Estos resultados sugieren una estructuración espacial y temporal de las poblaciones de *Delphacodes kuscheli* y una muy elevada flexibilidad fenotípica de la especie. Se discuten las implicancias ecológicas del hallazgo.

[Palabras clave: morfometría, Delfácidos, fenotipo, análisis de función discriminante]

ABSTRACT. *Body shape variability in Delphacodes kuscheli Fennah (Hemiptera: Delphacidae) populations at a subregional scale:* *Delphacodes kuscheli* (Hemiptera: Delphacidae) is a vector of the ethiologic agent of the Río Cuarto Disease (RCD). This viral disease accounts for the most important production losses to maize due to pathogen infections. The objective of this work was to analyze the morphological variation between dispersive populations of *Delphacodes kuscheli* collected in different geographical regions. Insects were collected along a 500 km transect in the main maize production area of Argentina during the spring and summer of 1999 and 2000. There was no body size difference between insects collected in different places. When considering all the sampling stations, it was possible to assign the sampling station in which they were collected in the 50% of the individuals. When considering only the three sites in both extremes and middle of the transect, 75.53 and 82.05% of the individuals were correctly classified to the sampling stations from which they were collected. A very high temporal discrimination was also evident when the different years were considered. These results suggest a spatial and temporal structure of the populations and a very high phenotypic flexibility of the species. Ecological implications are discussed.

[Keywords: morphometrics, planthopper, phenotype, discriminant function analysis]

 Centro de Relevamiento y Evaluación de Recursos Agrícolas y Naturales. Facultad de Cs. Agropecuarias, Univ. Nac. de Córdoba. Av. Valparaíso s/n, CC 509 – 5000, Córdoba, Argentina. Tel. +54 351 4334105 Ext. 202. mgrilli@crean.agro.uncor.edu

Recibido: 12 de octubre de 2004; Fin de arbitraje: 17 de julio de 2006; Revisión recibida: 27 de julio de 2006; Segunda revisión recibida: 25 de septiembre de 2006; Aceptado: 17 de octubre de 2006

INTRODUCCIÓN

Entre las especies de Delphacidae (Hemiptera) de la Argentina, *Delphacodes kuscheli* (Fennah) es la más importante debido a su capacidad de transmitir lo que inicialmente se consideró como una variedad del Virus del Enanismo Rugoso del maíz (MRDV – RC) denominada Mal de Río Cuarto (Conci & Marzachi, datos no publ.).

D. kuscheli se desarrolla en diferentes pasturas naturales y cereales de invierno, principalmente en avena (*Avena sativa* L.) y trigo (*Secale cereale* L.) (Tesón et al. 1986; Virla & Remes Lenicov 1991; Ornaghi et al. 1993; Remes Lenicov & Virla 1993). Las poblaciones de esta especie están compuestas por individuos de dos formas alares: macrópteros (alas largas) que tienen la capacidad de volar, y braquípteros de alas cortas sin esta capacidad (Ornaghi et al. 1993). Las poblaciones muestran un claro patrón estacional, incrementándose desde octubre, alcanzando su pico máximo en diciembre para finalmente desaparecer en marzo o abril (Grilli & Gorla 1997). Las zonas con mayores abundancias promedio están asociadas con el uso y manejo de la tierra (Grilli & Gorla 1997; Grilli & Gorla 1998).

La morfometría es el estudio cuantitativo de la variación de las formas biológicas. Utilizando este método es posible cuantificar el tamaño y la forma de los organismos aplicando estadística multivariada (Pimentel 1979; Reyment et al. 1984; Bookstein et al. 1985; Dujardín 2000). La morfometría se caracteriza por la aplicación de métodos multivariados como el Análisis de Función Discriminante (AFD) o el Análisis de Componentes Principales (ACP) sobre los grupos en estudio. Las variables en general corresponden a medidas de longitud o de ancho de estructuras o de distancias entre hitos previamente definidos (Rohlf & Marcus 1993).

Con respecto a las aplicaciones prácticas, la morfometría es una herramienta que se puede utilizar en estudios descriptivos relacionados con cambios en poblaciones y entre organismos y cualquier otra variación basada en el tamaño y la forma de los individuos. Puede contribuir en estudios de tipo biológico como las relaciones filogenéticas, fenómenos de

especiación, estructuras de poblaciones, cambios asociados a la domesticación, reinfestaciones y migraciones (Dujardin et al. 1999). Adicionalmente puede ser usada para poner a prueba hipótesis referidas a la diferenciación de poblaciones locales en el marco de una distribución geográfica más amplia de la especie, utilizando morfómetros como marcadores de la población con el fin de analizar su origen (Haas & Tolley 1998; Dujardin 2000).

Existen evidencias que señalan la marcada plasticidad fenotípica de los homópteros. Por ejemplo, Claridge & Gillham (1992) encontraron que en ciertos grupos la variabilidad morfométrica de los adultos depende de la planta de la que se alimentaron esos individuos en su etapa ninfal, mientras que Gorur et al. (2005) pudieron determinar que distintos genotipos de *Aphis fabae* (Aphidae) mostraron una variabilidad significativa en sus fenotipos dependiendo de la especie vegetal hospedadora. Esta plasticidad fenotípica puede ser considerada como una adaptación de estos grupos a ambientes heterogéneos e inestables como los son los sistemas agrícolas con alta intervención humana presentes en núcleo de la pampa húmeda.

Considerando que en numerosos grupos de insectos la morfología se ve claramente modulada por factores ecológicos, es posible asumir que estos mismos factores pueden producir morfologías divergentes en una misma especie (Dujardin et al. 1999). Un ambiente heterogéneo puede representar una presión de selección a favor de genotipos que permitan una variabilidad fenotípica adaptable a los distintos ambientes, lo que se traduciría en una ventaja competitiva a largo plazo (Zhivotovsky et al. 1996; West-Eberhard 2003). Teniendo en cuenta estos puntos, se planteó como objetivo del presente trabajo la determinación de la variabilidad fenotípica mediante técnicas de morfometría tradicional en poblaciones locales de *Delphacodes kuscheli* en un área de alta intervención agrícola como lo es el núcleo maicero de la Argentina.

MÉTODOS

Los insectos fueron colectados a lo largo de una transecta de 500 km con un extremo al

oeste en Río Cuarto (en el área endémica del Mal de Río Cuarto), y el otro al este en Pergamino (región no endémica). El muestreo de los insectos se realizó mediante trampas pegajosas a 6 metros de altura (Grilli & Gorla 1997), en nueve sitios de muestreo separados por 50 km entre si (Fig.1) durante la primavera

y el verano de 1999 y 2000. Cada trampa consistía en un cilindro de metal envuelto de un film plástico cubierto con grasa mineral como adhesivo. El film plástico fue reemplazado por uno nuevo en cada fecha de muestreo y transportados al laboratorio, donde los especímenes de *D. kuscheli* fueron identificados

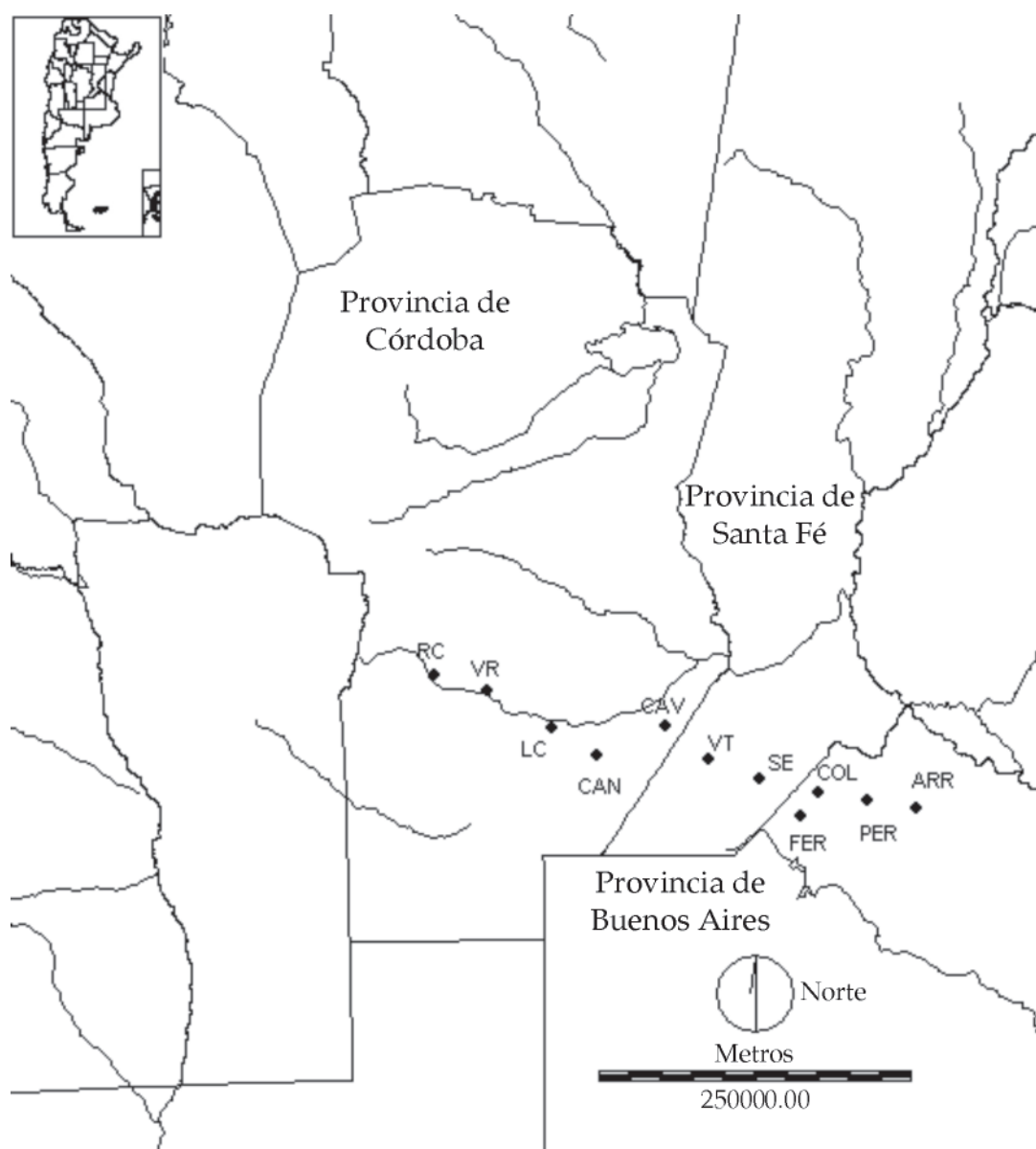


Figura 1. Área de estudio. Sitios de Muestreo: Río Cuarto (RC), Villa Reducción (VR), La Carlota (LC), Canals (CAN), Cávanagh (CAV), Venado Tuerto (VT), Santa Emilia (SE), Ferré (FER), Colón (COL), Pergamino (PER) y Arrecifes (ARR).

Figure 1. Study area. Sampling stations: Río Cuarto (RC), Villa Reducción (VR), La Carlota (LC), Canals (CAN), Cávanagh (CAV), Venado Tuerto (VT), Santa Emilia (SE), Ferré (FER), Colón (COL), Pergamino (PER) y Arrecifes (ARR).

según Remes Lenicov & Virla (1993). En cada sitio de muestreo, se colocaron tres trampas separadas 100 metros entre sí. El método de captura empleado permite colectar individuos dispersivos provenientes de parches de hábitat en un área de varios km alrededor de la trampa.

El análisis morfométrico se realizó sobre el primer par de alas (largo de venas alares) y patas (largo del trocánter, fémur, tibia, 1°, 2° y

3° tarsos). Se midieron 11 caracteres variables en el primer par de alas y seis en los tres pares de patas de 260 individuos colectados durante 1999 y 78 colectados durante el año 2000 (Fig. 2 y 3). El total de individuos se agrupó por sitio de colección y por año. Cada una de las partes del cuerpo fue separada y montada sobre portaobjetos de manera individual. Las mediciones se realizaron utilizando una cámara digital de video (3CCD Sony color video cam-

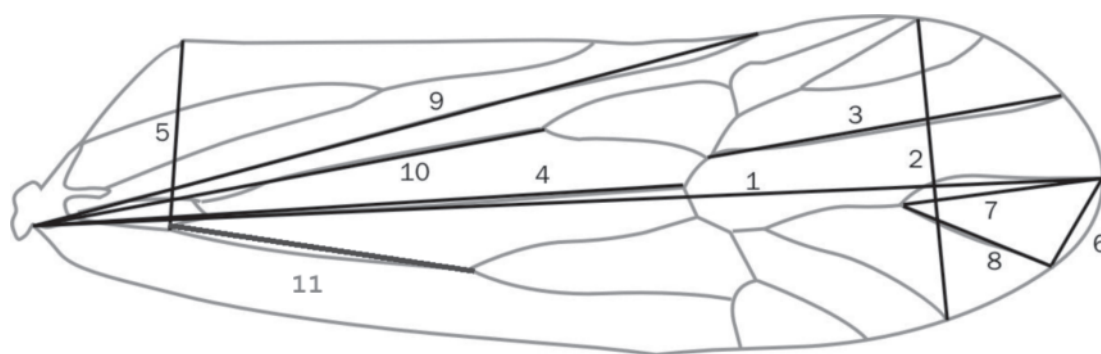


Figura 2. Ala de *Delphacodes kuscheli* mostrando los caracteres medidos: 1 (A1), 2 (A2), 3 (A3), 4 (A4), 5 (A5), 6 (A6), 7 (A7), 8 (A8), 9 (A9), 10 (A10), 11 (A11).

Figure 2. *Delphacodes kuscheli* fore-wing showing the measured characters: 1 (A1), 2 (A2), 3 (A3), 4 (A4), 5 (A5), 6 (A6), 7 (A7), 8 (A8), 9 (A9), 10 (A10), 11 (A11).

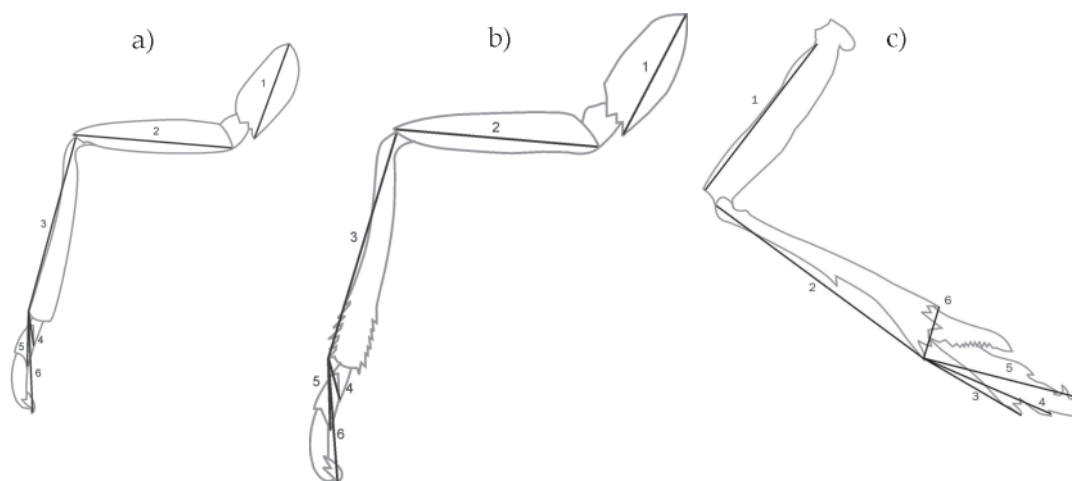


Figura 3. a) Variables medidas en la pata protorácica de *Delphacodes kuscheli*: P11 (1), P12 (2), P13 (3), P14 (4), P15 (5) y P16 (6). b) Variables medidas en la pata mesotorácica de *Delphacodes kuscheli*: P21 (1), P22 (2), P23 (3), P24 (4), P25 (5) y P26 (6). c) Variables medidas en la pata metatorácica de *Delphacodes kuscheli*: P31 (1), P32 (2), P34 (3), P35 (5), y P36 (6).

Figure 3. a) Measured variables on *Delphacodes kuscheli* prothoracic leg: P11 (1), P12 (2), P13 (3), P14 (4), P15 (5) and P16 (6). b) Measured variables on *Delphacodes kuscheli* mesothoracic leg: P21 (1), P22 (2), P23 (3), P24 (4), P25 (5) and P26 (6). c) Measured variables on *Delphacodes kuscheli* methathoracic leg: P31 (1), P32 (2), P34 (3), P35 (5), and P36 (6).

era) conectada a un microscopio con un software de captura de imágenes (Leica Qwin Lida®).

El Análisis de Componentes Principales (ACP) es una técnica de reducción de la dimensión y de exploración de datos (Footitt & Sorensen 1992). Cuando se aplica en morfometría de insectos, el primer componente principal (CP1) separa a los individuos en función de su tamaño, ya que el tamaño, si la diferencia existe, sería la máxima fuente de variación. En este caso, el CP1 puede convertirse en un estimador generalmente confiable del "tamaño global", es decir el tamaño representado por todas las variables utilizadas para el análisis (Dujardin 2000). Es importante detallar que en este caso, el CP1 no hace distinción entre diferencias de tamaño debidas a diferencias de crecimiento o a diferencias evolutivas, pero solo si su contribución a la variación de los individuos es mayor al 50% (Dujardin 2000).

El efecto del tamaño del cuerpo fue considerado sometiendo a todos los grupos a un ACP, ya que las diferencias en el tamaño del cuerpo pueden enmascarar verdaderas diferencias de forma en las partes del cuerpo que fueron medidas (Dujardin 2000).

La mayor discriminación entre las subpoblaciones fue estimada mediante Análisis de Función Discriminante (AFD) de a pasos ("stepwise") utilizando todas las mediciones de las patas y de las alas (Figs. 2 y 3).

El AFD se aplicó para detectar variaciones fenotípicas en las muestras. Este análisis se realizó considerando los datos de dos modos diferentes. En un primer análisis, se compararon la totalidad de los datos colectados en los nueve sitios de muestreo durante cada año. En un segundo análisis, con el objeto de maximizar las diferencias geográficas, se consideraron sólo los individuos de tres sitios, los extremos y el punto medio de la transecta (Río Cuarto, Cavanagh y Pergamino) (Fig. 1). Los datos de estos tres sitios fueron analizados considerando tres enfoques: 1) los sitios fueron comparados cada año, 2) los sitios fueron agrupados independientemente del año de colección, y 3) los sitios fueron considerados como un solo grupo por año para determinar la existencia de un "efecto año". Se utilizó el

estadístico Lambda de Wilks para determinar la significación estadística de la potencia discriminatoria del modelo (StatSoft 2000).

RESULTADOS

No se observaron variaciones en el tamaño de los individuos entre los nueve grupos geográficos. La primera Componente Principal explicó sólo el 18 y 19% de la variación total para las muestras de 1999 y 2000 respectivamente, descartando la posibilidad de que variaciones en el tamaño del cuerpo pudieran enmascarar cualquier patrón en la forma presente en las muestras.

El AFD para la campaña 1999 incluyó a las variables *A1, A2, A6, A9, A10, P11, P12, P13, P22, P23, P24, P25, P26, P32, P36* (Figs. 2 y 3) en el modelo. El mismo análisis para el año 2000 incluyó a las variables *A1, A4, A9, P12, P13, P16, P21, P32, P34, P36* (Figs. 2 y 3).

Considerando los datos colectados en todas las estaciones de muestreo, el modelo clasificó correctamente el 50.2 y 50.0% de los casos para el año 1999 y 2000, con el 74.4 y 85.8% de la variación acumulada explicada por las tres primeras funciones discriminantes (Tabla 1). En ambos años el Lambda de Wilks fue altamente significativo.

Utilizando los datos de los sitios Río Cuarto, Cavanagh y Pergamino, el modelo clasificó correctamente el 75.53 y el 82.05% de los casos para 1999 y 2000, con el 100% de la variabilidad explicada (Lambda de Wilks significativo) (Tabla 1). En este caso fue posible discriminar parcialmente los sitios mediante las dos primeras funciones discriminantes (Figs. 4 y 5). El fémur de la primera pata (*P12*) y una medida parcial del largo del ala (*A9*) fueron las variables con el mayor peso en la primera función discriminante. Estas variables también estuvieron presentes cuando se consideró el dominio espacial.

La discriminación sobre el primer eje separó a los individuos dependiendo del año en el que se realizó la captura (1999 o 2000) con el 64.66% de los casos correctamente clasificados y el 81.77% de la variabilidad explicada por las primeras tres funciones discriminantes

Tabla 1. Análisis de Función Discriminante. Todos los Lambda de Wilks son significativos (*: $p < 0.001$); indican diferencias entre medias de grupos.

Table 1. Discriminant Function Analysis. All Wilks' Lambda are significant (*: $p < 0.001$); indicate differences between group means.

Análisis	Lambda de Wilks	Tasa aparente de clasificación correcta (%)	% de Variación Explicada	Variable de Mayor Peso en el Modelo
1999 todos los sitios	0.239 *	50.19	74.40	P23, P12
2000 todos los sitios	0.183 *	50.0	85.778	A9, P32, P12
1999 RC-CAV-PER	0.388 *	75.53	100	P12, A9
2000 RC-CAV-PER	0.205 *	82.05	100	A4, A9
1999 y 2000 RC-CAV-PER	0.122 *	64.66	81.77	P12, P23
1999 y 2000	0.391 *	92.48	100	P12, P23

(Tabla 1 y Fig. 6). Cuando cada año se consideró como la variable de agrupamiento, las funciones discriminantes fueron más eficientes, con el 92.4% de los casos correctamente clasificados (Lambda de Wilks significativo) (Tabla 1). En este caso sólo el fémur de la primera pata (P12) fue relevante cuando se consideró la discriminación de los fenotipos.

DISCUSIÓN

Existen diferencias morfométricas mensurables entre las poblaciones de *D. kuscheli* separadas tanto en el espacio como en el tiempo. Las variaciones geográficas de los fenotipos no se deben a diferencias en el tamaño de los individuos. El ACP mostró que la primera componente no corresponde a una variable de tamaño global (Dujardín 2000). Esta evidencia descarta la posibilidad de que el tamaño pueda enmascarar patrones definidos por variaciones morfométricas detectables mediante AFD.

Muchas especies muestran variaciones geográficas en sus fenotipos (Mayr 1963). Esta variabilidad fenotípica se expresa algunas veces como adaptaciones de las poblaciones al ambiente en el cual la población se desarrolla (Ricklefs & Miles 1994), pero por lo general las poblaciones comparadas provienen de sitios muy distantes entre sí (Haas & Tolley 1998; Solano et al. 1999), y se encuentran afectadas por factores ambientales muy diferentes.

En nuestro caso de estudio, nos encontramos con tres situaciones particulares. En primer

lugar, si consideramos todos los sitios de muestreo, sólo el 50% de los casos fueron asignados al sitio de muestreo del que los individuos fueron colectados (ambos años) (Tabla 1). Si recordamos que los sitios de muestreo estaban sólo a unos 50 km de distancia entre sí, y que los delfácidos tienen una reconocida capacidad de dispersión (Denno & Roderick 1990), una posible explicación de estos resultados sería que las poblaciones de dispersivos de distintos sitios estuvieran mezclándose entre sí.

Cuando se analizan los tres sitios de muestreo más alejados (Fig. 4; Tabla 1), se puede observar que la diferenciación es más evidente, con el 75.5 y 82% de los casos correctamente asignados a los sitios de los cuales estos individuos fueron colectados. En otras palabras, los individuos de estos sitios serían lo suficientemente diferentes como para poder distinguir su procedencia a partir de su forma.

Finalmente, se observó una diferenciación temporal de los fenotipos de los insectos. Los individuos colectados cada año son fenotípicamente más parecidos entre sí que los colectados en el mismo sitio en los distintos años (Fig. 5; Tabla 1).

La variación de los fenotipos puede ser explicada por cambios en el hábitat de un año al siguiente. Las características del hábitat, como la abundancia de especies hospedadoras, pueden tener efecto en la estructuración geográfica de las poblaciones de insectos (McCauley 1991, 1993; Wade & McCauley 1998).

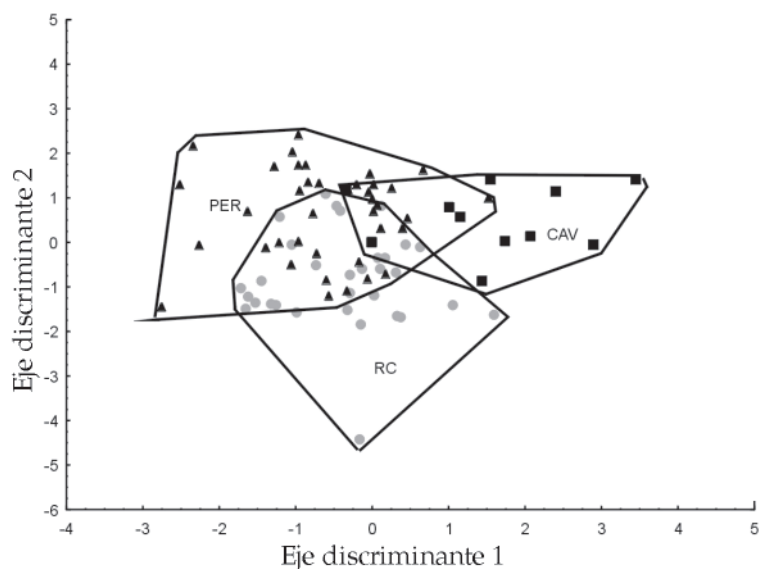


Figura 4. Análisis de Función Discriminante. Eje discriminante 2 vs. Eje discriminante 1 de los sitios ubicados en ambos extremos y al medio de la transecta (●) RC, Río Cuarto; (■) CAV, Cávanagh y (▲) PER, Pergamino muestreados durante 1999.

Figure 4. Discriminant Function Analysis. Discriminant axis 2 vs. Discriminant axis 1 of the very extreme sites of the transect (●) RC, Río Cuarto; (■) CAV, Cávanagh and (▲) PER, Pergamino sampled during 1999.

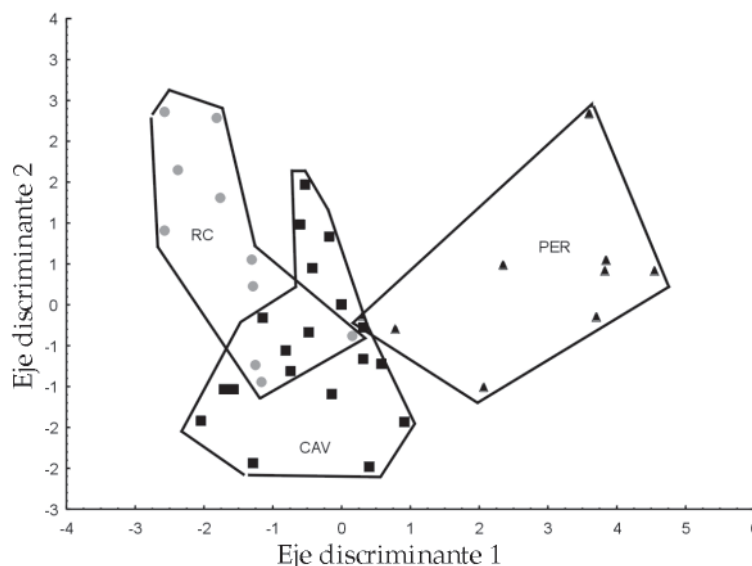


Figura 5. Análisis de Función Discriminante. Eje discriminante 2 vs. Eje discriminante 1 de los sitios ubicados en ambos extremos y al medio de la transecta (●) RC, Río Cuarto; (■) CAV, Cávanagh y (▲) PER, Pergamino muestreados durante 2000.

Figure 5. Discriminant Function Analysis. Discriminant axis 2 vs. Discriminant axis 1 of the sites located at the extreme of the transect; (●) RC, Río Cuarto; (■) CAV, Cávanagh and (▲) PER, Pergamino sampled during 2000.

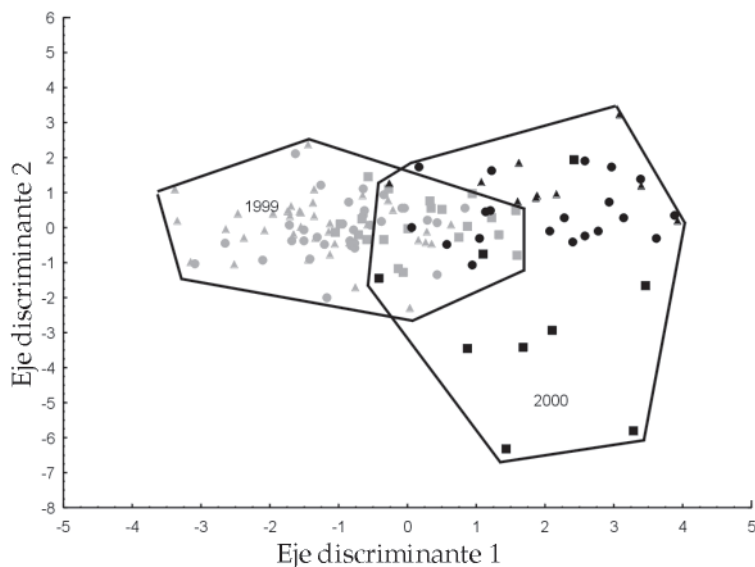


Figura 6. Análisis de Función Discriminante. Eje discriminante 2 vs. Eje discriminante 1 de sitios ubicados en ambos extremos y al medio de la transecta (▲ 1999; ▲ 2000) RC, Río Cuarto; (■ 1999; ■ 2000) CAV, Cavanaugh y (● 1999; ● 2000) PER, Pergamino para los dos años analizados de manera conjunta.

Figure 6. Discriminant Function Analysis. Discriminant axis 2 vs. Discriminant axis 1 of the very extreme sites of the transect (▲ 1999; ▲ 2000) RC, Río Cuarto ; (■ 1999; ■ 2000) CAV, Cavanaugh and (● 1999; ● 2000) PER, Pergamino for both years analysed jointly.

En los delfácidos, la forma del ala está determinada por una "llave" (switch) de desarrollo que responde a señales ambientales (Denno & Roderick 1990; Denno et al. 1991). Esta capacidad de determinar la forma del ala es sumamente importante para que los delfácidos puedan escapar desde un hospedador que se deteriora hacia un nuevo hospedador. La sensibilidad de esta "llave" está bajo un control poligénico (Kisimoto 1981; Iwanaga et al. 1987). Entre las señales ambientales a las que hacemos referencia y que tienen efecto sobre la forma del ala podemos nombrar el hacinamiento, la condición del hospedador, la temperatura y el fotoperíodo (Denno et al. 1986; Iwanaga et al. 1987). Cualquiera de estas condiciones ambientales puede cambiar de un año a otro, y aún más si sumamos la abundancia relativa de hospedadores de mejor o peor calidad de un año al siguiente o de un sitio a otro.

La manera en que los productores agrícolas modifican el paisaje varía modificando la proporción de parches de hábitat favorables y desfavorables. A pesar de que las pasturas y cereales de invierno son los principales

hospedadores de *D. kuscheli* (Grilli & Gorla 1998; Remes Lenicov et al. 1999), esta especie, como otros delfácidos, puede usar hospedadores alternativos como las pasturas naturales (Remes Lenicov et al. 1999). El efecto de la presencia y abundancia relativa de distintas plantas hospedadoras sobre los fenotipos de *D. kuscheli* puede fundamentarse a partir de la abundancia relativa en las poblaciones dispersivas de individuos criados en hospedadores de diferente calidad. Debido a que la proporción de estas plantas cambia en el espacio y en el tiempo, las abundancias relativas de los diferentes fenotipos cambiarán también. Estudios en otras especies de delfácidos concluyen que las diferencias morfométricas no representan diferencias genéticas importantes, pero que están principalmente inducidas por factores ambientales relacionados con el hospedador (Saxena & Rueda 1982; Claridge et al. 1984). Éste bien podría ser el caso de *D. kuscheli*, especie adaptada a ambientes inestables (Grilli & Gorla 2002).

Entre todas las especies de delfácidos que se encuentran en el área central de la Argentina, *D. kuscheli* se presenta como el que tiene mayor

capacidad de dispersión mediante un mecanismo independiente de la densidad (Grilli & Gorla 1999).

Este estudio muestra que el análisis morfométrico de caracteres corporales permite discriminar entre grupos geográficos de *D. kuscheli*. Estos caracteres corporales son muy variables y pueden cambiar de un año al otro, mostrando la particular flexibilidad fenotípica de esta especie.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se realizó con el apoyo económico del Fondo Nacional de Ciencia y Técnica, FONCYT 01-00000-00905 en las instalaciones del CRILAR – CONICET y BID 1201/OC – AR PICT 08-12497 en el Crean de la Facultad de Ciencias Agropecuarias de la Universidad Nacional de Córdoba. Queremos expresar nuestro especial agradecimiento al Dr. D. Gorla por sugerirnos la idea del enfoque morfométrico de este trabajo, a R. Giménez por realizar el montaje de los individuos, a A. Barbeito por los dibujos y a dos árbitros anónimos que aportaron comentarios muy valiosos que permitieron mejorar sustancialmente este manuscrito.

BIBLIOGRAFÍA

- BOOKSTEIN, FL; B CHERNOFF; RL ELDER; JM HUMPHRIES; GR SMITH ET AL. 1985. *Morphometrics in Evolutionary Biology: the Geometry of Size and Shape Change, with Examples from Fishes*. Academy of Natural Sciences of Philadelphia. Philadelphia, USA.
- CLARIDGE, MF; J DEN HOLLANDER & D HASLAM. 1984. The significance of morphometric and fecundity differences between the 'biotypes' of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. *Entomol. Exp. Appl.*, **36**:107-114.
- CLARIDGE, MF & MC GILLHAM. 1992. Variation in population of leafhoppers and planthoppers (Auchenorrhyncha): Biotypes and biological species. Pp. 241-276 in: JT Sorensen & R Foottit (eds). *Ordination in the study of morphology, evolution and systematics of insects*. Elsevier. Amsterdam.
- DENNO, RF; LW DOUGLASS & D JACOBS. 1986. Effects of crowding and host plant nutrition on a wing dimorphic planthopper. *Ecology*, **67**: 116-123.
- DENNO, RF & GK RODERICK. 1990. Population Biology of Planthoppers. *Annu. Rev. Entomol.*, **35**:489-520.
- DENNO, RF; GK RODERICK; KL OLMSTEAD & HG DÖBEL. 1991. Density related migration in planthoppers (Homoptera: Delphacidae): the role of habitat persistence. *The Am. Nat.*, **138**:1513 – 1541.
- DUJARDÍN, JP. 2000. Introducción a la morfometría con énfasis en Triatominae y Phlebotominae. IRD (Institut de Recherches pour le Développement, Paris, France).
- DUJARDIN, JP; P PANZERA & CJ SCHOFIELD. 1999. Triatominae as a Model of Morphological Plasticity under Ecological Pressure. *Mem I Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro*, **94**:223-228.
- FOOTTIT, GR & JT SORENSEN. 1992. Ordination Methods: Their Contrast to Clustering and Cladistic Techniques. Pp. 1-10 in: JT Sorensen & R Foottit (eds). *Ordination in the study of morphology, evolution and systematics of insects*. Elsevier. Amsterdam.
- GORUR, G; C LOMONACO & A MACKENZIE. 2005. Phenotypic plasticity in host-plant specialisation in *Aphis fabae*. *Ecol. Entomol.*, **30**:657–664.
- GRILLI, MP & DE GORLA. 1998. The effect of agroecosystem management on the abundance of *Delphacodes kuscheli* (Homoptera: Delphacidae), vector of the Maize Rough Dwarf virus, in central Argentina. *Maydica*, **43**: 77-82.
- GRILLI, MP & DE GORLA. 1999. The distribution and abundance of Delphacidae (Homoptera) in central Argentina. *J. Appl. Ent.*, **123**:13–21.
- GRILLI, MP & DE GORLA. 2002. Variación geográfica de la abundancia poblacional de *Delphacodes kuscheli* (Fennah) en la región central de Argentina. *Ecol. Austral*, **12**:187-195.
- HAAS, HL & KA TOLLEY. 1998. Geographic variation of wing morphology in three Eurasian populations of the fruit fly, *Drosophila lummei*. *J. Zool. Lond.*, **245**:197–203.
- IWANAGA, K; F NAKASUJI & S TOJO. 1987. Wing dimorphism in Japanese and foreign strains in the brown planthopper *Nilaparvata lugens*. *Jpn. J. Appl. Entomol. Z.*, **7**:45– 48.
- KISIMOTO, R. 1981. Development, behaviour, population dynamics and control of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stal). *Rev. Plant Prot. Res.*, **14**:26-58.
- MARCH, G; M BALZARINI; J ORNAGHI; JY BEVIACQUA & A MARINELLI. 1995. Predictive model for "Mal de Río Cuarto" disease intensity. *Plant Dis.*, **79**:1051-1053.
- MAYR, E. 1963. *Animal species and evolution*. The Belknap Press. Cambridge, UK.
- MCCAULEY, DE. 1991. The effect of host plant size variation on the population structure of specialist herbivore insect, *Tetraopes tetraoptalmus*.

- Evolution*, **45**:1675-1684.
- MCCAULEY, DE. 1993. Gene flow distances in natural population of *Tetraopes tetraophthalmus*. *Evolution*, **37**:1239-1246.
- ORNAGHI, J; G BOITO; G SANCHEZ; G MARCH & J BEVIACQUA. 1993. Studies on the population of *Delphacodes kuscheli* Fennah in different years and agricultural areas. *J. Gen. Breed.* **47**: 227-282.
- PIMENTEL, RA. 1979. *Morphometrics: The Multivariate Analysis of Biological Data*. Kendall/Hunt Publishing Co. Dubuque, IA.
- REMES LENICOV, AM; IG LAGUNA; P RODRIGUEZ PARDINA; R MARIANI; E VIRLA ET AL. 1999. Diagnóstico del virus del "Mal de Río Cuarto" y sus vectores en maíz en Argentina. *Manejo Integrado de Plagas*, **51**:36-46.
- REMES LENICOV, AM & E VIRLA. 1999. Delfácidos asociados al cultivo de maíz en la República Argentina. (Insecta – Homoptera – Delphacidae). *Revista de la Facultad de Agronomía, La Plata*, **104**:1-15.
- REYMENT, RA; RE BLACKITH & NA CAMPBELL. 1984. *Multivariate Morphometrics*. 2nd edn. Academic Press. New York, USA.
- RICKLEFS, RE & DB MILES. 1994. Ecological and evolutionary inferences from morphology. Pp. 13-41 in: *Ecological morphology, integrative organismal biology*. PC Wainwright & SM Reilly (eds). The University of Chicago Press. Chicago, USA.
- ROHLF, FJ & LF MARCUS. 1993. A revolution in morphometrics. *Trends Ecol. Evol.*, **8**:129-132.
- SAXENA, RC & LM RUEDA. 1982. Morphological variations among three biotypes of the brown planthopper *Nilaparvata lugens* in the Philippines. *Insect Sc. and Appl.*, **3**:193-210.
- Solano, P; S De La Rocque; D Cuisance; B Geofroy; T De Meeus et al. 1999. Intraespecific variability in natural populations of *Glossina palpalis gambiensis* from West Africa, revealed by genetic and morphometric analysis. *Med. Vet. Entomol.*, **13**:401- 407.
- StatSoft, INC. 2000: *STATISTICA for Windows*. Tulsa, OK.
- TESÓN, A; A REMES LENICOV; E DAGOBERTO & S PARADEL. 1986. Estudio de las poblaciones de delfácido sobre maíz, avena y malezas circundantes. (Homoptera, Fulgoridae). *Gaceta Agronómica*, **7**: 507-517.
- VIRLA, EG & AM REMES LENICOV. 1991. Ciclo de vida de *Delphacodes kuscheli* sobre diferentes hospedantes en condiciones de laboratorio. Pp. 104-111 en: INTA (ed.). *Proceedings del Primer Taller Argentino sobre Mal de Río Cuarto*. Pergamino, Buenos Aires.
- WADE, MJ & DE MCCAULEY. 1998. Extinction and colonization: their effects on the genetic differentiation of local populations. *Evolution*, **42**:995-1005.
- WEST-EBERHARD, MJ. 2003. *Developmental Plasticity and Evolution*. Oxford University Press. Oxford, UK.
- ZHIVOTOVSKY, LA; MW FELDMAN & A BERGMAN. 1996. On the evolution of phenotypic plasticity in a spatially heterogeneous environment. *Evolution* **50**:547-558.