



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA  
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

DEMOGRAFIA Y MOVILIDAD DE *Sphenarium purpurascens*  
(ORTHOPTERA: PYRGOMORPHIDAE) EN LA RESERVA DEL  
PEDREGAL DE SAN ANGEL, D.F. (MEXICO).

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

**B I O L O G O**

P R E S E N T A ;

**EDGAR CAMACHO CASTILLO**



DIRECTOR DE TESIS: DR. ZENON CANO SANTANA

1999

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

269964



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

M. en C. Virginia Abrín Batule  
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la  
Facultad de Ciencias  
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis: Demografía y Movilidad de Sphenarium purpurascens (Orthoptera: Pyrgomorphidae) en la Reserva del Pedregal de San Ángel, D.F. (México).

realizado por Camacho Castillo Edgar

con número de cuenta 8922419-7 , pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis  
Propietario

Dr. Zenón Cano Santana

Propietario

M. en C. Alicia Callejas Chavero

Propietario

BIOL. Sergio López Mendoza

*Sergio Lopez Mendoza*

Suplente

M. en C. Leticia Rios Casanova

*Leticia Rios Casanova*  
FACULTAD DE CIENCIAS

Suplente

BIOL. Efraín Tovar Sanchez

*Efraín Tovar Sanchez*  
U.N.A.M.

Consejo Departamental de Biología

*Edna María Suárez*

Dra. Edna María Suárez DEPARTAMENTO  
DE BIOLOGÍA



## **Agradecimientos**

Quiero agradecer a mi asesor Zenón Cano Santana, por su gran ayuda para alcanzar mi objetivo, además de ser un gran amigo, quien estuvo dispuesto a atenderme en cualquier momento.

A mis revisores: M. en C. Alicia Callejas Chavero, Biól. Sergio López Mendoza, M.en C. Leticia Ríos Casanova y Biól. Efraín Tovar Sánchez, quienes enriquecieron este trabajo a través de sus críticas y comentarios.

Al CONACyT, de quien recibí el apoyo económico a través de una beca, así como de apoyo a través del material necesario para concluir esta tesis.

A todos los pedregaleros, quienes me ayudaron en todo el trabajo campo.

Al laboratorio de Ecología, que me permitió toda su infraestructura para realizar todos los ensayos experimentales.

## Indice

I. Introducción.....	1
II. Objetivos e Hipótesis.....	15
III. Historia Natural de <i>Sphenarium purpurascens</i> .....	17
IV. Sitio de Estudio.....	19
V. Materiales y Métodos.....	21
VI. Resultados.....	27
VII. Discusión.....	47
VIII. Literatura Citada.....	60

## I. INTRODUCCIÓN

### 1.1. Importancia de los acridoideos<sup>s</sup> en las comunidades naturales

Los herbívoros tienen un papel central en la dinámica de las comunidades. Pueden afectar las características de la comunidad vegetal, como son la riqueza específica y la abundancia relativa de las especies (Crawley, 1983). Un grupo de insectos herbívoros muy importante son los acridoideos, que incluye langostas y saltamontes y chapulines, entre otros. Su importancia radica en que presentan una amplia distribución geográfica (Parmenter *et al.*, 1991), los altos niveles de daño que ocasiona a las plantas (Smalley, 1960), su gran densidad y biomasa (Kaushal y Joshi, 1991), y por el papel importante que juegan sus poblaciones en el ciclo de nutrientes del ecosistema cuando herbívoros de gran tamaño están ausentes en la comunidad (Parmenter *et al.*, 1991). Además de lo anterior, se conoce que los chapulines sirven como dispersores de esporas de hongos micorrízicos, importantes en el desarrollo de numerosas especies de plantas (Ponder, 1980, Warner *et al.*, 1987).

Por otro lado, los acridoideos son importantes desde el punto de vista económico, ya que muchas especies llegan a ser importantes plagas de varios tipos de cultivos en todo el mundo. Una de las plagas más relevantes a nivel mundial ha sido la de *Schistocerca gregaria gregaria*, que de 1939 a 1963 ha llegado a ocupar un área de 13.6 millones de km<sup>2</sup> en África y en el Sureste de Asia (Uvarov, 1977). *Chortoicetes terminifera*, por su parte, fue una plaga importante de Australia durante los años setentas (Farrow, 1982a,b). Del mismo modo, *Zonocerus variegatus* se ha considerado de importancia económica en Nigeria (Chapman y Page, 1979). Por otro lado, los géneros *Sphenarium* y *Prospheana* han sido considerados como los únicos pirgomórfidos de importancia económica, ya ocasionan daños a importantes cultivos en América (Kevan, 1977)

Finalmente, en México se ha destacado la importancia de *Melanoplus femurrubrum* y *M. differentialis* como importantes plagas de alfalfa, algodón, maíz, trigo y pastos (MacGregor y Gutiérrez, 1983) y a *Sphenarium purpurascens* y *M. mexicanus* como plagas de alfalfa, naranjo y tabaco, entre otros cultivos (Kevan, 1977).

Los acridoideos son un grupo de insectos herbívoros que por ser paurometábolos, pasan a través de su ciclo de vida por cuatro a seis estadios ninfales antes de llegar a su etapa adulta (Chapman, 1976; Brown, 1990). El ciclo de vida de los acridoideos está estrechamente ligado a los ciclos anuales del clima y la vegetación (Uvarov, 1977). Uno de los tipos de ciclo de vida de los chapulines, es el univoltino, que se caracteriza por presentar una sola generación al año. El ciclo univoltino es característico de los acridoideos que habitan las regiones con estacionalidad marcada (Uvarov, 1977). La estación del año en la que ocurre la oviposición de los huevos, el momento de la emergencia de las ninfas y de los adultos, y la duración de cada estadio varía dependiendo de la especie y las condiciones ambientales (Uvarov, 1977; Brown, 1990).

## **1.2. Factores que determinan la dinámica poblacional de los insectos herbívoros**

La ecología de poblaciones trata de explicar las causas que originan los cambios en las poblaciones, basándose en la sobrevivencia, la reproducción, la emigración e inmigración, así como su distribución y abundancia (Krebs, 1985). Dentro de la ecología de poblaciones, la demografía es una herramienta que permite analizar, entre otros aspectos, los patrones de crecimiento de la población, la sobrevivencia y el movimiento; dicho análisis es importante para entender la dinámica de las poblaciones (Price, 1984).

El estudio de la dinámica de poblaciones de insectos ha alcanzado un gran desarrollo lo cual se debe a su facilidad para manejarlos en el laboratorio, lo que permite obtener información en corto tiempo, y promueve interés por conocer la ecología de poblaciones de especies de gran importancia económica y médica (Varley *et al.*, 1973).

Los factores que determinan el comportamiento de las poblaciones de acridoideos son muy variados y se relacionan de una forma muy compleja, entre ellos se encuentran: (a) el clima (temperatura y precipitación) (Andrewartha y Birch, 1954; Milne, 1957; Varley *et al.*, 1973), (b) la fenología de la comunidad vegetal (Fielding y Brusven, 1995), (c) la calidad de las plantas que les sirven de alimento (Chapman, 1990), (d) la estructura de la vegetación (Joern, 1979; Fielding y Brusven, 1995), (e) sus enemigos naturales (depredadores, parásitos, parasitoides y organismo patógenos; Dempster, 1963; Varley *et al.*, 1973), y (f) las especies que compiten con ellos (Dempster, 1963; Varley *et al.*, 1973; Evans, 1989). Estos factores tiene repercusión sobre las poblaciones de este grupo de insectos en aspectos como la selección de su microhábitat y de su alimento afectando la dinámica de sus poblaciones (Joern y Gaines, 1990). Finalmente, dichos factores son afectados por la historia evolutiva de las especies de insectos herbívoros y de las especies que interactúan con ellas, de la misma forma en que lo hace la historia del ambiente donde se desarrollan (Strong, 1986; Joern y Gaines, 1990).

La regulación de las poblaciones implican un control sobre aquellos procesos que mantienen a la poblaciones en un tamaño determinado, cercano a cierto nivel de equilibrio (Joern y Gaines, 1990). La densidad poblacional puede ser regulada en sentido estricto solamente por un proceso de reacción negativa. Dicha reacción negativa se debe a la incidencia de algunos factores que tienen un impacto negativo sobre ciertas características de la población, tales como la

sobrevivencia, la reproducción o la migración (Berryman *et al.*, 1987). Estos factores, tales como la depredación y la disponibilidad de alimento y espacio, son considerados como densodependientes, ya que éstos dependen directamente de la densidad poblacional y de la tasa de incremento de la población (Varley *et al.*, 1973; Price, 1984).

Por otro lado, existen factores externos que ocasionan cambios en las poblaciones independientemente de la densidad, tales como el clima y el tipo de suelo, por lo cual son llamados factores densoindependientes (Price, 1984).

Sin embargo, aún existe una controversia sobre cual de los dos grupos de factores son los que determinan la dinámica de las poblaciones de insectos (Hairston, 1989). Aunque la mayoría de los estudios han mostrado que los factores determinante en la dinámica de las poblaciones son los ambientales (Uvarov, 1977), existen otros que demuestran que los factores densodependientes pueden ser determinantes en dicha dinámica (Farrow, 1982a, b).

Para entender la manera en la que se regulan y cambian las poblaciones de chapulines es necesario integrar estos dos fenómenos y analizar cómo afectan su dinámica poblacional (Joern y Gaines, 1990), ya que las variables ambientales representan los límites en los cuales operan los procesos densodependientes (Berryman *et al.*, 1987).

Existen pocos trabajos que han analizado los parámetros demográficos de los acridoideos, así como el posible papel de las variables ambientales y los factores bióticos. Algunos estudios son los realizados con *Melanoplus bilituratus*, en el que se resalta la importancia de la temperatura y humedad en la mortalidad de la ninfas (Pickford, 1960); asimismo, el trabajo realizado con *Zonocerus variegatus* en el sur de Nigeria muestra que el factor clave de mortalidad en esta población es la infección de las ninfas y adultos por hongos (Chapman y Page,

1979). Finalmente, dos estudios que han sido realizados con *Melanoplus sanguinipes* muestran que la capacidad de incremento de esta especie no es suficiente para reemplazarse a sí misma (Sánchez y Onsanger, 1988).

### 1.3. Los factores abióticos

El clima y las condiciones físicas afectan la fisiología y comportamiento de los insectos, lo cual redundará en modificaciones sobre su sobrevivencia, desarrollo y reproducción (Varley *et al.*, 1973; Krebs, 1985). Las modificaciones en dichos parámetros demográficos se encuentran íntimamente determinadas por las condiciones abióticas, por lo que es necesario conocer la medida en que tales parámetros son afectados.

Los chapulines, como otros insectos, sufren los mayores índices de mortalidad en los primeros estadios de su ciclo de vida (Waloff, 1972). Aunque existen diferencias, tanto entre estadios de desarrollo como entre especies en los índices de sobrevivencia (Joern y Gaines, 1990).

Se ha observado que el desarrollo de las ninfas es muy sensible a las condiciones abióticas (Begon, 1983; Kemp y Osanger, 1986; Kemp y Dennis, 1989). Varios trabajos muestran que existen diferencias entre etapas de desarrollo en los factores de mortalidad que las afectan. Por ejemplo, el factor de mortalidad más importante para las ninfas del chapulín *Camnula pellucida* es la precipitación, en tanto que el mayor factor de mortalidad en los adultos son las fluctuaciones en la temperatura (Pickford, 1966a). En un estudio de laboratorio se observó que los mayores índices de mortalidad se presentaron en los dos primeros estadios ninfales de *Chorthippus brunneus*, lo cual es explicado por las variaciones en la temperatura, de igual forma, se detectó una mortalidad diferencial entre machos y hembras, la cual se atribuye a que los machos son más grandes y sobreviven mejor (Wall y Begon, 1986). Existen casos como el de *Melanoplus bilituratus*, en el

que se observó que la mortalidad de los primeros estadios ninfales llegó a ser del 46% en un periodo de 24 h, lo cual fue adjudicado a las condiciones ambientales, aunque sobre todo a la humedad (Pickford, 1960). Además, observó que conforme aumentaba la edad la tasa de mortalidad disminuía. Asimismo, se ha encontrado que *M. bilitturatus* sufre de mayor tasa de mortalidad en la etapa de huevo debido a la disminución de la humedad y la temperatura al final de su desarrollo (Dempster, 1963); sin embargo, los cambios poblacionales en *Zonocerus variegatus* (Chapman y Page, 1979) y *Chortoicetes terminifera* (Farrow, 1982 a, b) son afectados en mayor medida por la mortalidad ninfal en comparación con la de los huevos. En el caso de *Z. variegatus*, hasta un 10% de la población muere en una sola noche como consecuencia de la presencia de fuertes lluvias y de la posterior infección por hongos (Chapman y Page, 1979).

Las condiciones ambientales en las cuales se desarrollan los chapulines, afectan de manera directa cada uno de los estadios de su ciclo de vida, lo cual (en caso de ser desfavorables) puede aumentar la posibilidad de ser susceptibles a ciertas infecciones por patógenos.

La fecundidad en los chapulines también es afectada por factores ambientales tales como la temperatura y la humedad (Joern y Gaines, 1990). Por ejemplo, la fecundidad de *Melanoplus bilitturatus* cambia conforme avanza la temporada de desarrollo, lo cual fue atribuido a una disminución gradual en la temperatura a lo largo de la temporada (Pickford, 1960). Asimismo, dicho trabajo sugiere que la fecundidad disminuye debido a un deterioro en la calidad de los recursos alimenticios en el campo. La altitud afecta la fecundidad en algunas especies de chapulines, tal como es el caso de *Kosciuscola cogantus* y *K. usitalus*, donde la fecundidad de éstos fue más baja en sitios ubicados a mayor altitud (Dearn, 1977). Esta variación en las características reproductivas de los chapulines se atribuyó a la variación en la temperatura (Dearn, 1977).

En cuanto a los eventos reproductivos, se ha encontrado que dependen de las condiciones climáticas. En ambientes secos es frecuente observar el fenómeno de diapausa y comúnmente los estadios no reproductivos se presentan mucho antes de las primeras lluvias (Ellis *et al.* , 1965; Tauber *et al.*, 1986).

La variabilidad en la tasa de desarrollo entre individuos y especies tiene un impacto significativo sobre la capacidad reproductiva, la tasa intrínseca de crecimiento y otros parámetros demográficos (Bellows, 1986a, b). La temperatura tiene una influencia decisiva en la tasa de desarrollo de los insectos (Wagner, *et al.*, 1984). En estudios de laboratorio realizados con *Melanoplus sanguinipes* se observó que el desarrollo embrionario de esta especie fue retardado por las altas temperaturas y la baja humedad del suelo en donde se desarrollan sus huevos (Mukerji y Randall, 1975; Mukerji y Cage, 1978). La temperatura también es un factor determinante en el desarrollo de las ninfas y en la maduración sexual. *Camnula pellucida*, por ejemplo, experimenta una tasa de desarrollo más acelerada conforme las temperaturas aumentan a lo largo de la temporada (Pickford, 1966a). Algo similar fue observado por Begon (1983), quien encontró que al exponer ninfas y adultos de *Chorthippus brunneus* a largos periodos de exposición al calor radiante, éstos experimentaron una tasa de desarrollo más acelerada. Finalmente, se ha observado que el desarrollo óptimo de ninfas de *M. sanguinipes* y *Aulocara ellioti* se detecta entre los 27 y los 36 °C, ya que a temperaturas menores las ninfas no llegan al estado adulto (Kemp y Dennis, 1989).

#### **1.4. Los factores bióticos**

Los mecanismos bióticos también afectan la dinámica poblacional de los chapulines, entre los que se encuentran la competencia y la depredación (Price, 1984). Estas interacciones son consideradas como factores potencialmente reguladores de las poblaciones de insectos (Nicholson, 1954; Milne, 1957; Price, 1984; Berryman *et al.*, 1987).

**1.4.1. Disponibilidad de alimento.** La disponibilidad de alimento y su variación en el tiempo es un aspecto importante dentro del conocimiento de la dinámica poblacional de los insectos herbívoros (Price, 1984). Las plantas proveen algunos de los recursos requeridos por las poblaciones de chapulines, como son la comida, un microclima apropiado y un refugio de los depredadores (Joern, 1979). La calidad nutricional de la planta y la presencia de metabolitos secundarios determinan potencialmente los límites en el desarrollo y reproducción de los chapulines, alterando la sobrevivencia, la tasa de desarrollo y la tasa de fecundidad (Bernays y Chapman, 1978; Chapman, 1990; Joern y Gaines, 1990). Estas características de las plantas se ven afectadas por factores ambientales que finalmente redundan sobre la dinámica de las poblaciones de chapulines (Joern y Gaines, 1990).

Varios trabajos muestran evidencias de que las poblaciones de chapulines se ven limitadas por la cantidad y calidad de alimento. Los cambios en la vegetación de los sitios donde se desarrollan los chapulines tiene un efecto directo sobre sus poblaciones, tal como lo observaron Nerney y Hamilton (1969) en poblaciones de *Melanoplus sanguinipes*, *Aulocara ellioti*, *M. cuneatus*, entre otras, en el desierto de Arizona. De igual forma, estudios de laboratorio mostraron que *Zonocerus variegatus* presenta distintas tasas de desarrollo, maduración y reproducción dependiendo de la especie de plantas de las cuales se alimenten, ya que estas son diferentes en la temporada de secas y de lluvias en el sur de

Nigeria (McCaffery *et al.*, 1978). Fielding y Brusven (1992, 1995) encontraron que la biomasa de plantas herbáceas de una comunidad está correlacionada positivamente con la densidad de los chapulines *Melanoplus sanguinipes* y *Aulocara ellioti*. De igual forma, mostraron que la fenología de la comunidad de plantas tiene gran importancia en las poblaciones de dichos chapulines, ya que determina la cantidad y calidad de plantas disponibles en ese momento.

La composición química de las plantas determina en gran medida la manera en que los chapulines escogen su alimento (Brown, 1990). Se ha observado que el contenido de nitrógeno tiene una gran importancia en el crecimiento de las ninfas de *Melanoplus bivittatus* (McGinnis y Kasting, 1966). Trabajos de laboratorio mostraron que *Schistocerca gregaria* presentaba un retraso en su maduración sexual debido a la poca concentración de giberelinas que presentaban las hojas viejas de *Brassica* spp. con las cuales fue alimentada (Ellis *et al.*, 1965). Por otra parte, se ha detectado un efecto negativo de algunos compuestos de las plantas sobre algunas especies de chapulines, principalmente debido al efecto de químicos tales como los taninos y los fenoles, los cuales causan daño principalmente al mesenterio de los chapulines (Bernays *et al.* 1981). Se conoce que las especies de chapulines no son igualmente susceptibles a la defensa de las plantas. Bernays *et al.* (1980, 1981) encontraron que las concentraciones de taninos no afectan la sobrevivencia de *Schistocerca gregaria* pero sí la de *Locusta migratoria*.

**1.4.2. Enemigos naturales.** Una amplia variedad de enemigos naturales atacan a los chapulines: hongos patógenos, parásitos, parasitoides y depredadores (Dempster, 1963). Chapman y Page (1979) observaron que el hongo *Entomophthora grylli* causaba una gran mortalidad en los estadios inmaduros de *Zonocerus variegatus*, lo cual se detectó durante varios años al analizar las tablas de vida de la población del chapulín. Esta misma especie de hongo fue detectada

con anterioridad en los individuos de *Camnula pellucida*, criados en encierros en el campo, el hongo causaba tanto mortalidad de ninfas y adultos, por lo que la fecundidad de estos últimos se veía reducida considerablemente (Pickford, 1966b).

Existen otros agentes patógenos que ataca las poblaciones de chapulines. El protozooario *Nosema cuneatum* ocasiona una alta tasa de mortalidad en las ninfas y reduce la longevidad de los adultos de *Melanoplus sanguinipes* (Erlandson *et al.*, 1986). De igual forma se ha registrado que al estar infectadas por *Nosema locusta*, *M. sanguinipes* y *M. packardi* reducen su producción de huevos en 60 y 80%, respectivamente (Ewen y Mukerji, 1980). Por otro lado, Farrow (1982a) detectó que hembras de *Chortoicetes terminifera* presentaban una gran infestación del protozooario *Gregaria* sp. (Gregarinidae) en su sistema digestivo, lo cual probablemente reducía la asimilación del alimento. A pesar de esto, se ha sugerido que la mayoría de los protozoarios parásitos no tienen un efecto decisivo en la sobrevivencia y/o la reproducción de los chapulines (Joern y Gaines, 1990).

En ciertos casos los parasitoides que infectan a los chapulines pueden tener un efecto significativo sobre la dinámica de sus poblaciones (Joern y Gaines, 1990). Greathead (1966) registró que *Schistocerca gregaria* es parasitada por dos distintas especies de califóridos (Diptera) durante el estado de huevo y de ninfa. De la misma forma, se ha observado que el califórido *Blaesoxiphia filipjevi* es el parasitoide más importante que ataca a *Zonocereus variegatus* en el sur de Nigeria, llegando a infestar hasta a al 40% de chapulines (Chapman y Page, 1979). Por otro lado, el desarrollo de los oocitos de *Chortoicetes terminifera* es afectado por el parasitoide *Trichopsidea oestracea* (Diptera), el cual ocasiona la reabsorción de los oocitos (Farrow, 1982a).

Otros enemigos que puede tener un efecto sobre las poblaciones de chapulines son los depredadores (Joern y Gaines, 1990). Los dípteros constituyen uno de los grupos que más frecuentemente atacan a los chapulines. Denis y Lavigne (1975), al analizar los hábitos alimenticios de 33 especies de "moscas ladronas" (Asilidae), encontraron que el 18% contenían una gran proporción de ortópteros, principalmente acrididos. Observaciones acerca de la depredación sobre chapulines en los Estados Unidos mostraron que la mosca *Proctacanthus milbertii* (Asilidae) se alimenta en un 94% de chapulines y que esta depredación ocurre principalmente en la temporada reproductiva de los chapulines, removiendo aproximadamente un 25% de los individuos (Joern y Rudd, 1982). El efecto de la depredación por arañas ha sido poco estudiado, y aunque pueden ser potencialmente depredadoras de chapulines, la mayor parte de los trabajos muestran que la mayoría de las ocasiones éstas no tienen un efecto significativo sobre las poblaciones (Greathead, 1966; Chapman y Page, 1979; Farrow, 1982a).

**1.4.3. Competencia.** Existen pocos estudios sobre el efecto que tiene la competencia en las poblaciones de chapulines. Evans (1989) manipuló diferentes densidades del chapulín *Phoetaliotes nebrascensis* y observó algunas evidencias de competencia con otras especies de chapulines y otros insectos herbívoros. Asimismo, Evans (1995) observó que a altas densidades del chapulín *Melanoplus bivittatus* se intensifica la competencia con otras especies de chapulines. Belovsky (1986) realizó ensayos experimentales en condiciones naturales, mostrando que las poblaciones de cuatro especies de chapulines (*Melanoplus femurrubrum*, *M. sanguinipes*, *Arphia pseudonietana* y *Dissostertia carolina*) disminuían, cuando se desarrollaban juntas. Además, observó que las tasas de mortalidad y de producción de huevos eran dependientes de la densidad.

## 1.5 *Sphenarium purpurascens* y su importancia dentro del Pedregal de San Ángel

Dentro de la Reserva del Pedregal de San Ángel, el chapulín *Sphenarium purpurascens* ha sido considerado como uno de los herbívoros más importantes debido en parte al gran tamaño que llegan a alcanzar sus poblaciones; durante julio de 1990 y 1991, se observó que las mayores densidades de chapulines alcanzadas fueron de 22.0 y 22.8 ind/m<sup>2</sup>, respectivamente (Cano-Santana, 1994). Por otro lado, se conoce que este chapulín tiene un amplio ámbito alimenticio. Se ha observado que dentro de la Reserva se alimenta al menos de 43 especies de plantas, entre las que se encuentran *Eupatorium petiolare*, *Dahlia coccinea*, *Montanoa tomentosa*, *Gnaphalium brachypterum*, *Senecio praecox*, *Stevia ovata* y *Verbesina virgata* (Compositae), de igual forma de *Buddleia cordata* y *B. parviflora* (Loganiaceae), entre otras (Cano-Santana y Oyama, 1994; Tovar y Mendoza, 1996).

Asimismo, se reportó que durante julio de 1991 *S. purpurascens* representó el 52.4 % de la biomasa seca total de artrópodos epífitos, la cual se incrementó al 95% en octubre de ese mismo año, siendo así la especie con el valor de importancia más alto. Por lo anterior se ha considerado a *S. purpurascens* como el artrópodo más importante de la temporada de lluvias (Rios-Casanova, 1993; Rios-Casanova y Cano-Santana, 1994).

Los altos niveles de daño floral y foliar que sufren muchas especies de plantas pueden ser adjudicados a la actividad alimenticia de *S. purpurascens*. Se ha registrado que en un periodo de 40 días los niveles de remoción foliar fueron de un 9.9% en *Montanoa tomentosa* hasta un 29.45% en *Salvia mexicana*. (Oyama *et al.*, 1994), los cuales muy probablemente fueron ocasionados por este chapulín. Asimismo, se ha observado que las mayores niveles de daño floral en

*Dahlia coccinea*, *Verbesina virgata* y *Piqueria trinervia* ocurren cuando se observa una gran actividad del chapulín (C. Anaya-Merchant, com. pers.).

Se ha calculado que este chapulín consume del 0.5 al 1% de la productividad primaria neta aérea de la Reserva, además de que la productividad secundaria de *S. purpurascens* se encuentra entre los valores más altos que se ha registrado para los ortópteros (Cano-Santana, 1994). Este chapulín ocupa un lugar intermedio en la cadena alimenticia de la Reserva, como herbívoro y presa, por lo que se ha sugerido que el funcionamiento de la Reserva sería diferente si no existiera este insecto (Cano-Santana, 1994).

### **1.6. El papel de la heterogeneidad espacial y el movimiento**

Una de las características más importantes de las comunidades es su heterogeneidad, ésta va desde las características físicas del ambiente (variación en la topografía, variación en la cantidad de nutrientes del suelo, etc.), hasta la variabilidad en las características de las poblaciones que conforman la comunidad biológica (Kareiva, 1986). La interacción de las características físicas y biológicas originan una gran variedad en hábitats, los cuales se ven afectados por el microclima, la sucesión natural de la vegetación y las diferencias temporales en el desarrollo de la comunidad vegetal (Farrow, 1990).

La Reserva del Pedregal de San Ángel presenta una gran heterogeneidad espacial, debida a: (a) la existencia de numerosas hondonadas, hoyos, grietas, cuevas y promontorios rocosos, (b) la exposición diferencial a la luz y el viento, (c) la forma, superficie, grosor y textura de la roca, y (d) la cantidad de suelo acumulado (Rzedowski, 1954; Alvarez *et al.*, 1982; Valiente-Banuet y De Luna, 1990; Cano-Santana y Meave, 1996). De esta forma, en la Reserva se pueden distinguir dos tipos de sitios contrastantes: "sitios planos o abiertos" que se caracterizan por ser áreas con accidentes topográficos poco marcados, o bien

zonas completamente planas, donde el estrato arbóreo es prácticamente inexistente, por otra parte encontramos "sitios abruptos o cerrados", caracterizados por una topografía marcadamente accidentada, donde los árboles se encuentran bien desarrollados (Cano-Santana, 1994).

La sobrevivencia (Ehrlich *et al.*, 1972), la natalidad (Hayes, 1981) y la fenología (Cappuccino y Kareiva, 1985) de las poblaciones de insectos se ven afectadas por la heterogeneidad espacial y temporal del hábitat. Una forma mediante la cual los acridodídeos escapan a las condiciones desfavorables originadas por la heterogeneidad espacial y temporal es a través del movimiento (Joern y Gaines, 1990).

Se ha observado que la población de *Chortoicetes terminifera* periódicamente incrementa su tamaño debido a un incremento en la natalidad y a la inmigración (Farrow, 1982b). Asimismo, la maduración sexual de *C. terminifera* y *Locusta migratoroides migratoroides* es extremadamente rápida durante las migraciones de estas especies (Farrow, 1975). Sin embargo, la mayoría de los trabajos se basan en el análisis de los movimientos masivos de las especies migratorias, y le restan importancia a los desplazamientos a pequeña escala de especies no migratorias. Por lo anterior es necesario analizar de manera detallada el ámbito de movimientos a nivel individual, a fin de conocer los límites de la población, el tamaño del territorio y la determinación del potencial del flujo génico (Joern, 1983).

## II. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

El presente trabajo pretende conocer y comparar los aspectos demográficos de la población del chapulín *Sphenarium purpurascens* en dos sitios contrastantes de la Reserva del Pedregal de San Ángel: un sitio abierto donde el estrato arbóreo está ausente y un sitio cerrado con estrato arbóreo bien desarrollado.

Los objetivos particulares de este estudio son los siguientes:

1. Determinar el efecto de la variación ambiental y espacial (sitio abierto y cerrado) en la preferencia de oviposición de las hembras de *S. purpurascens*, estimado como la densidad de huevos en cada sitio.
2. Determinar si las condiciones contrastantes influyen en la distribución diferencial de las ninfas y adultos del chapulín.
3. Determinar si existen diferencias en la fenología de *S. purpurascens* dependiendo del tipo de condiciones donde se desarrolle.
4. Determinar el efecto de la variación ambiental y espacial sobre la sobrevivencia y la fecundidad de *S. purpurascens*.
5. Conocer el efecto del sombreado sobre la sobrevivencia de *S. purpurascens* en dos sitios contrastantes
6. Determinar si el potencial de movimiento de *S. purpurascens* le da la posibilidad de desplazarse entre sitios abierto y cerrado de la Reserva.

Las hipótesis que se plantean en este estudio son:

1. Se espera que los sitios preferidos por los chapulines para ovipositar sean los abiertos, los cuales reciben mayor radiación solar; ya que estos presentan bajos niveles de humedad edáfica.
2. Se espera que la distribución de *Sphenarium purpurascens* esté determinada por los cambios temporales en la vegetación de la comunidad donde se desarrollan debido a que el desempeño de las ninfas depende de la disponibilidad de alimento fresco y la presencia de éste ocurre durante la temporada de lluvias, lo cual se ha observado en otras especies de chapulines (Nerney y Hamilton, 1969).
3. Los parámetros demográficos de los chapulines se ven afectados tanto por factores físicos y biológicos (Joern y Gaines, 1990), por lo que en un ambiente heterogéneo como la Reserva podríamos esperar que la mayor mortalidad se presentará en los primeros estadios ninfales y que dependerá del tipo de sitio donde se desarrollen
4. La sobrevivencia de los chapulines es afectada por factores físicos como la temperatura y la humedad (Begon, 1983; Kemp y Osanger, 1986), por lo que al aplicar sombra (encierro de malla) al sitio donde se desarrollan los chapulines, la humedad aumentaría y la temperatura disminuiría dando como resultado una baja sobrevivencia de los chapulines.
5. La movilidad de los chapulines varía dependiendo de la etapa de desarrollo, la especie y del sitio donde se presente. *Sphenarium purpurascens* al ser un insecto áptero tendería a mostrar movimientos a pequeña escala y no se observaría un desplazamiento entre sitios abiertos y cerrados, tal como se ha observado en especies con alas reducidas en la Gran Bretaña (Choudhuri, 1962)

### III. HISTORIA NATURAL DE *SPHENARIUM PURPURASCENS*

#### 3.1. Características morfológicas

El chapulín *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae) es un insecto paurometábolo con alas vestigiales. Se caracteriza por presentar una gran variación individual en el tamaño, así como en el patrón de coloración (verde, negro, gris o café), aparentemente en respuesta al tipo de vegetación en que se desarrolle (Cueva-Del Castillo, 1994). Presenta un dimorfismo sexual marcado, ya que las hembras adultas presentan un metatórax más ancho que los machos adultos; las hembras también presentan una cabeza más grande, las antenas más cortas, los ojos más pequeños y los fémora de las patas más delgados que los machos (Serrano y Ramos-Elorduy, 1989).

La distribución geográfica de este chapulín comprende el centro, sur y sureste de México, extendiéndose hasta Guatemala (Kevan, 1977).

#### 3.2. Ciclo de vida

Las ninfas de *Sphenarium purpurascens* emergen a principios de junio y se desarrollan lentamente (Márquez, 1968). La población de *S. purpurascens* del Pedregal de San Ángel se desarrolla a través de cinco estadios ninfales, aunque algunas poblaciones de esta especie en Puebla presentan siete (Méndez y Montoya, 1993). En condiciones de laboratorio, las ninfas de primer estadio tardan en pasar al siguiente estadio  $15.5 \pm e.e. 0.5$ , las de segundo  $12.5 \pm 0.4$ , las de tercero  $13.9 \pm 0.5$ , en tanto que las de cuarto y quinto tardan  $21.0 \pm 0.4$  y  $23.5 \pm 0.4$  días, respectivamente (Serrano y Ramos-Elorduy, 1989). La longevidad del adulto en el laboratorio es de  $86.4 \pm 1.3$  días (Serrano y Ramos-Elorduy, 1989).

Se desarrolla una sola generación al año, al final de la cual las hembras depositan generalmente una sola ooteca con 29 huevos en promedio (Serrano-Limón y Ramos-Elorduy, 1989). Al parecer, las hembras tienen preferencias por los sitios donde ovipositan, dependiendo del tipo de suelo y la vegetación que se desarrolla en éstos (obs. pers.). Los huevos son depositados a aproximadamente 1.5 cm de la superficie del suelo (Méndez y Montoya, 1993), donde permanecen hasta junio del siguiente año (Serrano y Ramos-Elorduy, 1989).

### **3.3. Ecología**

*Sphenarium purpurascens* ocupa un lugar intermedio en la cadena alimenticia del Pedregal de San Ángel, ya que tiene un papel de forrajeador y como presa (Cano-Santana, 1994). Se alimenta de especies vegetales claves en el funcionamiento de la Reserva como *Dahlia coccinea* y sirve como alimento a otras especies de artrópodos, tal es el caso de las arañas que tejen sus trampas en el follaje, entre las que destacan *Neoscona oaxacensis* (Cano-Santana, 1994).

#### IV. SITIO DE ESTUDIO

La Reserva del Pedregal de San Ángel se encuentra localizada en el sur del Valle de México (19° 17' N, 99° 11' O), dentro del campus de la Universidad Nacional Autónoma de México, a 2300 m de altitud. Se originó a partir de la erupción del volcán Xitle ocurrida hace aproximadamente 2000 años (Carrillo, 1995). Presenta un clima templado subhúmedo, con régimen de lluvias en verano (García, 1964); su temperatura media anual es de 15.5° C, con variaciones extremas que van desde los -6° C hasta los 34.6° C (Valiente-Banuet y De Luna, 1990). La precipitación promedio anual es de 870.2 mm (Soberón *et al.*, 1991). Existe una estacionalidad marcada, con una temporada de secas, que se extiende de noviembre a mayo, y una lluviosa que abarca de junio a octubre (Rzedowski, 1954; Soberón *et al.*, 1991).

La vegetación del Pedregal de San Ángel ha sido considerada como un matorral xerófilo, y esta constituida por una asociación denominada como Senecionetum praecosis, la cual se caracteriza por una gran heterogeneidad en su composición, donde el elemento dominante es *Senecio praecox* (Rzedowski, 1954). Otras especies vegetales importantes desde el punto de vista de su biomasa dentro de la Reserva son: *Verbesina virgata*, *Muhlenbergia robusta*, *Buddleia cordata*, *Dahlia coccinea*, *Echeveria gibbiflora* y *Manfreda brachystachya*, entre otras (Cano-Santana, 1994).

Se ha considerado que la posición del Pedregal entre dos zonas biogeográficas (zonas Neártica y Neotropical) y la gran heterogeneidad espacial ha producido mosaicos de condiciones microclimáticas distintas que favorecen el establecimiento de gran cantidad de especies con diferentes requerimientos ambientales (Rzedowski, 1954; Álvarez *et al.*, 1982).

Se ha calculado que la diversidad biológica dentro de la Reserva incluye entre 1500 y 3000 especies (Soberón *et al.*, 1991). La flora fanerogámica está constituida por 301 especies agrupadas en 61 familias (Valientes-Banuet y De Luna, 1990), siendo las familias más importantes: la Compositae, con 41 géneros; Gramineae, con 25; Leguminoseae, con 15 y Orchideaceae con 11 (Herrera y Almeida, 1994). La fauna esta compuesta por 22 especies de mamíferos, 106 de aves, 10 de reptiles y 3 de anfibios (Álvarez *et al.*, 1982; Arizmendi *et al.*, 1994; Negrete y Soberón, 1994).

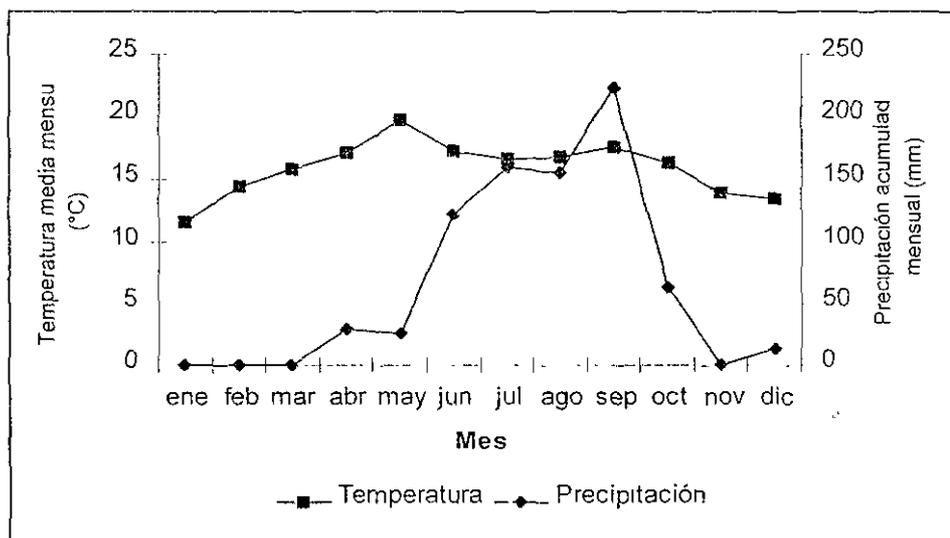


Figura 1. Diagrama de variación de temperatura promedio mensual (°C) y precipitación acumulada mensual (mm) en el Pedregal de San Ángel durante 1996. Registros del Observatorio Meteorológico del Colegio de Geografía, Facultad de Filosofía y Letras, U.N.A.M.

## V. MATERIALES Y MÉTODOS

### 5.1. Análisis demográfico

**5.1.1. Selección de sitios.** A fin de comparar los parámetros demográfico de la población de *Sphenarium purpurascens* entre sitios contrastantes dentro de la Reserva, se delimitaron dos sitio de estudio permanente de 50 x 50 m<sup>2</sup> cada uno, el primero con características de un sitio abierto y el segundo de un sitio cerrado.

**5.1.2. Densidad de huevos y reclutamiento.** Para determinar la densidad de huevos, en mayo de 1996 se realizaron muestreos de suelo, los cuales consistieron en obtener 30 muestras de suelo de 25 x 25 cm<sup>2</sup> por 5 cm de profundidad o hasta donde se tocara el sustrato basáltico con un método sistemático dentro de cada uno de los ambientes seleccionados. El suelo obtenido se tamizó *in situ* para obtener las ootecas. Se registraron las características del suelo y la vegetación circundante al lugar donde se encontraban las ootecas. Los huevos fueron contados en el laboratorio después de mantener las ootecas durante 12 h en cloro 10%, modificando la técnica de Serrano y Ramos-Elorduy (1989).

Las densidad de huevos en ambos sitios se comparó a través de una prueba de *U* de Mann-Whitney para muestras grandes y con una corrección por presencia de ligaduras (Zar, 1984).

**5.1.3. Reclutamiento de ninfas.** Para determinar la tasa de reclutamiento de ninfas de primer estadio y conocer el momento en que las ninfas dejan de reclutarse se colocaron en cada sitio ocho trampas de malla de plástico de manera aleatoria, las cuales cubrían un área de 50 x 50 cm<sup>2</sup>. Cada semana las

trampas fueron revisadas para registrar las fechas en las que se reclutaban las ninfas. Las ninfas reclutadas en las trampas se contaban y liberaban.

**5.1.4. Densidad de ninfas y adultos.** Para conocer la densidad en el campo de las ninfas de *S. purpurascens* se hicieron censos quincenales (de julio de 1996 hasta enero de 1997), contando el número de chapulines en 30 cuadros seleccionados al azar de 1 x 1 m<sup>2</sup> en cada sitios de estudio permanente, según el método seguido por Cano-Santana (1994). Simultáneamente, se efectuaban colectas de chapulines con redes de golpeo para determinar la proporción de edades y sexos (en el caso de los adultos) a lo largo de todo el ciclo de vida del chapulín, la edad de las ninfas se determinó por la longitud de la cabeza (Cano-Santana, 1994, 1997). La colecta terminaba al obtener 50 ejemplares como mínimo. Los chapulines colectados fueron liberados en los sitios inmediatamente. Con estos datos se construyeron los fenogramas correspondientes a cada sitio y se compararon mediante una prueba de  $\chi^2$  (Zar, 1984).

Las densidades de las ninfas y los adultos en los sitios fueron comparadas aplicando una prueba de *U* de Mann-Whitney (Zar, 1984) mediante el programa Statistica versión 6.0.

**5.1.4 Tabla de Vida y de Fecundidad.** Con los datos de densidad de huevos y de ninfas, y tomando en cuenta la última fecha de reclutamiento, se elaboraron las curvas de sobrevivencia correspondientes a cada sitio. Posteriormente, se realizó el ajuste de los datos de acuerdo a un modelo semi-logarítmico, mediante el uso del paquete estadístico Statistica versión 6.0, cuya ecuación fue:

$$y = B \cdot e^{mt}$$

donde: *y*= densidad promedio de chapulines, *B*= densidad inicial de chapulines, *t*= tiempo y *m*=tasa de mortalidad.

Una vez obtenidos los ajustes, se elaboraron las tablas de vida del chapulín, bajo las diferentes condiciones ambientales, de acuerdo a lo propuesto por Varley *et al.* (1973), Krebs (1985) y Begon *et al.* (1990).

Con el fin de obtener los valores de fecundidad para cada sitio, a partir de octubre y hasta diciembre de 1996, se colectaron quincenalmente 15 hembras en lugares adyacentes a los sitios de estudio. Cada hembra era colocada de manera individual en una caja de plástico acondicionada con 5 cm de suelo recién colectado del Pedregal, a cada hembra se le suministraba diariamente alimento fresco y agua; dichas hembras eran mantenidas en el laboratorio durante quince días. Al final de este periodo se revisaba el suelo para extraer las ootecas y contar los huevos.

Para cada quincena se obtuvo el número de huevos por m<sup>2</sup> que eran ovipositados ( $V_x$ ) mediante la siguiente ecuación:

$$V_x = (\text{No. de huevos/hembra}) \times (\text{Densidad de chapulines en campo}) \times (\text{Fracción de hembras en la población})$$

La fecundidad para cada edad ( $m_x$ ) se calculó mediante la siguiente ecuación:

$$m_x = V_x / l_x$$

Los valores de fecundidad de cada sitio fueron comparadas mediante una prueba de  $\chi^2$  (Zar, 1984).

Con los datos de la tabla de vida y de fecundidad se obtuvo la tasa reproductiva neta ( $R_0$ ) para la generación de 1996.

Finalmente, en mayo de 1997 se efectuaron muestreos de huevos (iguales al realizado en la temporada 1996) para determinar las  $R_0$  observadas, mediante la siguiente ecuación:

$$R_0 = n_{1997} / n_{1996}$$

donde  $n_{1996}$  y  $n_{1997}$  son el número de huevos por m<sup>2</sup> en cada año.

## **5.2. Experimentos de sobrevivencia**

Para conocer cómo es afectada la sobrevivencia de los chapulines bajo diferentes ambientes, se construyeron ocho encierros de malla de plástico con una abertura de 1 mm, cada uno de las cuales cubría una área de 2 x 2 m<sup>2</sup> por 80 cm de altura. Cuatro de éstas se ubicaron en el sitio abierto y cuatro en el cerrado. En la segunda quincena de julio de 1996 se introdujeron 50 chapulines de segundo estadio ninfal en cada encierro. A partir de esta fecha se registró el número de chapulines sobrevivientes cada 15 días. Con los datos obtenidos se elaboraron las curvas de sobrevivencia correspondientes para cada sitio, y se calculó la duración del intervalo de vida (life-span) para cada quincena (Pyke y Thompson, 1986), éste parámetro fue comparado mediante una prueba de Kruskal- Wallis (Zar, 1984), asimismo se aplicó una prueba de  $\chi^2$  (Zar, 1984), en ambos casos se utilizó el programa Statistica versión 6.0.

## **5.3. Análisis de Movilidad**

Para conocer los patrones de movilidad de *S. purpurascens* y determinar si los chapulines mostraban un movimiento entre sitios abiertos y cerrados se realizaron dos ensayos, el primero se aplicó sobre los últimos cuatro estadios ninfales del chapulín y el segundo sobre los adultos.

**5.3.1. Movimiento de Ninfas.** Al final del mes de agosto de 1996, se realizó una colecta de chapulines en un sitio abierto y de acuerdo a las proporciones de ninfas encontradas se marcaron 50 ninfas del segundo estadio ninfal, 120 del tercero y 120 del cuarto, la marca de pintura se colocó en el pronoto, de manera que pudiera ser visible a la distancia, cada estadio se marcó con un color diferente. Lo anterior también se efectuó en chapulines de quinto estadio, aunque esto se realizó en la primera semana de octubre de 1996. Posteriormente, las ninfas

fueron liberadas en un punto determinado, y en los 20 días siguientes se realizó un monitoreo diario de las ninfas marcadas, midiendo la distancia a la que se encontraban con respecto a la punto de liberación, así como la dirección a la que se dirigieron. El monitoreo abarcó 50 m respecto al punto de liberación. Durante este tiempo se registraron las características de la vegetación donde se movían los chapulines y el cambio que sufría ésta conforme avanzaba la temporada de lluvias. Con los datos obtenidos se calculó la distancia máxima recorrida para cada estadio ninfal, la distancia promedio recorrida por cada estadio y se elaboró un esquema donde se resaltó el movimiento de las ninfas con respecto a la vegetación.

**5.3.2. Movimiento de Adultos.** Durante el mes de octubre de 1996 se efectuó una colecta de adultos de *S. purpurascens*. Un total de 325 individuos (188 hembras y 137 machos) fueron marcado con un código individual (Southwood, 1978) y liberados en un sitio específico; éstos fueron monitoreados diariamente hasta diciembre del mismo año. De la misma manera en que se hizo con las ninfas, se midió la distancia y dirección de movimiento de los chapulines, se registraron las características de la vegetación en las que se movieron, además de detectar las parejas marcadas en "resguardo". Con el fin de conocer el rango de movimiento de *S. purpurascens*, se calculó la distancia promedio recorrida por día, la distancia máxima recorrida, y el radio en el que potencialmente se mueve un chapulín (RP), éste último calculado con la fórmula:

$$RP = \frac{\sqrt{\sum_{i=1}^n x_i^2}}{n}$$

donde  $x_i$  es la distancia que se mueve un individuo  $i$  después de cierto número de días y  $n$  es el número de individuos (Clark, 1962). El RP proporciona una medida del radio potencial de movimiento que puede tener un chapulín, indicando el intervalo máximo de movimiento de los individuos. Para todos los cálculos se consideró un desplazamiento lineal entre individuos recapturados.

## VI. RESULTADOS

### 6.1. Densidad de huevos y reclutamiento de las ninfas

La densidad de huevos por m<sup>2</sup> en 1996 en el sitio abierto fue 14% más alta ( $78.4 \pm e.e. 22.8$ ) que en el cerrado ( $66.9 \pm e.e. 21.0$ ), sin embargo, no existieron diferencias significativas entre sitios ( $U = 1762$ ,  $P > 0.05$ ). Las características cualitativas del suelo donde se desarrollan los huevos fueron diferentes entre sitios. El suelo del sitio abierto presentó en general, partículas finas, con poca humedad y pocas rocas, además de que la materia orgánica estuvo casi siempre ausente; en muchos casos las ootecas fueron encontradas en la base de especies de plantas como *Muhlenbergia robusta*, *Manfreda brachystachya* y *Verbesina virgata*. En el sitio cerrado el suelo se caracterizó por tener una gran cantidad de materia orgánica, tal como hojarasca y raíces, dando la consistencia de "suavidad". Asimismo, en el sitio cerrado la presencia de humedad fue más evidente. En la mayoría de los casos las ootecas se localizaron en sitios más o menos despejados, con poca vegetación, solo en algunos casos se observaron algunas especies de plantas como: *Senecio praecox* y *V. Virgata*. En 1997, la densidad de huevos fue de  $80.8 \pm 25.28$  en el sitio abierto y de  $61.6 \pm 22.4$  en el sitio cerrado, no encontrándose diferencias significativas entre sitios ( $U = 1736.5$ ,  $P = 0.7389$ ). Las características del suelo donde fueron encontradas las ootecas de 1997 fueron iguales a las observadas en 1996. La tasa reproductiva neta ( $R_0$ ) observada fue mayor en el sitio abierto en un 11.9% (abierto: 1.0306; cerrado. 0.9756), cuyo promedio fue de 1.0031.

La eclosión de las ninfas de primer estadio ocurrió en dos periodos, el primero comprendido entre el 27 de mayo y el 14 de junio y el segundo comprendido entre el 5 y el 19 de julio. No se detectaron reclutamientos posteriores, por lo que se consideró que a partir de este momento, los cambios en

las densidades no se debían a la emergencia de ninfas del primer estadio. Se detectó una mayor tasa de reclutamiento en el sitio cerrado en ambos periodos (1.5 ninfas reclutadas  $m^{-2} \text{ día}^{-1}$ ), mientras que en el sitio abierto la tasa máxima de reclutamiento sólo fue de 0.35 ninfas  $m^{-2} \text{ día}^{-1}$  (Cuadro 1). Es posible que estos datos no sean muy confiables, debido al pequeño tamaño de muestra ( $N=8$ ), por lo cual podrían existir valores mayores de reclutamiento.

**Cuadro 1. Periodos de eclosión de ninfas de primer estadio detectadas en dos sitios contrastantes de la reserva durante 1996.**

Periodo	Número de ninfas registradas en todas las trampas		Tasa de Reclutamiento (No. ninfas $m^2 \text{ día}^{-1}$ )	
	Abierto	Cerrado	Abierto	Cerrado
27 de mayo-14 de junio	6	26	0.35	1.50
5 de julio-19 de julio	5	21	0.35	1.50

## 6.2. Densidad poblacional

En general, la densidad de chapulines fue similar en ambos sitios (Fig. 2). Las densidades máximas alcanzadas en ambos sitios ocurrieron el 19 de julio y fueron similares (abierto:  $10.7 \pm 1.93$ ; sombreado:  $10.9 \pm 1.72 \text{ ind}/m^2$ ), y no difirieron entre sí ( $U = 432.0$ ,  $P > 0.05$ ). Posteriormente, el 6 de agosto se observó una reducción drástica en la densidad en ambos sitios, registrándose  $6.5 \pm 1.29 \text{ ind}/m^2$  en el sitio abierto y  $6.9 \pm 1.55 \text{ ind}/m^2$  en el sitio sombreado. A partir de octubre se observó que el sitio abierto presentó una mayor densidad que el cerrado, detectándose diferencias significativas el 4 de octubre ( $U=232.5$ ,  $P = 0.001$ ) y el 13 de noviembre ( $U = 311.5$ ;  $P < 0.05$ ). En contraste, a partir de la

última semana de noviembre y hasta el fin de la temporada, los sitios cerrados presentan una mayor densidad de chapulines, sin embargo, sólo el 29 de noviembre se detectaron diferencias significativas ( $U = 309, P < 0.05$ ).

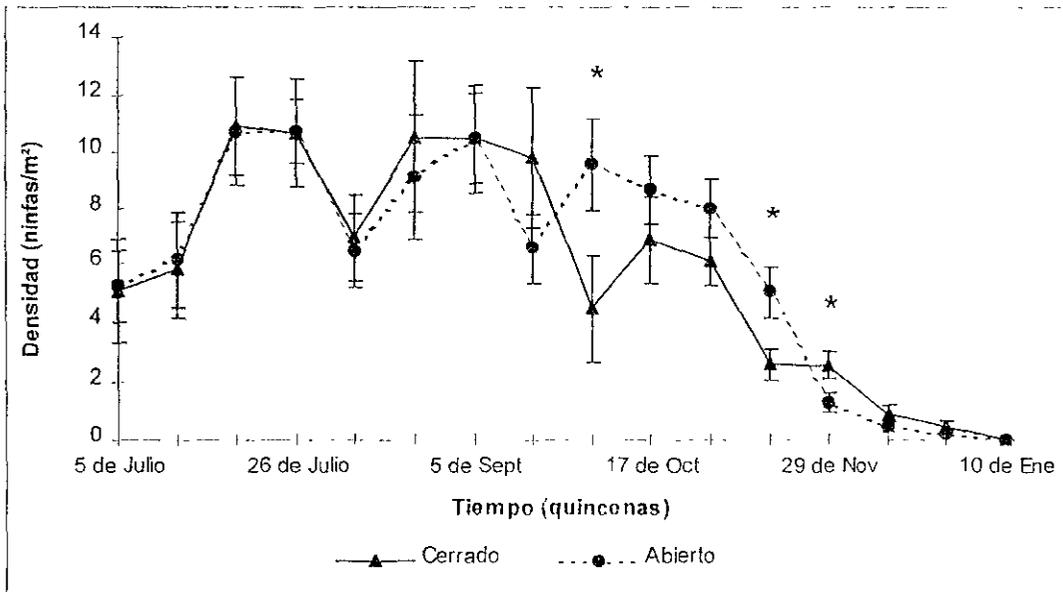


Figura 2. Densidad de chapulines de *Sphenarium purpurascens* en dos sitios contrastantes de la Reserva del Pedregal de San Ángel durante 1996. \*, fechas en las que se registraron diferencias significativas entre sitios (prueba de  $U$ ).

La fenología de *S. purpurascens* presentó un comportamiento similar entre sitios y no se encontraron diferencias significativas entre sitios. Únicamente en una fecha (20 de septiembre) se detectaron diferencias significativas en la fenología ( $\chi^2 = 15.022, gl = 5, P < 0.05$ ), detectándose una mayor proporción de individuos de primero y segundo estadio en el sitio cerrado; en contraste, se observó mayor porcentaje de ninfas del cuarto estadio en el sitio abierto (Figura 3). El estadio que prevaleció más tiempo a lo largo de la temporada fue el

segundo, con cinco meses y medio (desde el 12 de julio y hasta el 20 de septiembre) (Fig. 4); mientras que el quinto estadio y los adultos tuvieron la menor duración, con tres meses. En el caso de los adultos, las hembras y los machos aparecieron de manera simultánea, lo cual ocurrió durante la mitad de septiembre (Fig. 4). Las proporciones sexuales se mantuvieron aproximadamente alrededor de 1:1 ( Cuadro 2).

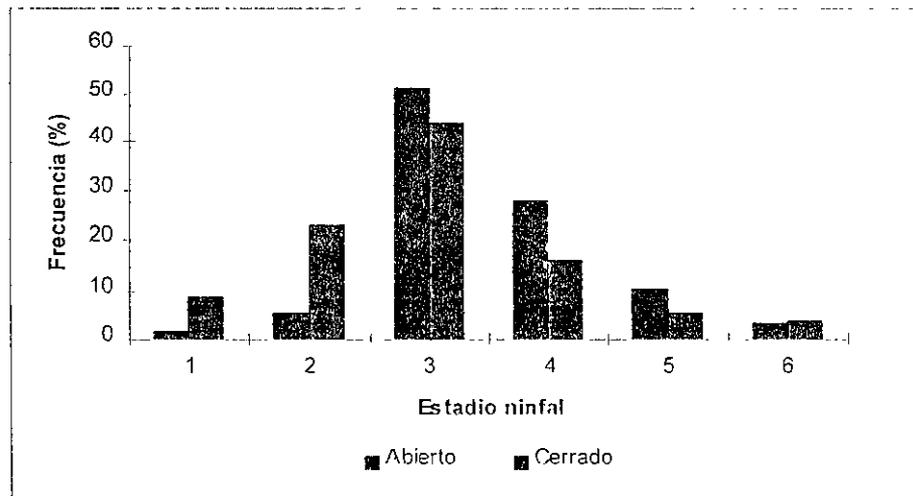


Figura 3. Distribución de frecuencias de individuos de diferentes estadios de desarrollo de *Sphenarium purpurascens* el 20 de septiembre de 1996 en la Reserva del Pedregal de San Ángel ( $\chi^2= 15.022$ ,  $gl= 5$ ,  $P < 0.05$ ).

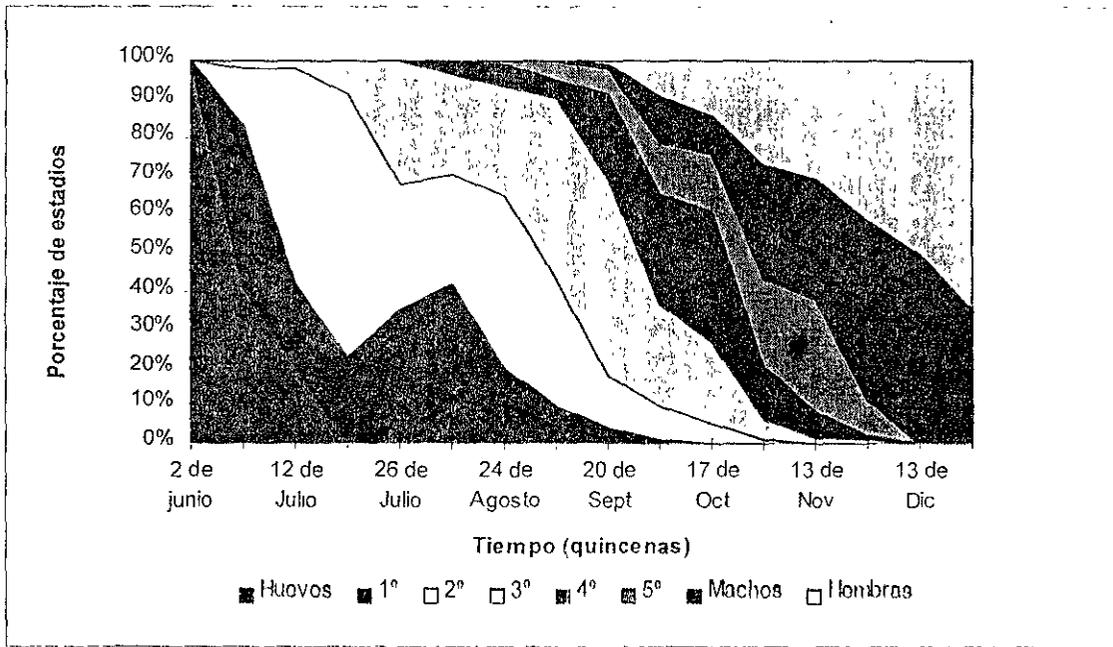


Figura 4. Fenología de *Sphenarium purpurascens* en el Pedregal de San Ángel durante 1996. Datos agrupados de los dos sitios.

Cuadro 2. Proporción sexual de *Sphenarium purpurascens* en el Pedregal de San Ángel. n.s., diferencias no significativas con una proporción esperada 1:1. Datos agrupados de los dos sitios.

Fecha	Proporción sexual		$\chi^2$	P
	Machos	Hembras		
20-sep	1	1	0	n.s.
04-oct	11	13	0.166	n.s.
17-oct	14	8	1.636	n.s.
31-oct	24	26	0.080	n.s.
13-nov	27	28	0.018	n.s.
29-nov	34	38	0.222	n.s.
13-dic	55	53	0.018	n.s.
01-ene	25	23	0.083	n.s.

### 6.3. Tabla de Vida y de Fecundidad

El comportamiento de las curvas de sobrevivencia que incluyen la densidad de huevos observada en los dos sitios se comportaron de la misma manera (Fig. 5). Las curvas de sobrevivencia ajustadas fueron similares entre sitios (Fig. 6). Los coeficientes de determinación ( $r^2$ ) variaron entre -0.5275 (sitio abierto) y -0.9084 (sitio cerrado), mientras que los coeficientes de regresión fueron de -0.027 en el sitio abierto y -0.024 en el sitio cerrado. Por otro lado la ordenada al origen para el sitio cerrado fue de 82.56 y para el abierto de 68.65.

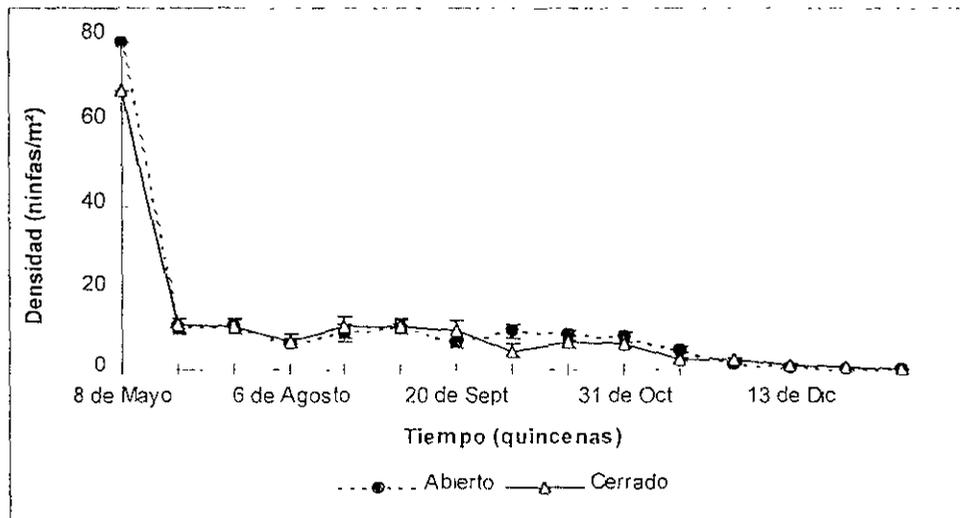


Figura 5. Curvas de sobrevivencia de *Sphenarium purpurascens* en dos sitios contrastantes. Los datos incluyen la densidad de huevos detectada el 8 de mayo de 1996

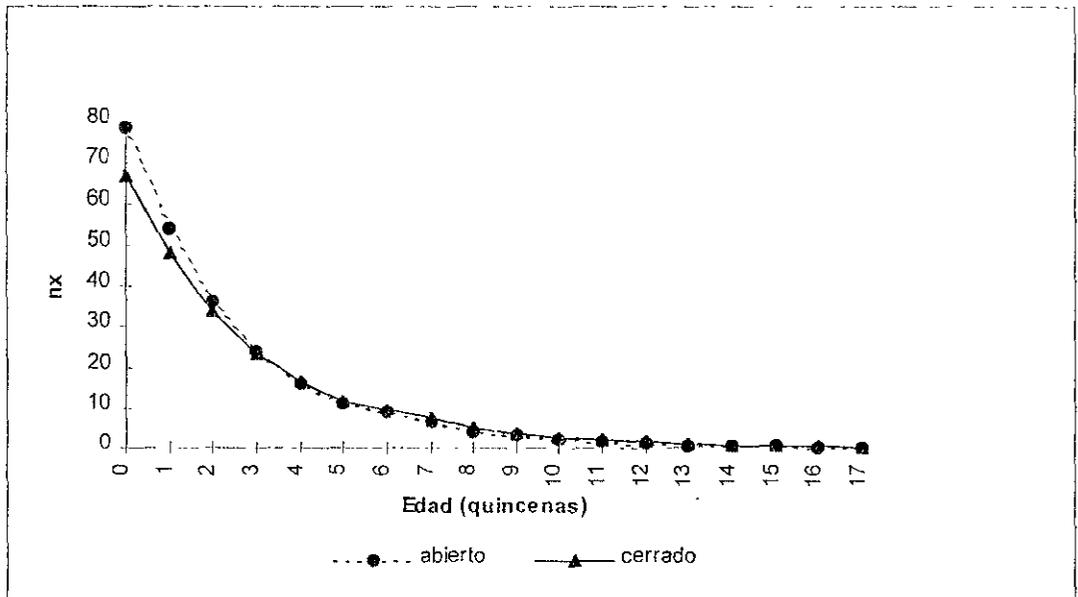


Figura 6. Ajuste de las curvas de supervivencia de la figura 5 con un modelo semi-logarítmico.

En ambos casos se observó que al inicio del ciclo de vida existe una mayor tasa de mortalidad, la cual, se reduce paulatinamente. Las curvas de supervivencia de ambos sitios fueron del tipo III (Krebs, 1985).

En las tablas de vida de ambos sitios (Cuadros 3 y 4) se observó que durante el estadio de huevo se presentan tasas de mortalidad ( $q_x$ ) de más del 30% cada 15 días, lo cual ocurrió durante la edad  $q_1$  y hasta  $q_4$ .

**Cuadro 3. Tabla de vida de *Sphenarium purpurascens* en un sitio abierto de la Reserva del Pedregal de San Ángel.**

Fecha	x (quincenas)	$n_x$	$l_x$	$d_x$	$g_x$	$k_x$	$e_x$
2-may-96	0	78.39	1	24.68	0.315	0.164	2.644
16-may-96	1	53.71	0.685	17.88	0.333	0.176	2.629
5-jun-96	2	35.83	0.457	11.94	0.333	0.176	2.727
28-jun-96	3	23.89	0.304	7.96	0.333	0.176	2.788
5-jul-96	4	15.93	0.203	5.3	0.332	0.176	2.932
19-jul-96	5	10.63	0.135	1.83	0.172	0.082	3.144
26-jul-96	6	8.8	0.112	2.27	0.258	0.130	2.694
6-ago-96	7	6.53	0.083	2.51	0.384	0.211	2.458
24-ago-96	8	4.02	0.051	1.12	0.279	0.142	2.681
5-sept-96	9	2.9	0.036	0.96	0.331	0.175	2.524
20-sept-96	10	1.94	0.024	0.62	0.320	0.167	2.525
4-oct-96	11	1.32	0.016	0.39	0.295	0.152	2.477
17-oct-96	12	0.93	0.011	0.29	0.312	0.162	2.306
31-oct-96	13	0.64	0.008	0.19	0.297	0.153	2.125
13-nov-97	14	0.45	0.005	0.16	0.355	0.191	1.811
24-nov-96	15	0.29	0.003	0.1	0.345	0.184	1.534
13-dic-96	16	0.19	0.002	0.08	0.421	0.237	1.078
1-ene-97	17	0.11	0.002		0.000	0.000	0.500

En el caso del sitio abierto la mayor  $q$  se observó en la categoría 7 ( $q_7=0.38$ ), mientras que la menor  $q$  se observó en la categoría 5 ( $q_5=0.17$ ) que coincide con la fecha de mayor densidad de ninfas en este sitio. En el caso del sitio cerrado también se observó una  $q_x$  mayor al inicio del ciclo de vida de cerca del 30% cada 15 días ( $q_1$  hasta  $q_4$ ). La mayor tasa de mortalidad se observó también en la categoría 7 ( $q_7=0.35$ ) y la menor durante la categoría 5 ( $q_5=0.15$ ).

**Cuadro 4. Tabla de vida de *Sphenarium purpurascens* en un sitio cerrado de la Reserva del Pedregal de San Ángel.**

Fecha x (quincenas)	$n_x$	$l_x$	$d_x$	$q_x$	$k_x$	$\theta_x$	
2-may-96	0	66.89	1	19.09	0.285	0.146	3.049
16-may-96	1	47.80	0.715	14.45	0.302	0.156	3.068
5-jun-96	2	33.35	0.499	10.08	0.302	0.156	3.180
28-jun-96	3	23.27	0.348	7.04	0.302	0.156	3.342
5-jul-96	4	16.23	0.243	4.91	0.302	0.156	3.575
19-jul-96	5	11.32	0.169	1.75	0.155	0.073	3.909
26-jul-96	6	9.57	0.143	2.22	0.232	0.115	3.531
6-ago-96	7	7.35	0.110	2.58	0.351	0.188	3.447
24-ago-96	8	4.77	0.071	1.20	0.252	0.126	4.041
5-sept-96	9	3.57	0.053	1.08	0.302	0.156	4.234
20-sept-96	10	2.49	0.037	0.71	0.285	0.146	3.634
4-oct-96	11	1.78	0.027	0.48	0.270	0.136	2.685
17-oct-96	12	1.30	0.019	0.37	0.285	0.145	2.492
31-oct-96	13	0.93	0.014	0.25	0.269	0.136	2.284
13-nov-96	14	0.68	0.010	0.22	0.323	0.170	1.941
24-nov-96	15	0.46	0.007	0.14	0.304	0.158	1.630
13-dic-96	16	0.32	0.005	0.12	0.375	0.204	1.125
1-ene-97	17	0.20	0.003		0.000	0.000	0.500

Los valores del poder de mortalidad ( $k_x$ ) en ambos sitios fueron más intensos en las primeras cinco etapas del ciclo de vida (abierto: 0.164 - 0.176 y cerrado: 0.146 - 0.156) tomando en cuenta que durante este periodo sólo se desarrollan los huevos y las ninfas de primer estadio (ver Fig. 7). Al final del ciclo de vida aumenta el  $k_x$  en cada sitio, debido a la senilidad de los individuos (Fig. 7).

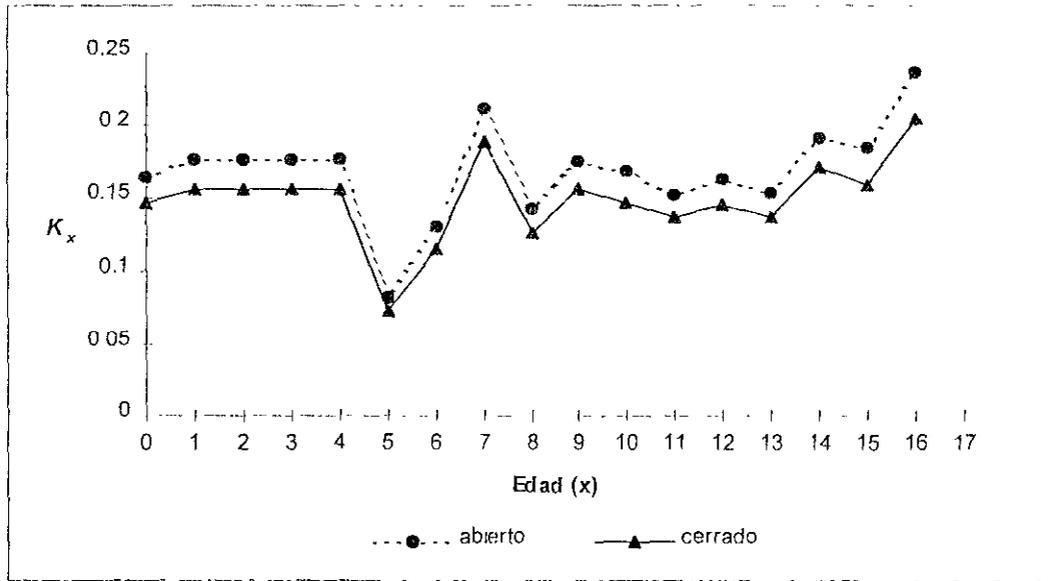


Figura 7. Variación del poder de mortalidad ( $k_x$ ) de *Sphenarium purpurascens* en dos sitios contrastantes de la Reserva del Pedregal de San Ángel durante 1996.

Se observó una diferencia entre los valores de esperanza de vida ( $e_x$ ) en ambos sitios. La mayor  $e_x$  del sitio cerrado ( $e_9 = 4.234$ ), se registró el 5 de septiembre, durante el cual se desarrollaron en mayor proporción ninfas del estadio 3, aunque están presentes sobre todo ninfas del 2º y 3º estadios (cf. Fig. 2). En el sitio abierto la  $e_x$  máxima se observó el 19 de julio ( $e_5 = 3.144$ ) en el momento en que se presentaron en mayor proporción ninfas de 2º estadio (cf. Fig. 2). En general, se observó una mayor esperanza de vida para los chapulines del sitio cerrado que para los del abierto (Fig. 8). En ambos sitios la esperanza de vida disminuyó al final del ciclo de vida del chapulín.

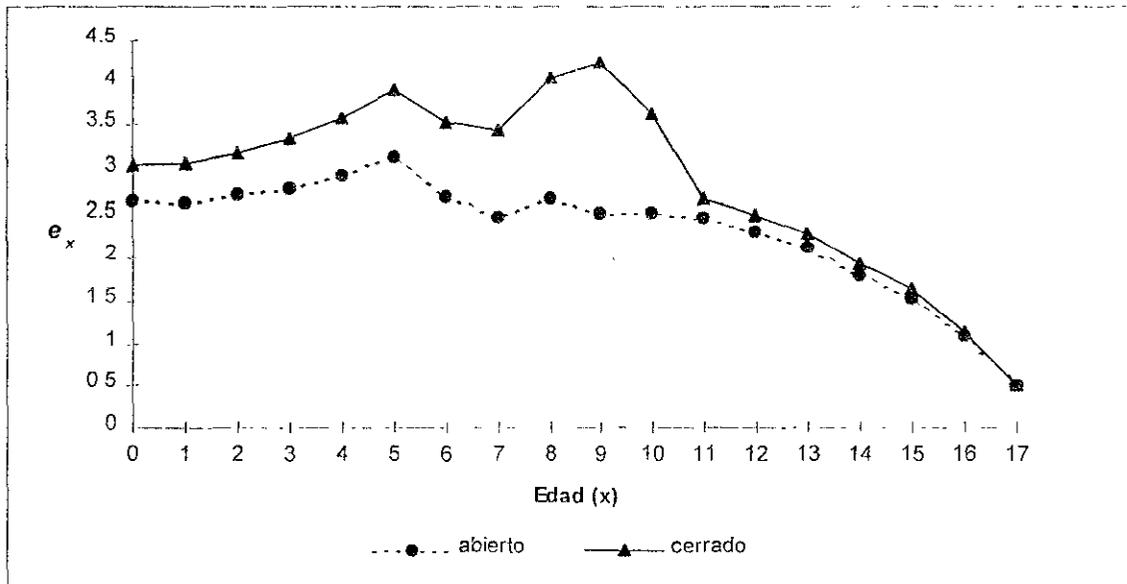


Figura 8. Variación de la esperanza de vida ( $e_x$ ) de *Sphenarium purpurascens* en dos sitios contrastantes de la Reserva del Pedregal de San Ángel durante 1996.

Los primeros registros de fecundidad se observaron a mediados de noviembre en ambos sitios (Cuadros 5). La fecundidad de las hembras del sitio abierto alcanza su máximo valor a fines de noviembre, mientras que en el cerrado, éste ocurrió en la segunda semana de diciembre (Fig. 9). El patrón temporal de fecundidad difirió significativamente entre sitios ( $\chi^2 = 28.706$ ,  $gl = 3$ ,  $P < 0.001$ ) (Fig. 9). El pico de fecundidad se presentó más tempranamente en el sitio abierto.

**Cuadro 5. Tabla de fecundidad de *Sphenarium purpurascens* en dos sitios contrastantes del Pedregal de San Ángel.**

(quincenas)	Fecha x	Abierto			Cerrado			
		$l_x$	$m_x$	$V_x$	$l_x$	$m_x$	$V_x$	
2-may-96	0	1	0 00	0 00	1	0 00	0 00	
16-may-96	1	0 685	0.00	0 00	0 715	0.00	0.00	
5-jun-96	2	0 457	0 00	0 00	0.499	0 00	0 00	
28-jun-96	3	0 304	0.00	0 00	0 348	0 00	0 00	
5-jul-96	4	0 203	0 00	0 00	0 243	0 00	0 00	
19-jul-96	5	0 135	0.00	0 00	0 169	0 00	0 00	
26-jul-96	6	0.112	0 00	0 00	0 143	0 00	0 00	
6-ago-96	7	0 083	0 00	0 00	0 110	0 00	0 00	
24-ago-96	8	0.051	0 00	0 00	0 071	0 00	0 00	
5-sept-96	9	0 036	0 00	0 00	0 053	0.00	0 00	
20-sept-96	10	0 024	0 00	0 00	0 037	0 00	0 00	
4-oct-96	11	0.016	0 00	0 00	0 027	0 00	0 00	
17-oct-96	12	0.011	0 00	0 00	0.019	0 00	0 00	
31-oct-96	13	0 008	0.00	0 00	0.014	0.00	0 00	
13-nov-97	14	0 005	77 06	0 385	0 010	25.88	0.258	
24-nov-96	15	0 003	151 4	0 454	0 007	35.56	0.249	
13-dic-96	16	0.002	14 78	0 029	0.005	63 69	0 319	
1-ene-97	17	0 002	27 00	0 027	0 003	0 00	0 00	
				$R_0 = 0.896$				
					$R_0 = 0.827$			

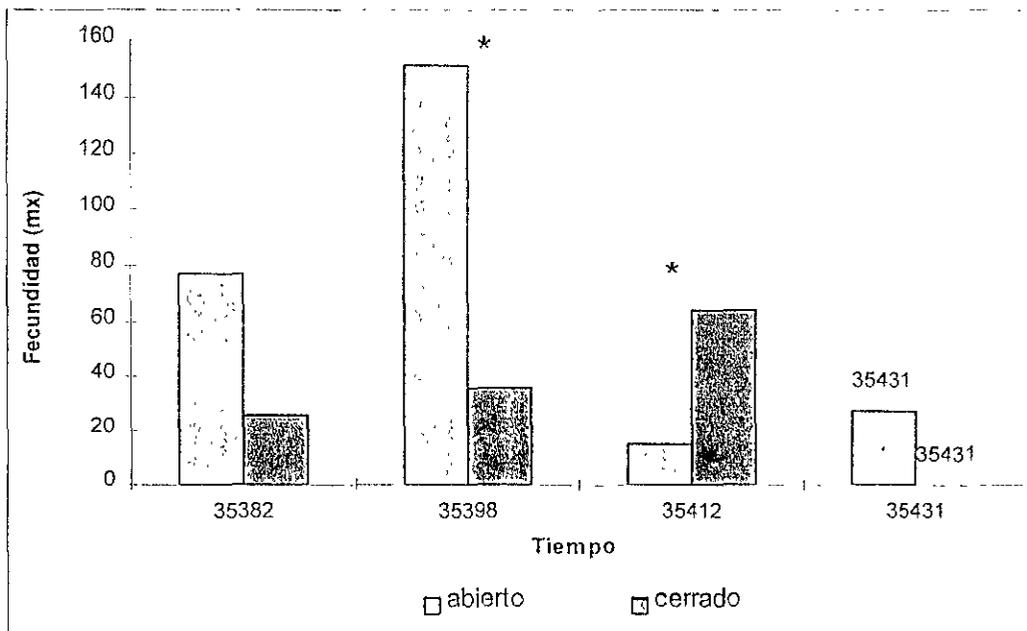


Figura 9. Variación temporal de la fecundidad de *Sphenarium purpurascens* en dos sitios contrastantes de la Reserva del Pedregal de San Angel. \*, fechas en las que se registraron diferencias significativas entre sitios (prueba de  $\chi^2$ ).

En dos fechas se detectaron diferencias significativas entre sitios en la fecundidad de las hembras: la primera fue el 29 de noviembre, en la cual la fecundidad de las hembras en el sitio abierto fue de 50 huevos, mientras que en el sitio cerrado fue de 19 huevos y, el 13 de diciembre, en la que la mayor fecundidad de hembras fue de 26 huevos en el sitio cerrado contra 5 huevos en el sitio abierto (Cuadro 6).

**Cuadro 6. Cuadro comparativo de la fecundidad de 15 hembras de *Sphenarium purpurascens* provenientes de dos sitios contrastantes. n.s.= no significativo con  $P < 0.05$ .**

Fecha	Número de huevos		$\chi^2$	P
	Abierto	Cerrado		
13-nov-1996	35	50	2.647	n.s.
24-nov-1996	50	19	13.926	<0.005
13-dic-1996	5	26	14.225	<0.005
1-ene-1997	5	0	3.572	n.s.

La tasa reproductiva neta estimada ( $R_0$ ) fue similar entre sitios, observándose que ésta fue solamente 8% más alta en el sitio abierto que la obtenida en el sitio cerrado (abierto:  $R_0 = 0.89606$ ; cerrado:  $R_0 = 0.8275$ ), encontrándose una  $R_0$  promedio estimada de 0.8618. Las diferencias entre la  $R_0$  promedio estimada fue un 11.6% más alta que la  $R_0$  observada (Cuadro 7).

**Cuadro 7. Tabla comparativa entre la tasa reproductiva neta ( $R_0$ ) observada y estimada para cada tipo de ambiente.**

$R_0$	Abierto	Cerrado	Promedio
Observada	1.0306	0.9207	0.9756
Esperada	0.8961	0.8275	0.8618

#### 6.4. Experimentos de sobrevivencia

La sobrevivencia en los encierros experimentales mostró altas tasas de mortalidad en las tres primeras semanas (22 de julio al 9 de agosto) para ambos

sitios. El valor de sobrevivencia más alto para los encierros del sitio abierto fue de 39%, mientras que en el sitio cerrado fue de 12 % (Fig. 10).

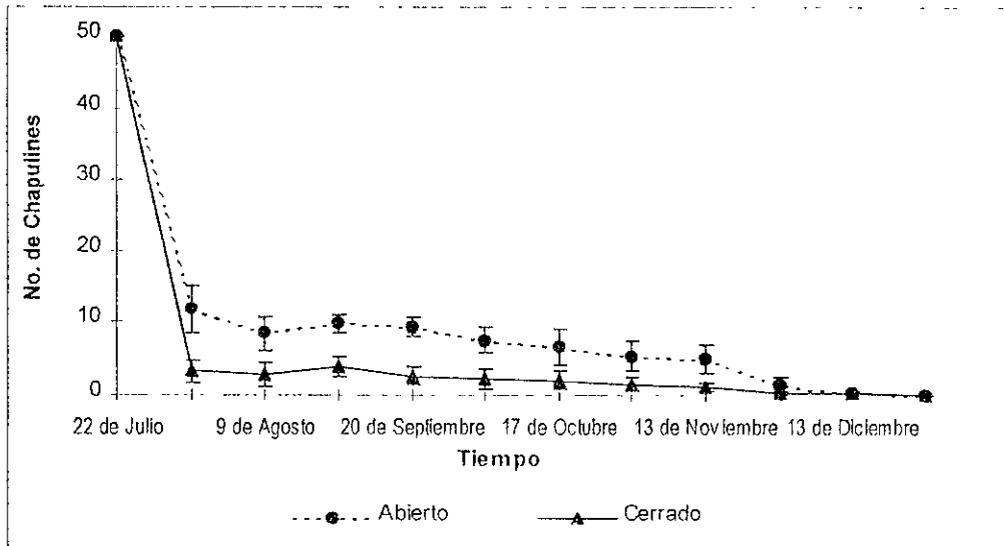


Figura 10. Curvas de sobrevivencia de *Sphenarium purpurascens* obtenidas a partir de encierros experimentales ubicados en dos sitios contrastantes de la Reserva del Pedregal de San Ángel durante 1996.

El análisis del intervalo de vida (life-span) no detectó diferencias significativas entre los sitios ( $H= 2.0747$ ,  $gl= 1$ ,  $P= 0.1498$ ). Sin embargo, al aplicar una prueba de  $\chi^2$  se encontraron diferencias significativas entre los sitios ( $\chi^2= 71.03032$ ,  $gl= 10$ ,  $P< 0.05$ ), detectándose una mayor sobrevivencia en los encierros ubicados en el sitio abierto.

### 6.5. Análisis de movilidad

La capacidad de movimiento de *Sphenarium purpurascens* aumenta conforme los chapulines crecen (Cuadro 8). La distancia promedio mínima recorrida se presentó en las ninfas de 2º estadio (0.400 m/día), mientras que la

máxima se registró para los adultos (hembras: 1.15 m/día; machos: 1.19 m/día). La distancia máxima registrada respecto al punto de liberación se registró en un macho adulto el cual recorrió 50.0 m en 6 días (Cuadro 8). Las hembras, sin embargo, se movieron como máximo 17.3 m en 8 días.

Las características de la vegetación donde se realizó el análisis de movilidad se observan en la Fig. 11. El ámbito de movilidad de los chapulines fue diferente entre las ninfas y los adultos. Las ninfas se movieron en un intervalo no mayor a los 5 m y permanecieron relativamente estáticas (Fig. 12). En contraste, los adultos se movieron a mayor distancia (hasta 50 m) y los machos parecieron tener una mayor movilidad (Fig. 13). Asimismo, la movilidad de los adultos fue muy variable, ya que algunos individuos no se movieron en un radio mayor a los 3 m, mientras que otros se movieron entre 5 y 20 m (Fig. 13).

**Cuadro 8. Movilidad de cuatro estadios ninfales y adultos de *Sphenarium purpurascens* en la Reserva del Pedregal de San Ángel. Los números entre paréntesis indican el número de días monitoreados.**

Estadio/sexo	Velocidad promedio (m/día)	Distancia máxima recorrida (m)	Velocidad máxima (m/día)
2º	0.400 (10)	4.79	0.53 (9)
3º	0.627 (13)	8.00	0.89 (9)
4º	0.708 (14)	8.80	0.88 (10)
5º	0.755 (15)	10.47	2.62 (5)
Hembra	1.150 (24)	17.30	2.16 (8)
Macho	1.190 (31)	50.0	13.75 (6)

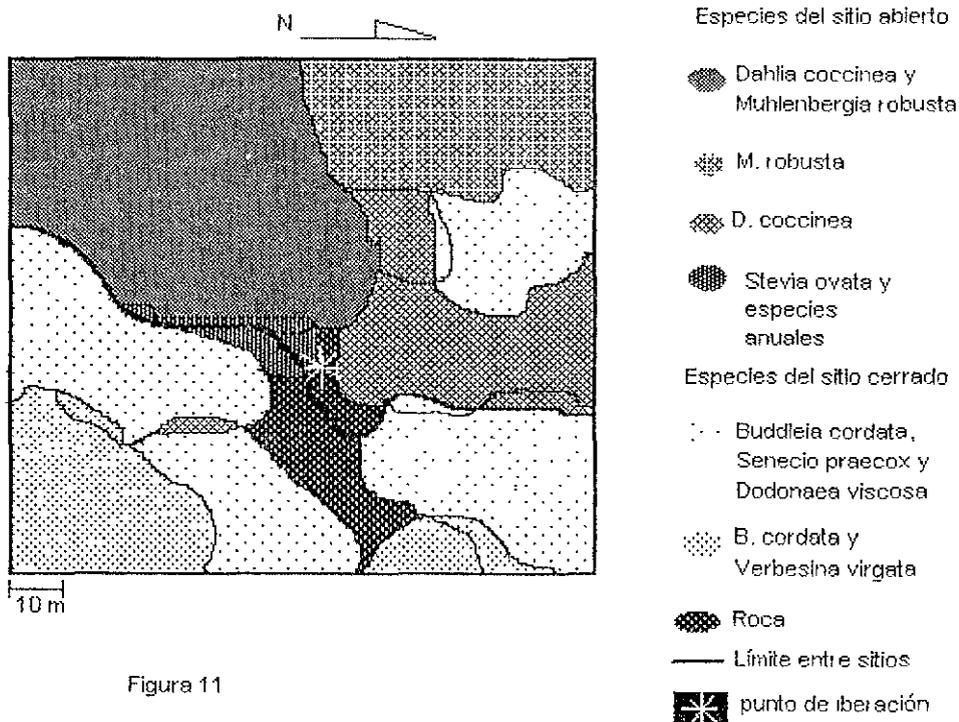


Figura 11

Figura 11. Esquema de la vegetación dominante en los sitios de liberación de chapulines dentro de la Reserva del Pedregal de San Ángel.

Las machos de *Sphenarium purpurascens* mostraron valores máximos de RMS (11.62 m) en seis días; mientras que en las hembras el valor máximo de RMS fue de 9.84 m, también en seis días (Cuadro 9). Los dos valores son muy similares y nos indican que el radio dentro del cual un chapulín se mueve no es muy grande.

En general, las ninfas no presentaron un desplazamiento hacia los sitios cerrados conforme avanzaba la temporada de lluvias, por lo que su alimentación se observó en el sitio abierto (Fig. 12); en tanto que los adultos mostraron un

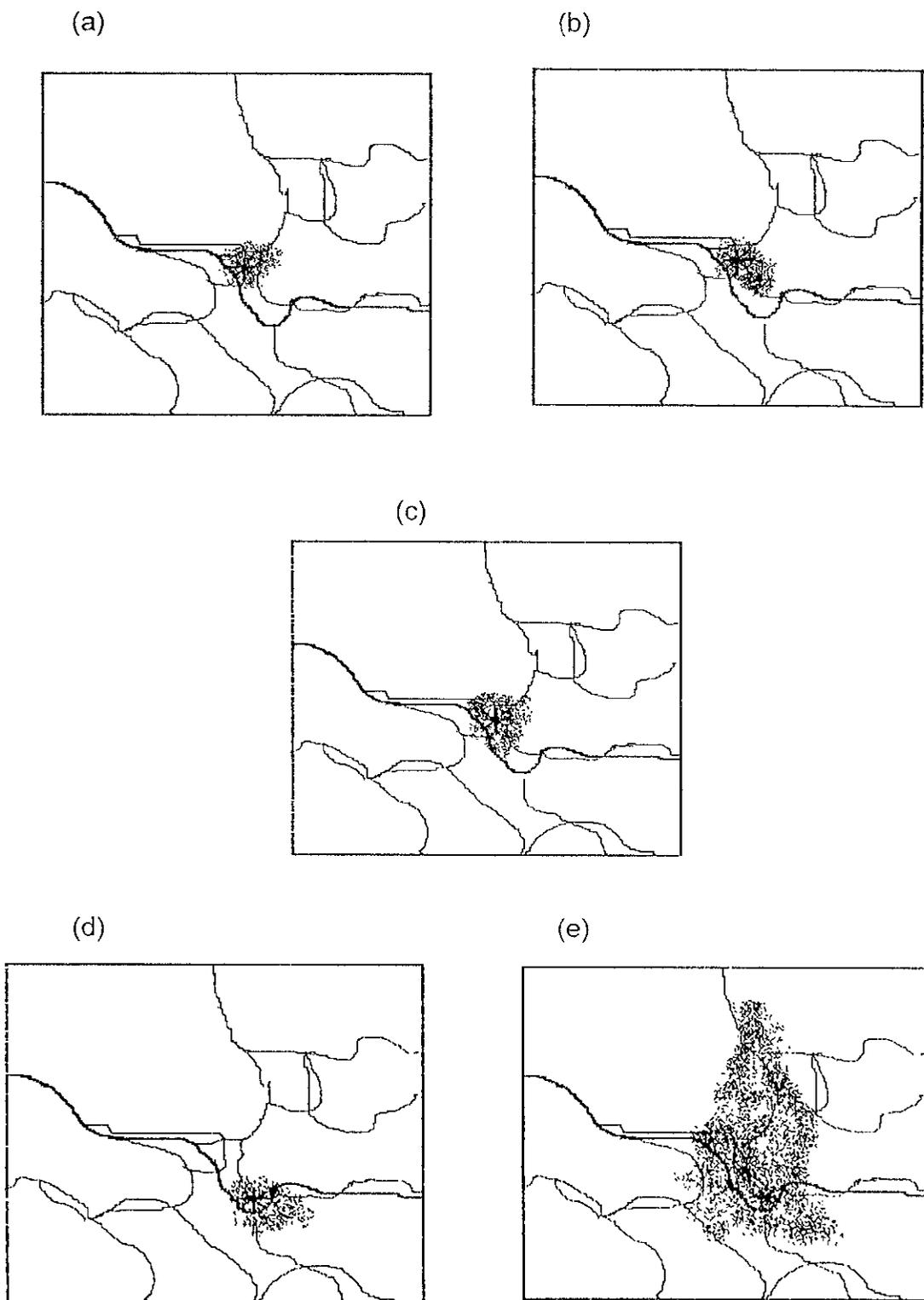


Figura 12. Ámbito espacial de movimiento de ninfas de *Sphenarium purpurascens* en la Reserva del Pedregal de San Ángel (a) segundo estadio, (b) tercer estadio, (c) cuarto estadio, (d) quinto estadio, (e) adultos. La cruz señala el punto de liberación.

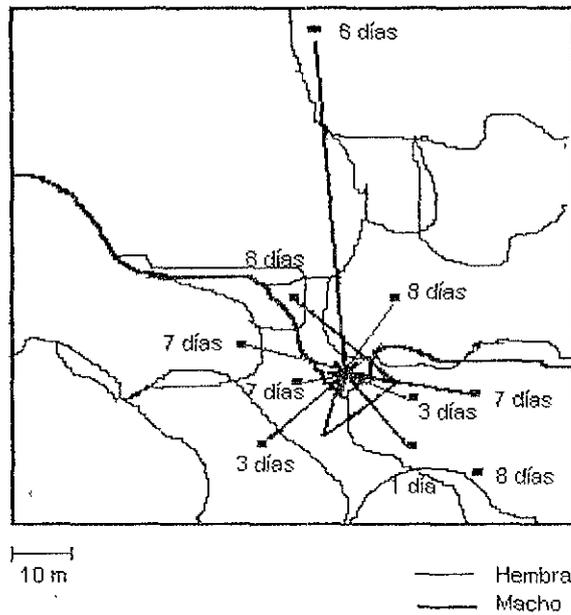


Figura 13. Ámbito espacial de movimiento de adultos de *Sphenarium purpurascens* en la Reserva del Pedregal de San Ángel. La cruz señala el punto de liberación.

## VII. Discusión

### 7.1. Densidad de huevos y reclutamiento

La densidad de huevos en los dos años de muestreo no difirió entre sitios. Existen tres razones para esto, la primera es que las hembras de ambos sitios tiene valores de fecundidad muy similares, lo cual se ve reflejado en las tasa reproductiva neta ( $R_0$ ) estimada para cada sitio (abierto :0.896; cerrado: 0.827). La segunda es que aunque aparentemente el suelo de los sitios abiertos representa un sitio óptimo para ovipositar (debido que presenta bajos niveles de humedad, lo que evita la infección por hongos), es probable que dentro de los sitios cerrados de la reserva existan sitios en suelo con características microclimáticas que también son óptimas para el desarrollo de los huevos. La tercera es que no todos los sitios abiertos son ideales para ovipositar ya que en muchas ocasiones las condiciones de estos sitios son muy extremas (mayor exposición a la radiación solar y al frío intenso) lo que origina que los huevos que se desarrollan en estos sitios presenten cierto grado de desecación que puede provocar la muerte de éstos; mientras que en los sitios cerrados gracias a que existe una mayor cobertura vegetal, los huevos se ven más protegidos. Por lo anterior podemos pensar que existe una compensación entre las hembras que ovipositan en los sitios abiertos y cerrados. Se ha sugerido que un factor de mortalidad es el aumento en la temperatura y la desecación por frío. Farrow (1982) observó que un factor que aumenta la mortalidad de *Chortoicetes terminifera* es la desecación por un exceso de temperatura. Por otro parte, las tasas de mortalidad de huevos de *Melanoplus sanguinipes* se han atribuido a una disminución en la temperatura, debidas al invierno (Sánchez y Onsager, 1988). Lo anterior también ha sido observado en los huevos de *Camnula pellucida* (Pickford, 1966b).

Por otro lado, es posible que debido al pequeño tamaño de muestra (3.75 m<sup>2</sup> muestreados en cada sitio) no se hayan observado diferencias significativas en la densidad de huevos. Sin embargo, durante las colectas de 1996, 1997 y una colecta en 1998 (obs. pers.), se detectó un mayor número de ootecas en los sitios abiertos. Esto puede deberse al hecho de que las hembras parecen tener preferencias por ovipositar en sitios abiertos, ya que esto se caracterizan por presentar bajos niveles de humedad, lo que no permite la proliferación de hongos. Se ha observado que el mayor factor de mortalidad para los huevos de algunas especies son los hongos. La sobrevivencia de los huevos de *Melanoplus bilituratus* son afectados en gran medida por cambios en la temperatura y humedad del suelo donde se desarrollan (Dempster, 1963). Otra posibilidad para explicar la diferencia en la densidad podría estar relacionada al hecho de que las ninfas que emergen en los sitios abiertos al inicio de la temporada ven favorecida su maduración sexual gracias a una mejor alimentación al tener una mayor disponibilidad de alimento, ya que en estos momentos se desarrollan en los sitios abiertos gran diversidad de plantas con hojas jóvenes. Varios trabajos muestran que la fecundidad de los chapulines es afectada por la disponibilidad y calidad del alimento. Se ha observado que la maduración sexual de *Schistocerca gregaria* se ve retrasada si es alimentada con hojas viejas de plantas que se desarrollan durante la época de sequía (Ellis *et al.*, 1965). Algo similar observó Pickford (1960) sobre *Melanoplus bilituratus*, ya que determinó que la sobrevivencia de las ninfas y la fecundidad de los adultos aumenta si las ninfas emergen al inicio de la temporada, ya que se desarrollan cuando existe una mayor disponibilidad de alimento.

La eclosión de las ninfas ocurrió en el mismo periodo en ambos sitios, aunque se observó mayor emergencia en el sitio cerrado. Sin embargo, al analizar

la fenología general de *Sphenarium purpurascens* así como el aumento en la densidad de ninfas en dos ocasiones genera la posibilidad de que la tasa de reclutamientos sea similar en ambos sitios. Este mismo aumento en la densidad de ninfas fue observado por Cano-Santana (1994), durante 1990 y 1991.

## **7.2. Densidad poblacional**

La densidad de chapulines siguió un comportamiento similar entre sitios. Las máximas densidades observada ocurrieron en la misma fecha y coinciden con las fechas observadas en otro trabajo (Cano-Santana, 1994). Durante el año de este estudio (1996) se encontró un promedio de 10.8 ind/m<sup>2</sup> en ambos sitios, en contraste, durante 1990 y 1991 se observó un promedio de 22.4 ind/m<sup>2</sup> en ambos tipos de sitios en los dos años de estudio (Cano-Santana, 1994), por lo que consideramos que durante este estudio las densidades de chapulines fueron bajas. Dichas diferencias pueden estar originadas por variaciones en la temperatura y/o humedad que se presentaron en el año anterior a 1996 . En algunas poblaciones de chapulines se ha observado una relación inversa entre la cantidad de lluvia y el tamaño de la población. Tal es el caso de poblaciones de *Melanoplus bilituratus*, *M. bivittatus* y *M. packardii* , las cuales presentan un aumento en su número si durante la temporada anterior se presentan temperaturas altas y bajos niveles de precipitación (Edwards, 1960). Así, es probable que las altas densidades observada durante el estudio de Cano-Santana (1994), se deban a que durante 1989 (año anterior al de su estudio) la precipitación anual fue en promedio 725.5 mm. En contraste, las bajas densidades de este estudio pudieron deberse a la precipitación de los dos años anteriores a 1996, ya que fueron años muy lluviosos (1994: 906.4 mm. y 1995: 977 mm.) (Camacho *et al.*, 1993)

Por otro lado, los cambios en la densidad entre sitios se pueden deber a cambios en la fenología de las plantas, ya que en el momento en que se presenta una mayor densidad en el sitio abierto, también se presentan una gran diversidad de plantas herbáceas anuales y arbustos con hojas verdes, en dicho sitios, originando una mayor densidad de chapulines en el sitio abierto; en contraste cuando la temporada de lluvias termina (a finales de octubre), los sitios cerrados aun presentan cierto grado de humedad lo que permite la permanencia de algunas plantas que son aprovechadas por los chapulines, aumentando la densidad en este sitio. Se ha observado que existe una relación muy estrecha entre la abundancia de plantas y la densidad de chapulines. Nerney y Hamilton (1969) encontraron una relación entre la abundancia de la vegetación y el incremento en la densidad de varias especies de chapulines. Esta misma relación se ha observado en *Melanoplus sanguinipes* y *Aulocara ellioti*, en una comunidad de Estados Unidos (Fielding y Brusven, 1992) donde el aumento en la densidad esta relacionado con el aumento en la biomasa de las hierbas y a las preferencias de hábitat de los chapulines.

La fenología de *Sphenarium purpurascens* no se ve afectada por el tipo de sitio donde se desarrolla, y aunque se esperaba que las ninfas mostraran un desarrollo más rápido en el sitio abierto, debido a temperaturas mayores, esto no se observó. Aunque existen diferencias en el microclima entre sitios abiertos y cerrados, estas no afectan el desarrollo de los chapulines. Las diferencias significativas se detectan el 20 de noviembre, donde existen más individuos de los dos primeros estadios ninfales en el sitio cerrado y más de los últimos tres

estadios en el sitio abierto. Ya que en las demás fechas no existen diferencias significativas, esto puede deberse a una variación individual en su tasa de crecimiento, no debida a las diferencias en el microclima entre sitios abiertos y cerrados.

Por otra parte, al promediar la fenología de los dos sitios se puede observar que se encuentra relacionada con la fenología de la comunidad vegetal. Muchos trabajos han demostrado la relación existente entre la fenología de la comunidad vegetal con la de los chapulines ( Pickford, 1966b; Nerney y Hamilton, 1969; Kemp y Osanger, 1986; Fielding y Brusven, 1995). En el caso de *Sphenarium purpurascens* las ninfas de primer estadio se desarrollan al inicio de la temporada de lluvias, en esto momentos en la reserva emergen muchas plantas, las cuales presentan hojas tiernas de las cuales las ninfas se alimentan; algo similar se ha encontrado que las ninfas de *Camnula pellucida* que emergen primero tienen una mayor disponibilidad de alimento por lo que su desarrollo y sobrevivencia se ve favorecido (Pickford, 1996b). Posteriormente, las ninfas de los siguientes estadios se alimentan de varios tipos de plantas (hierbas y arbustos) que en este momento se desarrollan en la reserva y finalmente los adultos, se alimentan de arbustos y hojas de árboles, ya que las especies herbáceas han desaparecido para fines del año.

### 7.3. Tablas de vida y de fecundidad

Las curvas de sobrevivencia mostraron un comportamiento similar entre sitios. La alta mortalidad de los huevos podría estar relacionada con factores climáticos, tales como la ausencia de humedad, ya que en el periodo de diciembre de 1995 a marzo de 1996, ésta fue muy baja (29.4 mm) para los cuatro meses (Camacho *et al.*, 1993). Esto probablemente origine el desecamiento de los huevos concluyendo con la muerte del embrión. Asimismo, se observó un mayor

poder de mortalidad ( $k_x$ ) en el sitio abierto que en el cerrado, que también se ve relacionado con los bajos niveles de humedad que se pueden presentar en estos sitios. Se ha observado que en huevos de *Chortoicetes terminifera*, un factor de mortalidad es el desecamiento de los huevos, tanto por altas tasas de evaporación, así como por inviernos muy secos (Farrow, 1982a). De igual forma tasas de mortalidad de más de 50% se han observado en *Melanoplus sanguinipes*, atribuyéndolas al desecamiento de los huevos en el invierno (Sánchez y Onsager, 1988).

Se observó que las mayores tasas de mortalidad ocurre en dos periodos, durante el desarrollo de las ninfas del primer y segundo estadios y al final de la temporada. La mortalidad observada en el primer periodo podría estar relacionada con características climáticas como la lluvia, lo que podría estar provocando altos índices de mortalidad de las ninfas. Se ha sugerido que la mortalidad de las ninfas jóvenes se ve incrementada por factores ambientales, principalmente la presencia de lluvia. Por ejemplo, se ha registrado que las ninfas de *Camnula pellucida* sufren grandes tasas de mortalidad después de la presencia de lluvias (Pickford, 1966). Por su parte, Farrow (1982a) encontró una correlación entre la mortalidad de las ninfas jóvenes y la lluvia acumulada durante este periodo. El mismo patrón de mortalidad en las ninfas jóvenes se presentó en *Chortippus brunneus* bajo condiciones de laboratorio, encontrando que factores densodependientes actúan sobre la mortalidad, siendo probable que en el campo también actúen las fuerzas densodependientes (Wall y Begon, 1986), por lo que es posible que en la población de *Sphenarium purpurascens* actúen este tipo de procesos ya que en estos momentos existen altas densidades de ninfas, pudiendo existir competencia.

Durante el segundo periodo de mortalidad, el cual se presentó en los adultos, las causas de mortalidad esto son dos, la primera ocurre en diciembre

cuando el ciclo de vida del chapulín esta terminando. En este caso los individuos mueren de vejez, esto se observa más marcado en las hembras ya que la mayoría muere después de ovipositar (Serrano y Ramos-Elorduy, 1989). El segundo factor de mortalidad podría estar relacionado con el hecho de que en este momento (diciembre), en la Reserva, la vegetación prácticamente ha desaparecido y la temporada seca ha comenzado, por lo que la disponibilidad de recursos escasea y podría existir cierto grado de competencia. Se ha observado que poblaciones de *Melanoplus femorrubrum* y *M. sanguinipes* ven afectadas su sobrevivencia debido al cambio en la disponibilidad de alimento y la existencia de competencia entre los individuos (Belovsky y Slade, 1995). Algunos trabajos muestran que la mortalidad de adultos es debida a parásitos, sin embargo en la especie de estudio no se observaron evidencias de esto.

La patrones de fecundidad difirieron entre sitios. Aunque la fecundidad en las hembras de ambos sitios comenzó al mismo tiempo, el valor máximo se presentó primero en el sitio abierto y después en el cerrado. La fecundidad máxima se presenta primero en el sitio abierto debido probablemente a que las ninfas del sitio abierto se mantuvieron mejor alimentadas, dada la presencia de gran cantidad de plantas durante la temporada de lluvias; mientras que las ninfas del sitio cerrado, vieron limitada su alimentación, ya que en estos sitios no hay tanta abundancia de plantas herbáceas, lo que se ve reflejado en sus valores de fecundidad Se ha observado que la sobrevivencia y fecundidad de los chapulines se ve afectada por la diversidad y disponibilidad de plantas de las cuales se alimentan (Uvarov, 1977). Kaufmann (1965) encontró que la amplitud de la dieta aumenta la sobrevivencia y fecundidad de *Euthystira brachyptera*. Asimismo, se ha observado que la maduración sexual de *Schistocerca gregaria* se ve retardada cuando se alimenta de follaje senil originando una disminución en su fecundidad (Ellis *et al.*, 1965) De igual forma, la fecundidad de *Camnula pellucida* es afectada

directamente por la poca disponibilidad de alimento fresco, debida a la sequía (Pickford, 1966a).

También se observó una disminución en la fecundidad en la última quincena en ambos sitios, lo cual puede deberse a una disminución en la temperatura. La disminución en la temperatura origina un decremento en la fecundidad de los chapulines, tal como lo observó Pickford (1960) sobre *Melanoplus bilituratus*, el cual redujo su fecundidad a causa de una disminución en la temperatura. Por otra parte, se ha registrado que existe una variación en la fecundidad de *Praxibulus* sp., *Kosciuscola cognatus* y *K. usitatus*, dependiendo de la altitud en la cual se distribuyen, lo cual se atribuye a la variación en condiciones ambientales como la temperatura (Dearn, 1977).

La tasa reproductiva neta ( $R_0$ ) estimada fue muy similar para ambos sitios. Aunque la fecundidad del sitio abierto es mayor, la  $R_0$  para ambos sitios fue similar debido a que al final de la temporada la fecundidad de los sitios cerrados aumenta y en estos momentos la mortalidad es mayor en el sitio abierto, además de que se observa una mayor densidad en el sitio cerrado. La  $R_0$  estimada promedio para ambos sitios nos indica que la población se encuentra cercana al equilibrio y es casi capaz de mantener su número para la siguiente generación. El valor de  $R_0$  estimado fue mayor que el observado en otras especies de chapulines, tal es el caso de *Melanoplus sanguinipes*, quien presentó una  $R_0$  de 0.6872, atribuyendo esta pérdida en su potencial reproductivo a la muerte de adultos por parasitismo (Sánchez y Onsager, 1988).

Por otra parte, la  $R_0$  observada fue mayor que la estimada al promediar ambos sitios. Esto puede estar relacionado con el hecho de que las hembras sufren estrés al entrar en condiciones de laboratorio, lo que influye en su comportamiento de oviposición, dando origen a un número menor de huevos que los observados en el campo.

#### 7.4 Experimentos de sobrevivencia

Las dos curvas de sobrevivencia se ajustan a el modelo III, propuesto por Krebs (1985). Al igual que en la sobrevivencia en el campo, se observó que la mayor mortalidad se presenta en las primeras semanas, durante el cual se desarrollan ninfas de los tres primeros estadios ninfales, posteriormente, la mortalidad se mantiene más o menos constante. Las diferencias observadas en la sobrevivencia entre los sitios fue significativa, al aplicar la prueba de  $\chi^2$ . Una causa probable de una mayor mortalidad en los encierros ubicados en el sitio cerrado puede ser una modificación en las variables microclimáticas, ya que la malla aumenta los niveles de humedad, que se ven más acentuados en este tipo de sitios; otra causa podría ser la poca cantidad de recursos en términos de biomasa de plantas herbáceas que se desarrollan en estos sitios, lo que podría ocasionar una alta competencia por recursos dando origen a una mortalidad alta, un último factor podría ser que en los encierros del sitio cerrado se observaron una gran cantidad de posibles depredadores del chapulín, tal como lagartijas y arañas (obs. pers.). Chapman y Page (1979) observaron que la mortalidad de ninfas de los primeros estadios de *Zonocerus variegatus* colocadas en cajas experimentales en el campo, es debida a la poca disponibilidad de alimento y no a las condiciones ambientales. Por otra parte, se ha observado que existe competencia intraespecífica por recursos en encierros experimentales en especies como *Melanoplus femurrubrum* (Belovsky y Slade, 1995)

#### 7.5 Movilidad de *Sphenarium purpurascens*

La movilidad de *Sphenarium purpurascens* fue menor que la registrada para muchas especies de chapulines *Melanoplus sanguinipes*, llega a desplazarse hasta 90 m en un día (Riegert *et al* , 1954). Esta diferencia radica en

el hecho de que *M. sanguinipes* es un chapulín con alas y *S. purpurascens* no. Sin embargo, otras especies con alas reducidas muestran una movilidad mayor, tal como se observó en *Camnula pellucida*, con una movilidad máxima de 30 m en un día (Joern, 1983). Sin embargo, las distancias promedio de *S. purpurascens* fueron muy parecidas a las observadas en los chapulines de Gran Bretaña. Las hembras adultas de *Omocestus viridulus* se mueven en un radio de 4.3 m mientras que los machos lo hacen en 6.7 m.

La capacidad de movimiento de *S. purpurascens* dependerá de: (a) la capacidad de locomoción terrestre y (b) la heterogeneidad del hábitat donde se desarrolla. La ausencia de alas solo le permite a *S. purpurascens* usar este medio; sin embargo, existen especies aladas que presentan capacidades de movimiento reducidas ya que pocas veces utilizan las alas para desplazarse (Brown, 1990). Por otro lado, se ha observado que la capacidad de movimiento de los chapulines depende del estado de heterogeneidad del sitio donde se desarrollan éstos (Richards y Waloff, 1954; Brown, 1990; With, 1994). Existe mucha variabilidad en la movilidad de *S. purpurascens*, lo cual puede estar relacionado al hecho de que la preferencia del hábitat es determinada de manera individual por los chapulines (Joern, 1983), y a las características de heterogeneidad ambiental que presenta la Reserva, originando una movilidad variable para cada individuo, tal como lo observó With (1994) en individuos de *Opeia obscura*, el cual se desplazaba diferencialmente dependiendo del grado de heterogeneidad ambiental.

Los cambios en las características de la vegetación en el Pedregal pueden ser un factor que determine ciertos patrones en la movilidad de *Sphenarium purpurascens*. Durante la temporada de lluvias la Reserva presenta un gran desarrollo de plantas herbáceas en los sitios abiertos (Cano-Santana, 1994) En este momento se desarrollan las ninfas de *S. purpurascens*, y ya que existe una gran diversidad de plantas herbáceas, las ninfas no necesitan moverse a sitios

alejados para encontrar alimento y un hábitat apropiado. Se ha observado que la densidad de chapulines y el desarrollo de las ninfas aumenta dependiendo de la abundancia de la vegetación (Nerney y Hamilton, 1969). Por otra parte, la mayor capacidad de movimiento de los adultos de *S. purpurascens* les confiere la capacidad de moverse entre sitios y escoger su alimento. Al final de la temporada, cuando las lluvias han terminado, la comunidad vegetal de los sitios abiertos ha muerto, en tanto que en los sitios cerrados aun quedan algunas especies con hojas verdes (obs. pers.). En este momento están presentes sólo adultos, que se mueven a los sitios cerrados para poder alimentarse en arbustos y árboles, ya que las plantas herbáceas están secas. La capacidad de movilidad de los chapulines adultos les permite incursionar sobre el dosel de los árboles, no así a las ninfas, esta es una razón más por la que las ninfas no puedan alimentarse de plantas más altas que las herbáceas (Brown, 1990). Se observó también que la mayoría de las hembras fueron más estáticas que los machos, debido probablemente al hecho de que muchas de ellas gastan sus reservas energéticas en la producción y desarrollo de los huevos y no en movilidad, además al ser fecundadas la carga de huevos implica un gasto mayor de energía al moverse.

De acuerdo a los resultados globales de movilidad se puede predecir que los parámetros demográficos estimados para *S. purpurascens* no se ve afectada por el movimiento de los individuos, por lo cual se puede decir que son poblaciones más o menos cerradas (i.e., sin migraciones).

### **7.6 Heterogeneidad ambiental y dinámica poblacional de *Sphenarium purpurascens***

La Reserva del Pedregal se caracteriza por su gran heterogeneidad ambiental y espacial, lo que ha originado una acumulación diferencial de suelo en los sitios abiertos y cerrados. Esto ha ocasionado un estado sucesional de la

vegetación dependiente del tipo de sitio donde se desarrolle, generando una distribución diferencial de la vegetación en dichos sitios (Cano-Santana, 1994). Asimismo, las variaciones estacionales de la Reserva aumentan dicha heterogeneidad. Muchas especies de plantas herbáceas anuales y efímeras se desarrollan sólo durante la temporada de lluvias (Cano-Santana, 1994); mientras que durante la temporada de secas la mayoría de las especies que están presentes pierden sus hojas.

Debido a las características del Pedregal muchos de los factores ambientales y microambientales varían a lo largo del año, de la misma manera en que lo hacen las características de la vegetación. Muchos trabajos han demostrado el efecto de la variación de los factores físicos sobre parámetros demográficos como la sobrevivencia y la fecundidad (Pickford, 1960; Pickford, 1966a,b; Sánchez y Osanger, 1988), y otros el efecto de la calidad y disponibilidad de alimento sobre los mismos parámetros (Pickford, 1960; Ellis *et al.* 1965; Kemp y Osanger, 1986; Fielding y Brusven, 1995).

En el caso de la población de *Sphenarium purpurascens*, parece ser que las características heterogéneas de la Reserva afectan de manera muy ligera los parámetros demográficos de la población global. Se observaron diferencias marcadas en la densidad de chapulines durante la temporada de lluvias y la temporada seca. Las bajas densidades observadas en el sitio cerrado durante la temporada de lluvias, se ven compensadas por las menores densidades observadas en los sitios abiertos en la temporada de secas. Se observaron diferencias en la mortalidad de huevos entre sitios, así el sitio abierto mostró una mayor mortalidad debida probablemente a la sequía que prevaleció antes de la eclosión de las ninfas y que también se ve reflejado en una mayor tasa de reclutamiento en el sitio cerrado. Otro parámetro que varió fue la fecundidad, ya que sus valores máximos se presentaron primero en los sitios abiertos. Esto

puede deberse a que las ninfas al inicio de la temporada cuentan con una mejor disponibilidad de alimento en dichos sitios. Un último parámetro que difirió entre sitios fue el valor de esperanza de vida ( $e_x$ ), ya que las ninfas y adultos del sitio cerrado tuvieron una mayor  $e_x$ , probablemente para resistir la escasa disponibilidad de alimentos al inicio y mitad de la temporada, que al final se ve compensada, ya que durante el otoño existe una mayor disponibilidad de alimentos en estos sitios.

La diferencia en las densidades entre sitios podría ser un reflejo de un movimiento de ninfas y adultos entre sitios; sin embargo, las ninfas parecen no tener la capacidad de moverse mucho buscando condiciones favorables. En el caso de los adultos, éstos sí tienen una capacidad mayor de movimiento, aunque nuestros resultados muestran que pocos son los que se mueven entre sitios contrastantes.

Se puede sugerir que la dinámica poblacional de *Sphenarium purpurascens* tiene componentes demográficos que son afectados por factores ambientales y/o microambientales (sobrevivencia y patrones temporales de fecundidad), mientras que otros no son afectados. Esta variación en los parámetros no afecta de manera decisiva sobre la dinámica poblacional de toda la población de la reserva. Asimismo, es necesario conocer el papel de los factores bióticos (competencia, depredación, parasitismo, entre otros) en los diferentes ambientes, para saber si estos contribuyen a las diferentes tasas de mortalidad observadas o sobre los patrones de fecundidad de ambos sitios. Finalmente, se puede considerar que la dinámica poblacional de insectos que se desarrollan en un ambiente heterogéneo debe analizarse de manera independiente (considerando factores biótico y abióticos, en cada sitio contrastante) y reconocer si esto afecta la dinámica global de la población.

### VIII. Literatura citada

- Álvarez, J., J. Carabias, J. Meave, P. Moreno-Casasola, D. Nava, F. Rodríguez; C. Tovar y A. Valiente. 1982. *Proyecto para la creación de una reserva en el Pedregal de San Ángel*. Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México.
- Andrewartha, H.G. y L.C. Birch. 1954. *The Distribution and Abundance of Animals*. University of Chicago Press, Chicago.
- Anaya-Merchant, C. (En prep.). Variación temporal de los niveles de herbivoría de las Compositae del Pedregal de San Ángel, México. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México.
- Arizmendi, M.C., A. Espinoza y J.F. Ornelas. 1994. Las Aves del Pedregal de San Ángel. Pp. 239-260. En: Rojo, A. (comp.). *Reserva Ecológica el Pedregal de San Ángel: Ecología, Historia Natural y Manejo*. U.N.A.M., México.
- Begon, M. 1983. Grasshopper populations and weather: The effects of insolation on *Chorthippus brunneus*. *Ecol. Entomol.* 8: 361-370.
- Begon, M., J.L. Harper y C.L. Townsend. 1990. *Ecology. Individuals, Populations and Communities*. Blackwell Sci. Pub., Londres.
- Belovsky, G.E. 1986. Generalist herbivore foraging and its role in competitive interaction. *Am. Zool.* 26:51-69
- Belovsky, G.E. y J.B. Slade, 1995. Dynamics of two Montana grasshopper populations: relationships among weather, food abundance and intraespecific competition. *Oecologia* 101: 383-396.
- Bellows, T. S. Jr. 1986a. Impact of developmental variance on behavior of models for insects populations. I. Models for populations with unrestricted growth. *Res. Popul. Ecol.* 28: 41-49.
- Bellows, T. S. Jr. 1986b. Impact of developmental variance on behavior of models for insects populations. II. Models for populations with density dependent restrictions on growth. *Res. Popul. Ecol.* 28: 63-67.
- Bernays, E.A. y R.F. Chapman. 1978. Plant chemistry and acridoid feeding behaviour. Pp. 99-141. En J.B. Harborne (ed.) *Biochemical Aspects of plant and Animal Coevolution*. Academic Press, Londres

- Berryman, A. A., N. C. Stenseth, y A. S. Isaev. 1987. Natural regulation of herbivorous forest insect population. *Oecologia* 71: 174-184.
- Brown, V. K. 1990. *Grasshoppers*. Ritchmond Pub. Co., Inglaterra.
- Camacho, J, F. Hernández y S. Pacheco. 1993. *Boletín Meteorológico*. U.N.A.M., México.
- Carrillo, T.C. 1995. *El Pedregal de San Ángel*. U.N.A.M., México.
- Cano-Santana, Z. 1994. Flujo de energía a través de *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Acrididae) y productividad primaria neta aérea en una comunidad xerófila. Tesis doctoral. Centro de Ecología, U. N. A. M., México.
- Cano-Santana, Z. 1997. Identificación de los estadios de desarrollo de *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae) por el tamaño de su cabeza. *Folia Entomol. Mex.* 100: 65-66.
- Cano-Santana, Z. y J. Meave. 1996. Sucesión primaria en derrames volcánicos: el caso del Xitle. *Ciencias* 41: 58-68.
- Cano-Santana, Z. y K. Oyama. 1994. ámbito de hospederos de tres especies de insectos herbívoros de *Wigandia urens* (Hydrophyllaceae). *Southwest. Entomol.* 19: 167-172.
- Cappuccino, N. y P. Kareiva. 1985. Coping with a capricious environment: a population study of the rare woodland butterfly, *Pieris virginiensis*. *Ecology* 66: 152-161.
- Chapman, R. F. y W. W. Page. 1979. Factors affecting the mortality of the grasshopper, *Zonocerus variegatus*, in Southern Nigeria. *J. Anim. Ecol.* 48: 271-288.
- Chapman, R. F. 1990. Food Selection. Pp. : 39-72. En: Chapman, R. F. y A. Joern (eds.). *Biology of Grasshoppers*. Wiley-Interscience, Nueva York.
- Chapman, R.F. 1976. *A Biology of Locust*. Camelot , Londres.
- Choudhuri, J.C.B. 1962. Experimental studies on the oviposition behaviour of *Omocestus viridulus* (Linn) (Order Orthoptera). *Agra University of Journal Research* 11: 241-249
- Clark, D.P. 1962. An Analysis of dispersal and movement in *Phaulacridium vitalum* (Sjost.). *Aust. J. Zool* 10: 382-399

- Crawley, M.J. 1983. *Herbivory. The dynamics of animal-plant interactions.* University of California Press. Berkeley.
- Cueva-Del Castillo, R. 1994. Protandria y conducta de apareo de *Sphenarium purpurascens*. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México.
- Dearn, J. M. 1977. Variable life history characteristics along an altitudinal gradient in three species of Australian grasshopper. *Oecologia* 28: 67-85.
- Dempster, J. P. 1963. The populations dynamics of grasshoppers und locusts. *Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc.* 38: 490-529.
- Denis, D.W. y R.J. Lavigne. 1975. Comparative behavior of Wyoming robber flies (Diptera: Asilidae). II. *Wyo. Agric. Exp. Stn. Sci. Mon.* 30.
- Edwards, R. 1960. Relationship between Grasshopper Abundance and Weather Conditions in Saskatchewan, 1930-1958. *Can. Entomol.* 92: 619-624.
- Ehrlich, P.R., D.E. Breedlove, P.F. Brussard, y M.A. Sharp. 1972. Weather and the "regulation" of subalpine populations. *Ecology* 53:243-247.
- Ellis, P. E., D. B. Carlisle y D. J. Osborne. 1965. Desert locust: Sexual maturation delayed by feeding on senescent vegetation. *Science* 149: 546-547.
- Erlandson, M.A., Al. B. Ewen, M.K. Mukerji y C. Gillot. 1986. Susceptibility of immature stages of *Melanoplus sanguinipes* (Fab.) (Orthoptera. Acrididae) to *Nosema cuneatum* (Microsporida: Nosematidae) and its effects on host fecundity. *Can. Ent.* 118: 29-35.
- Evans, E.W. 1989. Interspecific interactions among phytophagous insects of tallgrass prairie: An experimental test. *Ecology* 70: 435-444.
- Evans, E.W. 1995. Interactions among grasshoppers (Orthoptera. Acrididae) in intermountain grassland of western North America. *Oikos* 73: 73-78.
- Ewen A: B. y M. K. Mukerji. 1980. Evaluation of *Nosema locustae* (Microsporidia) as a control agent of grasshopper populations in Saskatchewan. *J. Inverteb. Pathol.* 35: 295-303.
- Farrow, R.A. 1975. The african migratory locust in its main outbreak area of the middle Niger: Quantitative studies of solitary populations in relations to environmental factors. *Locusta* 11.

- Farrow, R. A. 1982a. Population dynamics of the Australian plague locust, *Chortoicetes terminifera* (Walker), in Central New South Wales. II. Factors influencing natality and survival. *Aust. J. Zool.* 30: 199-222.
- Farrow, R. A. 1982b. Population dynamics of the Australian plague locust, *Chortoicetes terminifera* (Walker), in Central New South Wales. III. Analysis of population processes. *Aust. J. Zool.* 30: 569-579.
- Farrow, R.A. 1990. Flight and Migration in Acridoids. Pp. 227-314. En: Chapman, R. F. y A. Joern (eds.). *Biology of Grasshoppers*. Wiley, Nueva York.
- Fielding, D.J. y M.A. Brusven. 1992. Food and habitat preference of *Melanoplus sanguinipes* y *Aulocara ellioti* (Orthoptera: Acrididae) on disturbed rangeland in Southern Idaho. *J. Econ. Entomol.* 85: 783-788.
- Fielding, D. J. y M. A. Brusven. 1995. Ecological correlates between rangeland grasshopper (Orthoptera: Acrididae) and plant communities of Southern Idaho. *Environ. Entomol.* 24: 1432-1441.
- García, E. 1964. *Modificaciones al Sistema de Clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana)*. García, México.
- Greathead, D.J. 1966. A brief survey of the effects of biotic factors on populations of the desert locust. *J. Appl. Ecol.* 3: 239-250.
- Hairston, N.G. 1989. *Ecological Experiments*. Cambridge, Londres
- Hayes, J.L. 1981. The population ecology of a natural population of the pierid butterfly *Colias alexandra*. *Oecologia* 49. 188-200.
- Herrera, A.L. y L. Almeida. 1994. Relaciones fitogeográficas de la flora vascular de la Reserva del Pedregal de San Ángel. Pp. 83-89. En: Rojo, A. (comp.). *Reserva Ecológica el Pedregal de San Ángel: Ecología, Historia Natural y Manejo*. U.N.A.M., México.
- Joern, A. y S. B. Gaines. 1990. Population dynamics and regulation in Grasshoppers. Pp. 415-482. En: Chapman, R. F. y A. Joern (eds.). *Biology of grasshoppers*. Wiley, Nueva York.
- Joern, A. 1979. Resource utilization and community structure in assemblages of arid grassland grasshoppers (Orthoptera: Acrididae). *Trans. Am. Entomol. Soc.* 105: 253-300.

- Joern, A. y N.T. Rudd. 1982. Impact of predation by the robber fly *Proctacanthus milbertii* (Diptera: Asilidae) on grasshopper (Orthoptera: Acrididae) populations. *Oecologia* 55: 42-46.
- Joern, A. 1983. Small-scale displacements of grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) within arid grassland. *J. Kansas Entomol. Soc.* 56: 131-139
- Kareiva, P. 1986. Patchiness, dispersal, and species interactions: Consequences for communities of herbivorous insects. Pp.192-206. En: Diamond, J. y T. Case (eds). *Community Ecology*. Harper & Row, Nueva York.
- Kaushal, B.R. y P.C. Joshi. 1991. Energy dynamics of grasshoppers population in a temperate grassland community in India. *Aust. J. Ecol.* 16: 295-300.
- Kemp, W. P. y J. A. Osanger. 1986. Rangeland grasshopper (Orthoptera: Acrididae): Modeling phenology of natural populations of six species. *Environ. Entomol.* 15: 924-930.
- Kemp, W. P. y B. Dennis. 1989. Development of two rangeland grasshopper at constant temperatures: Development thresholds revisited. *Can. Entomol.* 121: 363-371.
- Kevan, D. K. 1977. The American Pyrgomorphidae. *Rev. Soc. Ent. Argentina* 36: 3-28.
- Krebs, J. C. 1985. *Ecología: Estudio de la Distribución y Abundancia*. Harla, México.
- MacGregor, R y O. Gutiérrez. 1983. Guía de insectos nocivos para la agricultura de México. Alhambra Mexicana, México.
- Márquez, 1968. Contribución al estudio de los ortópteros de México. IV. Ortópteros del Pedregal de San Angel, Villa Obregón, D.F. *An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México, Ser. Zool.* 39: 107-112.
- McCaffery, A.R., A.G. Cook, W.W. Page y T.J. Perfect. 1978. Utilization of food by *Zonocerus variegatus* (L.) (Orthoptera: Pyrgomorphyidae). *Bull. ent. Res.* 68: 589-606.
- McGinnis, A.J. y R. Kasting. 1966. Comparison of tissues from solid- and hollow-stemmed spring weaths during growth. IV Apparent dry matter utilisation and nitrogen balance in the two striped grasshopper, *Melanoplus bivittatus* (Say). *J. Insect Physiol.* 12: 671-678.

- Méndez, D.R. y J. Montoya. 1993. "Los chapulineros": colecta, preparación y consumo del chapulín *Sphenarium purpurascens* Charpentier (Orthoptera: Acrididae). Pp. 38-39. En: Valenzuela, J. y L. Delgado (eds.) *Res. XXVIII Cong. Nal. Entomol.*, México.
- Milne, A. 1957. The natural control of insect populations. *Can. Entomol.* 89: 193-213.
- Mukerji, M. K. y S. H. Cage. 1978. A model for estimating hatch and mortality of grasshopper egg populations based on soil moisture and heat. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 71: 183-190.
- Mukerji, M. K. y R. L. Randall. 1975. Estimation of embryonic development in populations of *Melanoplus sanguinipes* (Fabr.) (Orthoptera: Acrididae) in the fall. *Acrida* 4: 9-18.
- Negrete, A. y J. Soberón. 1994. Los mamíferos silvestres de la Reserva Ecológica El Pedregal. Pp. 219-228. En: Rojo, A. (comp.). *Reserva Ecológica el Pedregal de San Ángel: Ecología, Historia Natural y Manejo*. U.N.A.M., México.
- Nerney, N.J. y A.G. Hamilton. 1969. Effects of Rainfall on range forage and populations of grasshoppers, San Carlos Apache Indian Reservation, Arizona. *J. Econ. Entomol.* 62: 329-333.
- Nicholson, A.J. 1954. An outline of the dynamics of animals populations. *Aust. J. Zool.* 2: 9-65.
- Oyama, K. , Z. Cano-Santana y S. Carceaga. 1994. Estudios sobre la interacción herbívoro-planta en el Pedregal de San Ángel, D.F. Pp. 301-311. En: Rojo, A. (comp.). *Reserva Ecológica "El Pedregal" de San Angel: Ecología, Historia Natural y Manejo*. U.N.A.M., México.
- Parmenter, R. R., J. A. McMahon y C.A.B. Gilbert. 1991. Early sucesional patterns of arthropod recolonization on reclaimed Wyoming strip mines: the grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) and allied faunas (Orthoptera: Grillacrididae, Tettigonidae). *Environ. Entomol.* 20: 135-142.
- Pickford, R. 1960. Survival, fecundity and population growth of *Melanoplus bilituratus* (Wlk.) (Orthoptera. Acrididae) in relation to date of hatching. *Can. Entomol.* 92: 1-10.
- Pickford, R. 1966a. Development, survival and reproduction of *Camnula pellucida* (Scudder) (Orthoptera: Acrididae) in relation to climatic conditions. *Can. Entomol.* 98: 158-169

- Pickford, R. 1966b. The influence of date of oviposition and climatic conditions on the hatching of *Camnula pellucida* (Orthoptera: Acrididae). *Can. Entomol.* 98: 1145-1159.
- Ponder, F., Jr. 1980. Rabbits and Grasshoppers: vectors of endomycorrhizal fungi on new coal mine spoil. USDA Forest Service Research. Note NC-250.
- Price, P.W. 1984. *Insect Ecology*. Wiley-Interscience Pub., Nueva York.
- Pyke, D.A. y J. N. Thompson. 1986. Statical analysis of survival and removal rate experiments. *Ecology* 67: 240-245.
- Riegert, P.W. , A. Fuller y L. G. Putnam. 1954. Studies on dispersal of grasshoppers (Acrididae) tagged with phosphorous-32. *Can. Entomol.* 86: 223-232.
- Rios-Casanova, L. 1993. Análisis espacial y temporal de la comunidad de artrópodos epífitos del Pedregal de San Ángel, D.F. (México). Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. U.N.A.M.
- Rios-Casanova, L. y Z. Cano-Santana. 1994. Análisis cuantitativo de los artrópodos epífitos del Pedregal de San Ángel. Pp. 275-282. En: Rojo, A. (comp.). *Reserva Ecológica "El Pedregal" de San Angel: Ecología, Historia Natural y Manejo*. U.N.A.M., México.
- Rzedowski, J. 1954. Vegetación del Pedregal de San Ángel. *An. Esc. Nac. Cien. Biol. I.P.N., México* 8: 59-159.
- Sanchez N. E. y J. A. Onsanger. 1988. Life history parameters in *Melanoplus sanguinipes* (F.) in two crested wheatgrass pastures. *Can. Entomol.* 120: 39-44.
- Serrano, G. y J. Ramos-Elorduy. 1989. Biología de *Sphenarium purpurascens* Charpentier y algunos aspectos de su comportamiento (Orthoptera: Acrididae). *An. Inst. Biol. UNAM. México.* 59: 139-152
- Smalley, A. E. 1960. Energy flow of a salth marsh grasshopper population. *Ecology* 41: 672-677.
- Soberón, J.M.; M De la Cruz y G. Jiménez. 1991. Ecología hipotética de la Reserva del Pedregal de San Angel. *Ciencia y Desarrollo* 17: 25-38.
- Southwood, T.R.E. 1978. *Ecological Methods*. Chapman Hall, Londres.

- Tauber, M. J., C. A. Tauber, y S. Masaki. 1986. *Seasonal Adaptations of Insects*. Oxford University, Londres.
- Tovar, S.E. y P.C. Mendoza. 1996. Ecología de Forrajeo de *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Acrididae) en la Reserva del Pedregal de San Ángel, México, D.F. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. U.N.A.M., México.
- Uvarov, B. P. 1977. *Grasshopper and locusts*, vol. 2. Centre of Overseas Pest Research, Londres.
- Valiente-Banuet, A. y E. De Luna. 1990. Una lista florística para la Reserva del Pedregal de San Ángel. *Acta Bot. Mex.* 9: 13-30.
- Varley, G. C., G. R. Gradwell y M. P. Hassell. 1973. *Insect Population Ecology*. Blackwell, Londres.
- Wagner, T.L., H. Wu, P.J.H. Sharpe, R.M. Schoolfield y R.N. Coulson. 1984. Modeling insect development rates: A Literature review and application of a biophysical model. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 77: 208-225.
- Wall, R. y M. Begon. 1986. Population density, phenotype and mortality in the grasshopper *Chorthippus brunneus*. *Ecol. Entomol.* 11: 445-456.
- Waloff, N. 1972. Some thoughts on the studies of populations dynamics of Acridoids. *Proc. Int. Study Conf. Curr. Future Probl. Acridology 1970*: 355-358.
- Warner, N. J., M. F. Allen y J. A. MacMahon. 1987. Dispersal agents of vesicular-arbuscular mycorrhizae fungi in a disturbed arid ecosystem. *Mycologia* 79:721-730.
- Zar, J.H. 1984. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, Nueva Jersey.