



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Facultad de Ciencias

EFFECTO DE LA FECHA DE ECLOSIÓN SOBRE
EL DESEMPEÑO DE *Sphenarium purpurascens*
(ORTHOPTERA: PYRGOMORPHIDAE): EL PAPEL
DE LA CALIDAD DE LA DIETA

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)

P R E S E N T A

EDGAR CAMACHO CASTILLO

DIRECTOR DE TESIS: DR. ZENÓN CAMINO SANTANA

MÉXICO, DF.



NOVIEMBRE, 2005

COORDINACIÓN

0350085



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.



Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recopilación.

NOMBRE: Edgar Camacho Castillo

FECHA: 9 - noviembre - 2005

FIRMA: [Firma]

Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 27 de junio del 2005, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) del(a) alumno(a) **CAMACHO CASTILLO EDGAR** con número de cuenta **89224197** con la tesis titulada: **Efecto de la fecha de eclosión sobre el desempeño de *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae); el papel de la calidad de la dieta, bajo la dirección del(a) Dr. Zenón Cano Santana.**

Presidente: Dr. Alberto Ken Oyama Nakagawa
Vocal: Dr. Raúl Cueva del Castillo Mendoza
Secretario: Dr. Zenón Cano Santana
Suplente: Dr. Santiago Zaragoza Caballero
Suplente: Dr. Juan Núñez Farfán

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Ciudad Universitaria, D.F., a 3 de noviembre del 2005

[Firma]
Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo de tesis fue desarrollado mientras contaba con una Beca-Crédito de CONACyT, sin el cual no hubiera sido posible realizar el trabajo experimental ni la mayor parte del manuscrito.

Agradezco de forma infinita la paciencia de mi asesor el Dr. Zenón Cano Santana, que no obstante el pasar de los años, me ha dado confianza para finalizar los procesos truncados. Su enseñanza ha ido mas allá de lo académico y por eso existe un agradecimiento especial.

Les agradezco al Dr. Juan Núñez Farfán y al Dr. Ken Oyama Nakagawa su participación en mi Comité Tutorial, sus las revisiones y comentarios durante el desarrollo de la tesis, y en este último año, lo que mejoro sustancialmente este trabajo.

Agradezco enormemente la revisión del manuscrito por el resto del jurado, el Dr. Raúl Cueva del Castillo y el Dr. Santiago Zaragoza Caballero, en especial gracias por su confianza, lo que permitió concluir con este proceso.

Un agradecimiento a todas las personas que participaron en campo y en el laboratorio para cultivar, pesar y alimentar chapulines.

DEDICATORIA

A MIS TRES AMADOS HIJOS

A MI AMADA ESPOSA

INDICE

	Página
Resumen/Abstract	1
I. Introducción	3
II. Objetivo e hipótesis	9
III. Sistema de Estudio	10
IV. Sitio de Estudio	12
V. Materiales y métodos	14
VI. Resultados	18
VII. Discusión	31
Conclusiones	44
Literatura citada	45
Apéndice 1	53

RESUMEN

La variabilidad en las plantas y los animales tiene orígenes diversos y sus efectos son bidireccionales. La variación temporal o estacional de las plantas es de gran relevancia para los herbívoros que hacen uso de ellas. La respuesta de los insectos herbívoros a los cambios en la disponibilidad de alimento impacta sobre sus atributos demográficos y dinámica poblacional. En este trabajo se estudió la relación entre la fecha de eclosión de *Sphenarium purpurascens* y su desempeño en función de su sobrevivencia, desarrollo, crecimiento, tamaño final del adulto, proporción sexual y fecundidad. Se tomaron individuos de dos cohortes con diferentes fechas de eclosión: temprana y tardía y se cultivaron individualmente. Cada cohorte fue alimentada de acuerdo a la fenología de uso de las plantas en la Reserva del Pedregal de San Ángel. Los estadios ninfales 2, 3 y 4 de la cohorte temprana presentaron un desarrollo más acelerado que las ninfas tardías (19 días menos en promedio). Las ninfas de la cohorte temprana presentaron una mayor ganancia de peso que las ninfas de la cohorte tardía y una longitud del fémur 10% más alta. Se observaron diferencias en la fecundidad entre ambas cohortes, donde las hembras tempranas produjeron el doble de número de huevos que las hembras tardías. Se observó que las preferencias de uso de plantas en campo por parte de *S. purpurascens* cambiaron a lo largo de la temporada. Durante el inicio de la temporada (junio-julio) existen preferencias por el uso como alimento de la especie *Dahlia coccinea*, la cual exhibe hojas jóvenes y suaves para la cohorte temprana, mientras que al final de la temporada (octubre-diciembre) existen preferencias por usar especies como el arbusto *Eupatorium petiolare*. Los chapulines de la cohorte temprana mostraron un mejor desempeño (desarrollo, crecimiento, tamaño del adulto y fecundidad) que los chapulines de la cohorte tardía. La alimentación diferencial para cada cohorte responde a los cambios estacionales en la disponibilidad de alimento en la Reserva del Pedregal de San Ángel y sus efectos son importante en la respuesta demográfica de la población de *Sphenarium purpurascens*.

ABSTRACT

The plant and animal variability gave diverse origin and bidirectional effects. The temporal and seasonal variation in plants is very important for the herbivores. The insect herbivores response to food availability affected the demographic features and population dynamic. I examined the relationship between emergence date and survival, development, growth, adult final size, sexual ratio and fecundity of *Sphenarium purpurascens*. I selected two cohorts with different emergence date: earliest and latest, I cultured single individual under controlled conditions. Each cohort was feed agreed to phenological changes in the vegetal community of "Reserva del Pedregal de San Ángel". The ninfal stage 2, 3 and 4 in the early cohort showed very fast development that latest cohort (mean: 19 days). The earliest nymphs keep a major weight gain that latest nymphs and the femur length was 10 % more great in the earliest adulthood. The female earliest produced twice of eggs that female latest. I observed differential preferences in *S. purpurascens* to use plants a long season. In the beginning season (june-july) the grasshopper encounter species like *Dahlia coccinea*, with young and palatable leaves, while in end season (october-december), the preference change to species like *Eupatorium petiolare*. The early grasshopper showed a best performance (development, growth, adulthood size and fecundity) that latest grasshopper. The differential supply for each cohort respond to change a seasonal availability in "Reserva del Pedregal de San Ángel" and effects are very important in the demographic attribute of *Sphenarium purpurascens*.

I. INTRODUCCIÓN

1.1 La variabilidad en la interacción entre los herbívoros y las plantas como recursos

La variabilidad en las plantas y los animales tiene orígenes diversos y sus efectos son bidireccionales. Los orígenes de la heterogeneidad ambiental se agrupan por una parte en factores abióticos (como la temperatura, la humedad y la precipitación), así como en las interacciones biológicas (la disponibilidad de alimento, la competencia y la depredación, entre otras) (Dempster, 1963; Joern y Gaines, 1990; Hunter y Price, 1992).

Hunter y Price (1992) consideran cuatro patrones de variabilidad en las plantas que tienen gran relevancia para los animales que hacen uso de ellas, según se propone a continuación:

i) Su *presencia o ausencia en el ambiente*. La presencia de las especies vegetales en una región determinada está relacionada con aspectos abióticos, como el clima, la topografía y la altitud; así como factores bióticos como la herbivoría y la polinización. Así, los patrones de distribución y el estado sucesional de la comunidad vegetal afectan la dinámica poblacional de herbívoros, sus estrategias de dispersión y la elección de plantas como alimento.

ii) Su *variación temporal o estacional*. La disponibilidad de las diferentes partes de las plantas muestra una gran variación a lo largo de un año, moldeando rasgos importantes en el comportamiento de los herbívoros. Por ejemplo, este factor es importante en las migraciones de mamíferos ungulados en África (Sinclair, 1985), así como el acortamiento de los periodos de alimentación en larvas minadoras de hojas de encinos (West, 1985).

Al considerar la variación estacional, tanto en la cantidad como en la calidad de las plantas o partes de ésta, se reconoce su efecto sobre la sobrevivencia, las tasas de crecimiento y la fecundidad de los herbívoros, así

como sobre la potencial especialización dirigida a la estacionalidad (Mattson, 1980).

iii) *La variabilidad entre individuos.* Esta variación es generada principalmente por la edad de la planta, el genotipo y la influencia del ambiente. Las plantas de diferentes edades son diferencialmente susceptibles a los herbívoros, dependiendo del recurso que éstos requieran, como el follaje, las flores, los frutos o las semillas. Así mismo, la edad de la planta puede influir de manera indirecta sobre otros niveles tróficos que afectan a los herbívoros. Por ejemplo, Munster-Swendsen (1980) observó que la abundancia de parasitoides de las larvas del lepidóptero *Epinotia tedella* variaba de acuerdo a la edad de la planta.

iv) *La variación en los atributos individuales de la planta.* Se refiere principalmente a la variabilidad en los tejidos de las plantas, relacionado con la edad y con las características del ambiente. El tejido puede variar en sus aspectos químicos y físicos en una misma planta, presentado un efecto directo e indirecto sobre la biología de los herbívoros.

1.2 El papel de la variabilidad sobre la calidad poblacional y el desempeño de los insectos herbívoros.

De forma tradicional, la dinámica poblacional trata de explicar los cambios numéricos en una población en función de la fecundidad, la mortalidad y el número de emigrantes e inmigrantes (Begon *et al.*, 1986). A partir de la formulación de modelos matemáticos derivados de la aseveración anterior, se han desarrollado una gran cantidad de trabajos para entender los cambios de la población en el tiempo, así como las causas, de modo que se puedan predecir aumentos poblacionales drásticos. Sin embargo, la mayoría de estos trabajos no han considerado la importancia de la *calidad poblacional* que se define como la respuesta acumulativa de los individuos de una población en términos de su éxito (adecuación) a los efectos del ambiente en que desarrolla (Rossiter, 1992). Las respuestas de los individuos pueden tener implicaciones en las características de historia de vida de los individuos y en su dinámica poblacional.

Por ejemplo, existen varios estudios sobre la dinámica poblacional de la mariposa gitana (*Lymantria dispar*) enfocados a predecir su crecimiento poblacional con fines de control (Doane y McManus, 1981; Valentine, 1983; Elkinton *et al.*, 1990). Para ello, se tomaron en cuenta modelos simples que consideraban sólo la densidad de huevos, así como modelos complejos que tomaban en cuenta enemigos naturales y la calidad del alimento, sin obtener resultados aceptables sobre la predicción del aumento poblacional. Por ello, Elkinton y Liebhold (1990) sugieren que el control de esta población se relaciona con los factores que afectan la fecundidad de los individuos y la sobrevivencia de los primeros estadios larvales. En este sentido, la calidad de las poblaciones de esta especie está relacionada con la fecundidad, el tiempo de desarrollo, la fenología de la eclosión y la susceptibilidad a las toxinas (Rossiter, 1987, 1991; Rossiter *et al.*, 1990)

Por otro lado, el desempeño de los insectos herbívoros es afectado por la disponibilidad de alimento, ya que su calidad y cantidad pueden afectar su sobrevivencia, su crecimiento y su fecundidad (Haukioja, 1993).

Un grupo de insectos herbívoros muy importante son los acridoideos debido a su amplia distribución geográfica (Parmenter *et al.*, 1991), los altos niveles de daño que ocasionan a las plantas (Smalley, 1960), por 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).

La mayoría de las especies de ortópteros encuentran una gran abundancia de alimento bajo condiciones naturales. Sin embargo, la calidad nutrimental de las plantas que le sirven de alimento varía considerablemente a lo largo de la temporada y entre años, entre especies de plantas, entre sitios y entre tejidos de las plantas (McNeill y Southwood, 1978; Mattson y Haack, 1987; White, 1993). Dicha variación puede tener un efecto importante sobre el comportamiento de forrajeo de los chapulines, su tasa de desarrollo, su

sobrevivencia y sus capacidades reproductivas (Chapman, 1990; Joern y Gaines, 1990; Joern y Behmer, 1997).

Las relaciones alimenticias de los chapulines han sido ampliamente estudiadas (Pfadt, 1949; McCaffery *et al.*, 1978; Behmer y Joern, 1993; Bernays *et al.*, 1994; Chapman y Sword, 1994; Howard *et al.*, 1994; Sword y Chapman, 1994; Chambers *et al.*, 1996; Bernays *et al.*, 1997). En la mayoría de los trabajos se resalta la relación existente entre la variedad de la dieta y el desempeño de estos insectos. En ellos se ha encontrado que las tasas de crecimiento y desarrollo, la sobrevivencia y la fecundidad de los acridoideos polívoros son mayores cuando se alimentan de una dieta mixta de plantas que cuando se alimentan de una sola (Bernays y Chapman, 1978; Chapman, 1990; Bernays, 1993; Bernays *et al.*, 1994; Bernays *et al.*, 1997). Asimismo, se ha encontrado que los metabolitos secundarios y la calidad nutritiva de las plantas afectan la amplitud de la dieta y el desempeño de los chapulines (Behmer y Joern, 1993; Bernays *et al.*, 1994; Chapman y Sword, 1994; Bernays *et al.*, 1995). También se ha reconocido que el escape de los depredadores es un mecanismo que afecta la capacidad de los chapulines para tener acceso a una dieta mixta de plantas. En este sentido, los chapulines más crípticos, aumentan sus posibilidades de forrajear sobre un mayor número de plantas y de esta manera disponer de una dieta mixta, tal como se ha encontrado en *Schistocerca nitens* y *S. shoshone* (Chambers *et al.* 1996). Otro factor que afecta el desempeño de los chapulines es la distancia a la cual está disponible el alimento. Por ejemplo, Bernays *et al.* (1997) encontraron que la tasa de crecimiento de *Schistocerca americana* es uniformemente alta entre individuos si se alimenta de una dieta mixta a una corta distancia (< 20 cm). En contraste, se observó una alta variación individual en la tasa de crecimiento si se alimenta de una dieta alejada (> 20 cm).

1.3 La relación entre la fenología de los recursos y de los chapulines.

Existen pocos trabajos en la literatura que hayan abordado la relación entre la calidad de la dieta en función de la fenología de las plantas hospederas y la

fenología de los chapulines (principalmente la asociada con el momento de la eclosión de las ninfas) y cómo esta relación puede afectar la sobrevivencia, el desarrollo y la fecundidad. En este sentido, se ha sugerido que la fenología foliar de las plantas juega un papel importante en la demografía y dinámica poblacional de los insectos herbívoros (Varley y Gradwell, 1958; West, 1985; Hunter, 1990, 1992). Esta importancia radica en la variación temporal de características de las plantas, tal como cambios ontogenéticos en su química, contenido de agua, dureza y resistencia al ataque de herbívoros (Connor *et al.*, 1994).

La relación entre la fenología de las plantas hospederas y la fenología de los chapulines ha sido propuesta por Fielding y Brusven (1995), quienes encontraron una correlación entre la biomasa de plantas no leñosas y la densidad de chapulines en una comunidad del sureste de Idaho, proponiendo que las especies que emergen temprano en la temporada encuentran alimento de mayor calidad, aunque se encuentran en condiciones extremas de temperatura; en contraste, las especies que emergen de manera tardía encuentran condiciones climáticas más favorables pero el alimento es de menor calidad. En este sentido, se ha observado un retraso en la maduración sexual de la langosta *Schistocerca gregaria* cuando se alimenta con vegetación senil de *Brassica* spp., lo cual es atribuido a una disminución en la concentración de giberelinas de sus hojas (Ellis *et al.* 1965).

En un estudio comparativo de tres especies de chapulines con diferentes tiempos de eclosión realizado por Joern y Behemer (1997 y 1998) se encontró que la especie temprana (*Ageneotettix deorum*) encuentra plantas con alta calidad nutricional, la cual al disminuir rápidamente, afecta significativamente la producción de huevos de esta especie. Por otro lado, la especie intermedia (*Melanoplus sanguinipes*) que se alimenta de una amplio ámbito de plantas experimenta un buen desempeño, en tanto que la especie tardía (*Phoetaliotes nebrascensis*) encuentra plantas de calidad nutricional muy baja, por lo cual su desempeño es bajo.

La fenología de las plantas afecta los patrones de forrajeo de los chapulines. Brighth *et al.* (1994), por ejemplo, observaron que los chapulines *Taeniopoda eques* y *Brachystola magna* cambian sus patrones de forrajeo con relación a la estación debido al cambio en la disponibilidad de alimento lo largo de la temporada y proponen que esto podría tener repercusiones en su sobrevivencia.

Asimismo, se ha propuesto una relación entre la estacionalidad en una comunidad xerófila de la Cuenca de México y los periodos de eclosión del chapulín *Sphenarium purpurascens*, el cual registra por lo menos dos periodos anuales de eclosión de ninfas de primer estadio (Camacho-Castillo, 1999).

El desempeño de cada cohorte de esta especie podría ser afectado principalmente por cuatro factores: (1) La estacionalidad marcada de la reserva (secas: noviembre-mayo, lluvias: junio-octubre); (Rzedowski, 1954, Cesar-García. 2002), que representa una presión importante ya que la mortalidad de las ninfas de los primeros estadios se atribuye a las lluvias y a los altos niveles de humedad (Camacho-Castillo, 1999); (2) el funcionamiento estacional del ecosistema que ocasiona que el follaje de la gran mayoría de las plantas aparezca durante la temporada de lluvias, así como la aparición de muchas especies herbáceas anuales y de tejidos aéreos efímeros (Cano-Santana, 1994); (3) la variación en los niveles nutricionales (en términos de contenido de nitrógeno y de agua) de las hojas de las especies más abundantes de la reserva a lo largo del año, observándose una disminución de ambos componentes hacia el final de la temporada de lluvias (Anaya-Merchant, 1999) y (4) las preferencias de los sitios para oviposición por parte de las hembras y su efecto sobre la eclosión y el desempeño de la siguiente generación (Castellanos-Vargas, 2001).

De acuerdo a lo anterior, se puede considerar que el momento en que eclosionan las ninfas o larvas de primer estadio juega un papel importante en la demografía de las poblaciones de insectos, en las características cualitativas de la población y finalmente, en las características adaptativas de historia de vida.

II. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

2.1 Objetivos

- 1 Conocer el efecto de la fecha de eclosión sobre la sobrevivencia, el desarrollo, el tiempo de maduración, la proporción sexual, el tamaño final del adulto y la fecundidad de *S. purpurascens*.
- 2 Verificar en el condiciones normales el patrón temporal de eclosión de ninfas de *Sphenarium purpurascens*.

2.2 Hipótesis

Las ninfas que emergen en el inicio de la temporada de lluvias (a finales de junio e inicios de julio) tendrán una mayor disponibilidad de plantas jóvenes que pueden utilizar como alimento, lo que favorecerá su desempeño. En contraste, las ninfas que emergen después (en la última semana de julio) dispondrán de alimento de mayor alimento gracias al avance de la temporada de lluvias, originando un mejor desempeño.

III. SISTEMA DE ESTUDIO

3.1 Generalidades y Ciclo de Vida

El chapulín *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae) es un insecto paurometábolo sin alas. 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; Cueva-Del Castillo y Cano Santana, 2001). 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 en los machos (Serrano-Limón y Ramos-Elorduy, 1989).

Este chapulín presenta una distribución geográfica que en México se localiza en el centro, sur y sureste extendiéndose hasta Guatemala (Kevan, 1977).

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 en Puebla se han registrado siete estadios (Méndez y Montoya, 1993, Cano Santana, 1997). En condiciones de laboratorio, las ninfas de primer estadio tardan en pasar al siguiente estadio $15.5 \pm e.e. 0.5$ días, las de segundo 12.5 ± 0.4 , las de tercero 13.9 ± 0.5 , en tanto que las de cuarto y quinto tardan 21.0 ± 0.4 y 23.5 ± 0.4 días, respectivamente (Serrano-Limón y Ramos-Elorduy, 1989). La longevidad del adulto en el laboratorio es de 86.4 ± 1.3 días (Serrano-Limón y Ramos-Elorduy, 1989).

Se desarrolla una sola generación al año, al final del cual las hembras depositan generalmente una sola ooteca con 29 huevos en promedio (Serrano-Limón y Ramos-Elorduy, 1989). Las hembras tienen preferencias en los sitios

donde ovipositan, dependiendo del tipo de suelo y la vegetación que se desarrolla, observando una mayor densidad de huevos en sitios planos, con suelos porosos y poco compactados y con la presencia del pasto *Mulhenbergia robusta* (Castellanos-Vargas, 2001). 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-Limón y Ramos-Elorduy, 1989).

2.2 Ecología y comportamiento

Sphenarium purpurascens es considerado como el insecto herbívoro más importante dentro de la Reserva del Pedregal de San Ángel debido al gran tamaño de sus poblaciones (ca. 23 ind/m²) (Cano-Santana, 1994), y los altos niveles de daño foliar y floral que ocasiona sobre una gran diversidad de especies vegetales (Cano-Santana, 1994; Mendoza y Tovar, 1996; Anaya-Merchant, 1999), llegando a alimentarse de más de 40 especies de plantas (Mendoza y Tovar, 1996). Además, a finales de la temporada de lluvias contribuye con el 95% de biomasa de artrópodos epífitos (Ríos-Casanova, 1993).

En un estudio realizado en 1996 (Camacho-Castillo, 1999) se registraron por lo menos dos periodos de eclosión de ninfas de primer estadio, el primero entre el 27 de mayo y el 14 de junio y el segundo entre el 5 y el 19 de julio. Asimismo, otro estudio (Cano-Santana, 1994) ha corroborado indirectamente dichos periodos de eclosión, reflejados como densidades máximas de ninfas en dos periodos.

IV. SITIO DE ESTUDIO

4.1 Rasgos Físicos

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). De acuerdo con García (1964) y César-García (2002), el clima en la reserva del Pedregal es Cb(w₁)(w) templado subhúmedo, con régimen de lluvias en verano; 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). Durante 1999 las lluvias iniciaron en el mes de abril, presentando su mayor incidencia en octubre y finalizaron en noviembre. Las temperaturas medias mensuales oscilaron entre 10 y 15°C de enero a abril, registrándose en mayo las temperaturas máximas y en diciembre las mínimas (menores a 10°C).

4.2 Vegetación y Flora

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 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: Compositae, con 41 géneros; Gramineae, con 25; Leguminosae, con 15 y Orchideaceae con 11 (Herrera y Almeida, 1994). La fauna está compuesta por 22 especies de mamíferos, 106 de aves, 10 de reptiles y tres de anfibios (Álvarez *et al.*, 1982; Arizmendi *et al.*, 1994; Negrete y Soberón, 1994).

V. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1 Periodos de Eclosión.

Con el fin de verificar los periodos de eclosión de ninfas de primer estadio se colocaron 30 trampas de malla de plástico, en sitios, que de acuerdo a sus características microambientales, presentaran probabilidades de albergar ootecas del chapulín (Camacho-Castillo, 1999). Las trampas tenían una base de 0.50 x 0.50 m² y disponían de una bolsa de plástico en la parte final para capturar las ninfas. Las trampas fueron revisadas cada 3 o 4 días y en caso de verificar de ninfas se contabilizaban y se liberaban.

5.2. Efecto de la fecha de eclosión sobre el desempeño de ninfas

De acuerdo a los trabajos de Cano-Santana (1994) y Camacho-Castillo (1999) se consideraron dos fechas de eclosión de ninfas de primer estadio. La primera fecha fue considerada como temprana (08 julio) y la segunda como tardía (23 julio).

Durante cada periodo de eclosión se realizó la captura de entre 100 y 150 individuos de ninfas de primer estadio colectados en el campo, de acuerdo con los periodos de eclosión detectados en este estudio. Las ninfas fueron mantenidas en cajas de plástico de 50 x 30 cm, en una cámara de ambiente controlado con un fotoperiodo de 14:10 (luz-oscuridad), temperaturas de 25° C durante el día y 25° C en la noche y una humedad relativa de 55 %.

Después de un día de aclimatación y de ser alimentadas con alfalfa (para unificar su estado nutricional inicial) se seleccionaron 40 ninfas por cada periodo de eclosión, verificado su estancia en el primer estadio ninfal, a través de la medición de la longitud de la cabeza (Cano-Santana, 1994, 1997), así como observado que presentaran características saludables para el experimento (actividad constante, apéndices completos, etc.).

Cada una de las 40 ninfas seleccionadas para cada periodo fue colocada individualmente en cajas de plástico de 13 cm de diámetro por 11 cm de profundidad con una malla de plástico en la tapa. Las ninfas fueron mantenidas en la cámara de ambiente controlado con valores de fotoperiodo, temperatura y humedad relativa iguales a los mencionados con anterioridad. El experimento se desarrolló hasta la emergencia de los adultos.

La asignación del tipo de dieta para cada periodo se realizó de acuerdo a los resultados de los muestreos de fenología de uso en condiciones naturales. La frecuencia de alimentación se realizó cada cuatro días.

5.2.1 Alimentación y fenología en condiciones naturales. Para la asignación de las plantas adecuadas para la alimentación de las ninfas, así como la descripción de la relación entre la fenología de los chapulines y la fenología de las plantas que usan como alimento, se realizaron muestreos semanales a partir del montaje del experimento. Los muestreos consistieron en la delimitación de tres parcelas permanentes de 30 x 2 m ubicados en sitios de alta abundancia de ninfas, separadas entre sí al menos 200 m. Se realizaron conteos de chapulines presentes sobre cada especie de planta dentro de dicha área, registrando las especies consumidas por el chapulín, dicho muestreo se basó en los métodos utilizados por Mendoza y Tovar (1996) utilizados para determinar el ámbito alimenticio de esta especie. En cada muestreo se determinaron las preferencias de uso de alimento considerando a las cinco especies de plantas sobre las cuales se presentaron las mayores densidades de chapulines, las cuales determinaron la dieta de cada semana de muestreo y conforme avanzó la temporada, se cambió de dieta de acuerdo a la ocurrencia de especies de plantas en el muestreo.

5.2.2 Análisis del desempeño de los chapulines. Se realizó el análisis de los principales atributos del desempeño de los chapulines en cada periodo de eclosión y se efectuó la comparación entre los mismos. Se evitó manipular en exceso los individuos en cada medición y así evitar muertes prematuras. Los parámetros cuantificados se describen a continuación:

- a) **Sobrevivencia.** Cada individuo fue revisado en intervalos de dos días, registrando el número de ninfas sobrevivientes, a partir del cual se construyeron curvas de sobrevivencia de cada periodo y fueron comparadas a través del análisis de la duración del intervalo de vida (life-span), aplicando las pruebas de Gehan-Wilcoxon y de Peto y Peto, tal como lo propone Pyke y Thompson (1986). Así mismo se construyeron tablas de vida para las cohortes para las ninfas de cada periodo de eclosión y se calcularon las probabilidades de transición entre estadios (Caswell, 1998).
- b) **Desarrollo.** El desarrollo de las ninfas se verificó cada dos días, registrando el tiempo promedio en días que transcurre entre una muda y la siguiente. Durante la revisión se realizaba la extracción de la muda para evitar confusiones posteriores. Esta variable fue comparada a través de una prueba de t para muestras independientes (Zar, 1984).
- c) **Crecimiento.** Para evitar la manipulación excesiva, durante intervalos de ocho días cada individuo fue pesado en una balanza analítica con el fin de conocer la ganancia en peso seco por unidad de tiempo. Se construyeron curvas de ganancia de peso fresco para cada periodo de eclosión y realizaron análisis sobre las mismas para conocer la tasa relativa de crecimiento. Ambos parámetros se compararon a través de un análisis de varianza de medidas repetidas (Zar, 1984).
- d) **Tiempo de maduración.** Se registró el momento en que cada chapulín alcanzaba la madurez sexual y se calculó el tiempo promedio en días que tardan las ninfas de cada periodo de eclosión en alcanzarlo. Este parámetro fue comparado mediante una prueba de t (Zar, 1984).
- e) **Tamaño final del adulto.** De acuerdo con Cueva del Castillo *et al.* (1999) la longitud del fémur III en este especie es una medida adecuada del tamaño corporal de los adultos y así mismo, un indicador de la fecundidad de las hembras, por lo que se calculó la longitud promedio

del fémur III de los chapulines de cada periodo y se compararon a través de una prueba de t para muestras independientes (Zar, 1984).

- f) **Proporción sexual.** Una vez alcanzada la madurez sexual, se calculó la proporción del número de machos respecto a las hembras para cada periodo de eclosión, la cual fue analizada por medio de una prueba de χ^2 (Zar, 1984).

- g) **Fecundidad.** Con el fin de obtener hembras fecundadas se colocaron parejas de chapulines adultos del mismo periodo de eclosión, los cuales eran asignados de forma aleatoria cada seis días. Todas las hembras sobrevivientes de cada periodo fueron colocadas individualmente en cajas de plástico acondicionadas con 3 cm de arena esterilizada para facilitar la oviposición. Una vez efectuada la oviposición se contó el número de huevos promedio por hembra para cada periodo. La fecundidad fue comparada a través de una prueba de U de Mann-Whitney (Zar, 1984), considerando dos casos: el número total de hembras, incluyendo a las hembras que no ovipositaron, y considerando sólo a hembras que ovipositaron.

5.3 Fenología de los chapulines

Con el fin de conocer la relación entre las etapas de desarrollo de las ninfas y la fenología de uso de las plantas, se estudió la fenología de los chapulines. Para esto se realizaron muestreos de chapulines en cada una de las parcelas de observación permanente descritas en el apartado 5.2.1 sobre la fenología de uso en condiciones naturales. Cada muestreo consistió en efectuar 15 golpes con redes cónicas de 50 cm de diámetro, verificando el estadio ninfal a través del método descrito por Cano-Santana (1997) o, en su caso, registrando el sexo de los individuos.

VI. RESULTADOS

6.1 Periodos de eclosión

El primer registro de eclosión de ninfas ocurrió el 16 de junio y el último registro de eclosión fue registrado el 18 de agosto. Se observó un solo periodo de eclosión máximo entre el 14 y 17 de julio. En la figura se observa que las ninfas colectadas el 8 de julio emergieron antes del periodo de máxima eclosión (cohorte temprana) y las colectadas el 23 de julio lo hicieron una semana después del periodo máximo (cohorte tardía) (Fig. 6.1).

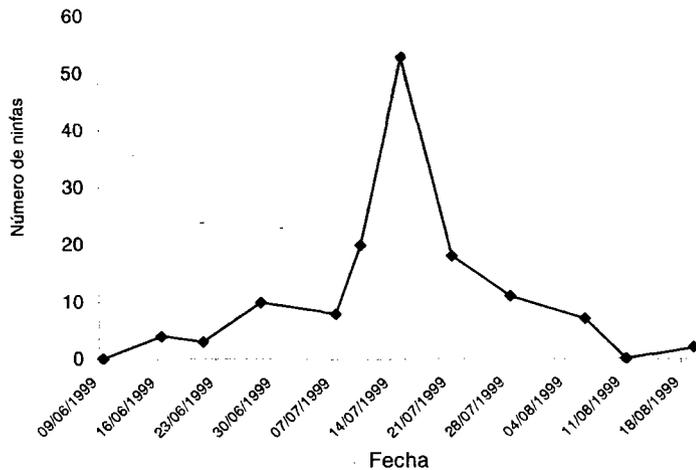


Figura 6.1. Periodos de eclosión de ninfas de *Sphenarium purpurascens* durante 1999 en la Reserva del Pedregal de San Ángel.

6.2 Supervivencia

Las curvas de supervivencia de ambas cohortes mostraron un comportamiento similar al inicio del experimento. Después se observó una mayor supervivencia de las ninfas tempranas durante la mayor parte de la curva; en contraste, al final del experimento se observó un mejor desempeño de las ninfas de la cohorte final. No se observaron diferencias significativas en la forma de ambas curvas ($\chi^2=46.944$, $gl= 51$, $P>0.05$). Asimismo, el análisis de las curvas de

sobrevivencia no mostró diferencias significativas entre las curva, tanto en el análisis de Gehan-Wilcoxon ($W = -0.815$, $P > 0.05$) como en el de Peto y Peto ($W = 22$, $P > 0.05$).

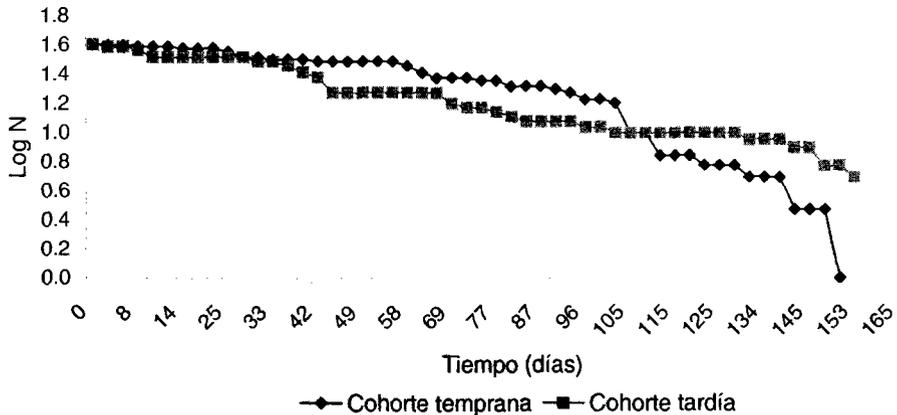


Figura 6.2. Sobrevivencia de ninfas de dos diferentes cohortes de *Sphenarium purpurascens* en la Reserva del Pedregal de San Ángel.

Los parámetros demográficos de ambas cohortes mostraron diferencias principalmente en cuanto a la proporción de sobrevivientes [$l(x)$] y la probabilidad e transición [$P(x)$] entre el primer y segundo estadio ninfal, así como entre el tercero y cuarto estadio (Cuadro 6.1 y 6.2). Las ninfas de la cohorte temprana presentan probabilidades de transición casi 10% más altas entre los estadios mencionados con respecto a la cohorte tardía.

Cuadro 6.1 Tabla de vida de la cohorte temprana de *Sphenarium purpurascens*.

Estadio Ninfal	$N(x)$	$l(x)$	$P(x)$
1	40	1	0
2	35	0.875	0.875
3	26	0.65	0.743
4	22	0.55	0.846
5	21	0.525	0.954
Adulto	20	0.5	0.952

Cuadro 6.2 Tabla de vida de la cohorte tardía de *Sphenarium purpurascens*.

Estadio Ninfal	N(x)	l(x)	P(x)
1	40	1	0
2	30	0.75	0.750
3	23	0.575	0.767
4	14	0.35	0.609
5	13	0.325	0.929
Adulto	12	0.3	0.923

6.3 Desarrollo y tiempo de maduración

La duración promedio de los estadios ninfales 2, 3 y 4 fue significativamente más baja en la cohorte temprana (Cuadro 6.3).

Es necesario destacar que la duración promedio de las ninfas de primer estadio depende del momento en que fueron colectadas las ninfas, ya que no se conoce la fecha exacta de emergencia de las ninfas de ambas cohortes.

Cuadro 6.3 Duración promedio de los estadios ninfales de *Sphenarium purpurascens* durante el experimento en dos cohortes del primer estadio. n.s.= no significativo con $P < 0.05$.

Estadio	Duración (días \pm e.e.)				P
	Temprana	Tardía	t	g.l.	
1	9.5 \pm 0.4	11.7 \pm 1.2	1.764	58	n.s.
2	9.8 \pm 0.8	13.4 \pm 1.2	2.568	63	< 0.05
3	12.6 \pm 0.7	18.0 \pm 1.6	3.123	47	<0.005
4	15.7 \pm 0.9	24.0 \pm 1.2	5.482	34	<0.001
5	23.9 \pm 2.1	26.7 \pm 3.3	0.744	32	n.s.
Total	67.7 \pm 4.8	85.9 \pm 6.5	0.627	32	n.s.

^a Considerando que los organismos de cada cohorte al ser colectados tenían la misma edad.

6.4 Crecimiento

Las curvas de crecimiento muestran una ganancia de peso más rápida en las ninfas de la cohorte temprana en comparación con las ninfas de la cohorte tardía (Fig. 6.3). Se observó un crecimiento significativamente mayor en las ninfas tempranas a lo largo de su tiempo de vida en comparación con las ninfas tardías ($F= 5.695$, $gl= 110$, $P< 0.0001$).

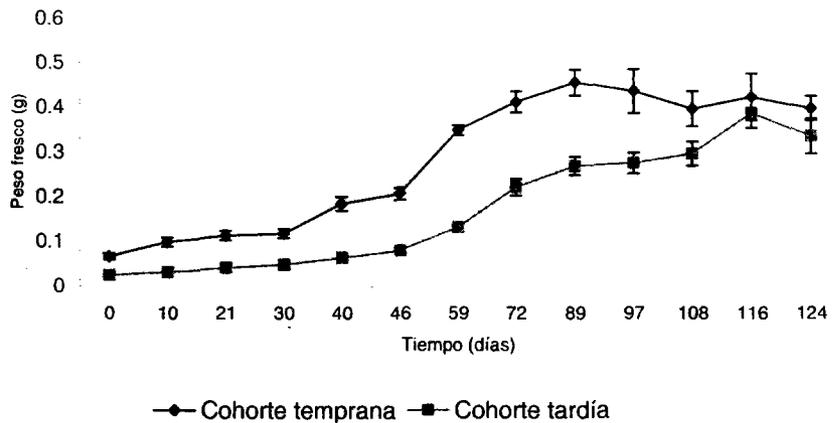


Figura 6.3. Curvas de crecimiento (peso fresco) de dos diferentes cohortes de ninfas de *Sphenarium purpurascens* (cohorte temprana y tardía).

6.5 Tamaño final del adulto

Se observaron diferencias en la longitud promedio del fémur III entre las hembras de cada cohorte (Cuadro 6.4). Las hembras de la cohorte temprana presentaron una longitud del fémur 10% más alta que las de la cohorte tardía, lo que puede indicar un mejor desempeño y favorecer la fecundidad de las hembras. No se detectaron diferencias significativas en el tamaño del fémur entre los machos de diferente cohorte.

Cuadro 6.4. Longitud promedio del fémur III de los adultos obtenidos de dos cohortes. n.s.= no significativo con $P < 0.05$.

Cohorte	<u>Longitud del fémur III (cm)</u>		<i>t</i>	g.l.	<i>P</i>
	Temprana	Tardía			
Hembra	1.19±0.003	1.08±0.001	2.689	19	<0.05
Macho	1.20±0.002	1.10±0.004	1.608	9	n.s.

6.6 Proporción sexual

No se encontraron diferencias significativas en la proporción sexual entre ambas cohortes del experimento, que en promedio fue 1.9 hembras: 1 macho ($X^2 = 0.009$, g.l.= 1, $n = 32$, $P > 0.05$).

6.7 Fecundidad

El análisis de fecundidad de las hembras no mostró diferencias significativas entre las cohortes cuando se consideró el promedio global (hembras que ovipositaron + hembras que no ovipositaron) (Cuadro 6.5). Sin embargo, al considerar el promedio parcial (incluyendo solamente a las hembras que sí ovipositaron), se observaron diferencias significativas entre las cohortes (Cuadro 4) registrándose el doble del número de huevos en las hembras de la cohorte temprana.

Cuadro 6.5 Comparación de la fecundidad de hembras de *Sphenarium purpurascens* de dos cohortes distintas. Los números entre paréntesis indican el número de hembras. n.s. , diferencias no significativas.

	Temprana	Tardía	<i>U</i>	<i>P</i>
Total de hembras	9.8 (13)	6.6 (8)	48.5	n.s
Total de hembras excluyendo a las que no ovipositaron	21.3 (6)	10.6 (5)	3.0	< 0.05

6.8 Fenología

Las ninfas de primer estadio estuvieron presentes desde el 9 de junio (primer registro de eclosión) hasta el 1 de septiembre su abundancia máxima se registró el 21 de julio (Fig. 6.4a). Las ninfas de segundo estadio fueron registradas desde la primera semana de julio hasta el 15 de septiembre, la abundancia máxima se observó durante la segunda semana de agosto (Fig. 6.4b). Las ninfas del tercer estadio se registraron por primera vez en la primera semana de agosto, alcanzando su máxima abundancia durante la primera semana de septiembre y el último registro fue en que estuvieron presentes fue en la última semana de octubre (Fig. 6.4c). El cuarto estadio apareció en la primera semana de septiembre, su máxima abundancia ocurrió una semana después y las ninfas fueron registradas hasta el 10 de noviembre (Fig. 6.4d). En el caso de las ninfas de quinto estadio los primeros registros fueron de la primera semana de septiembre, se observaron dos fechas de reclutamiento (29 de septiembre y 13 de octubre), prologándose su presencia hasta la última semana de octubre (Fig. 6.4e). Finalmente, con respecto a las hembras y los machos, su aparición es casi simultánea (15 de septiembre), alcanzando su pico máximo en la misma fecha (10 de noviembre) y el último registro fue durante la última semana de diciembre (Fig. 6.4f).

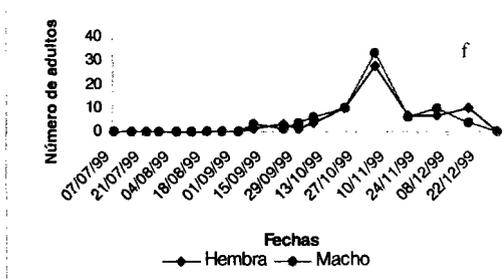
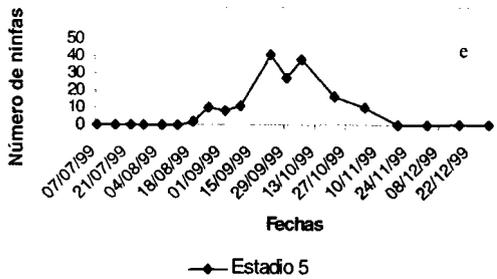
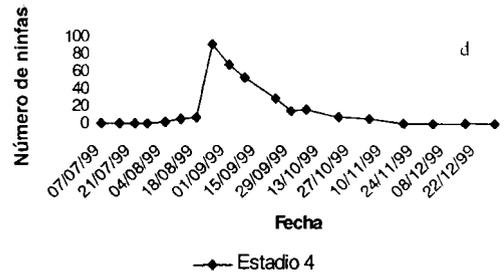
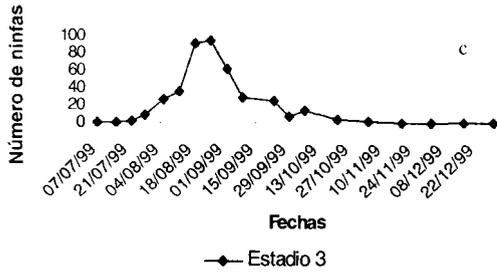
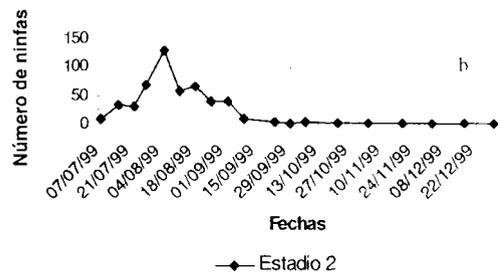
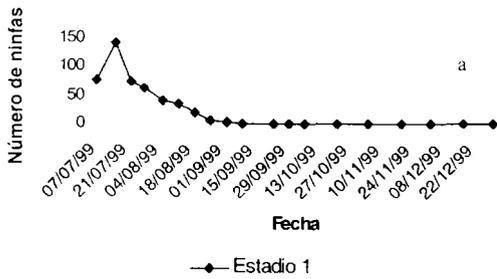


Figura 6.4. Fenología de *Sphenarium purpurascens* en la Reserva del Pedregal de San Ángel.

6.9 Fenología de uso de las plantas

Durante este estudio *Sphenarium purpurascens* utilizó como alimento al menos 30 especies de plantas. Este chapulín utilizó diferentes especies a lo largo del año, registrando diferencias en la abundancia a lo largo del año (Fig. 6.5).

Durante una gran parte de la temporada se observó un alto uso de *Dahlia coccinea* (julio-septiembre). Posteriormente, desde septiembre hasta diciembre, se observó mayor uso de especies como *Verbesina virgata*, *Eupatorium petiolare*, y *Gnaphalium oxyphillum*. Durante la mayor parte del año, *Stevia ovata* y *Manfreda scabra* fueron utilizadas por el chapulín en un bajo porcentaje, aunque parecen existir ciertos usos por parte de las ninfas de primero y segundo estadio hacia estas especies.

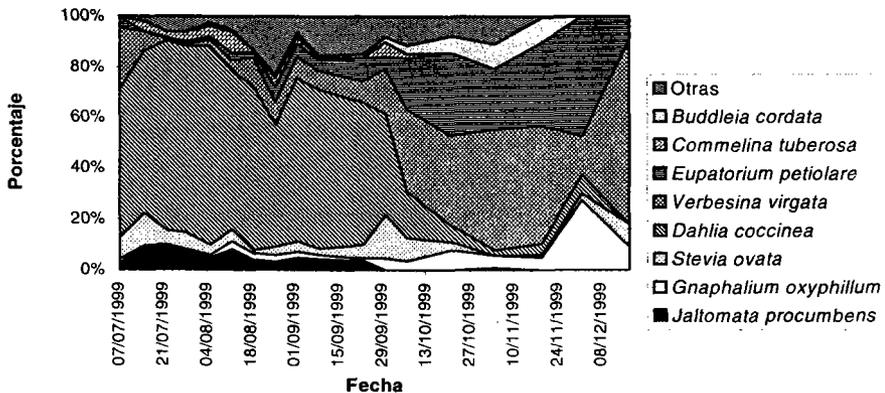


Figura 6.5. Variación temporal en la fenología de uso de las plantas utilizadas como alimento por *Sphenarium purpurascens* en la Reserva del Pedregal de San Ángel durante 1999.

6.10 Relación entre abundancia y avance de la temporada

Se registraron cinco especies de plantas con mayor abundancia de chapulines a lo largo de la temporada: *Dahlia coccinea*, *Verbesina virgata*, *Eupatorium petiolare*, *Stevia ovata* y *Manfreda scabra*.

Se observó una relación negativa entre la abundancia de chapulines sobre *Dahlia coccinea*, que fue preferida durante el inicio de la temporada y disminuyó gradualmente al final de la misma ($r = -0.75$, $P < 0.05$) (Fig. 6.6), en este caso fue evidente la herbivoría sobre las plantas.

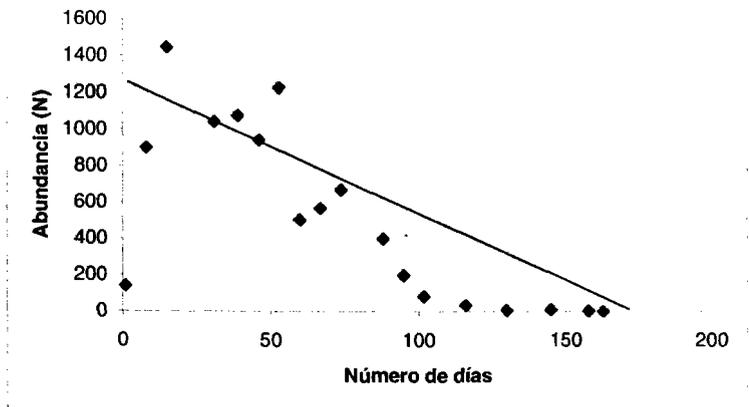


Figura 6.6 Correlación entre la abundancia de chapulines sobre *Dahlia coccinea* y el número de días transcurridos (avance de la temporada) en la Reserva del Pedregal de San Ángel.

En contraste no se detectó ninguna correlación significativa de uso de *V. virgata* con el avance de la temporada ($r= 0.0467$, $P>0.05$); (Fig. 6.7). En este caso se observó una actividad de forrajeo sobre las hojas y flores de esta especie.

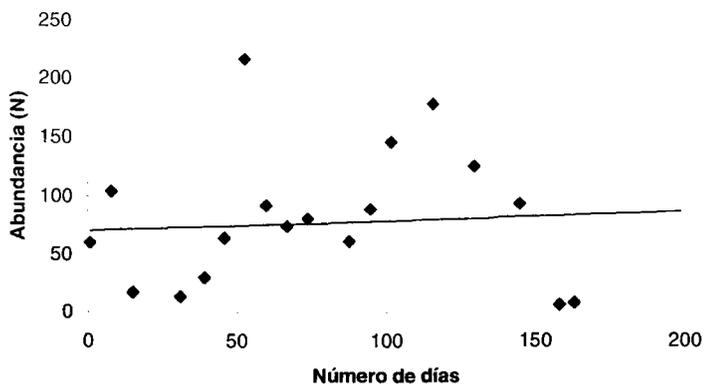


Figura 6.7. Correlación entre la abundancia de chapulines sobre *Verbesina virgata* y el número de días transcurridos (avance de la temporada) en la Reserva del Pedregal de San Ángel.

En el arbusto *Eupatorium petiolare* se observó una correlación positiva entre la abundancia y el cambio en la temporada ($r= 0.887$, $P < 0.05$); (Fig. 6.8). Esta especie también es consumida por las ninfas de *S. purpurascens*, pero se registran principalmente adultos.

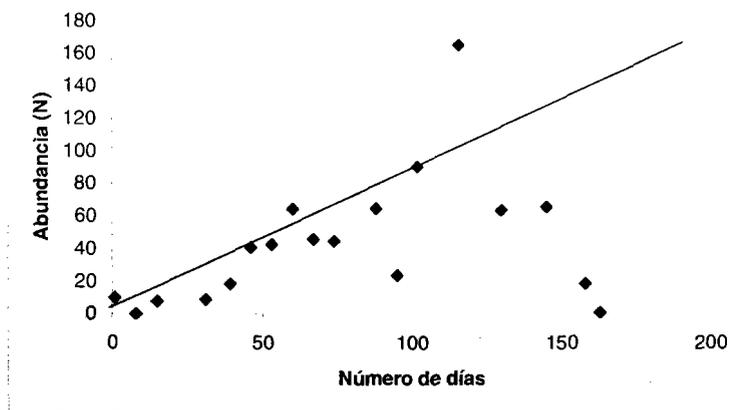


Figura 6.8. Correlación entre la abundancia de chapulines sobre *Eupatorium petiolare* y el número de días transcurridos (avance de la temporada) en la Reserva del Pedregal de San Ángel.

Para el caso de *Stevia ovata* se registró una correlación negativa de la abundancia de chapulines conforme avanza la temporada ($r = -0.675$, $P < 0.05$) (Fig. 6.9). En este caso se detectó que los chapulines se alimentaban principalmente de las hojas a lo largo de todos sus estadios ninfales.

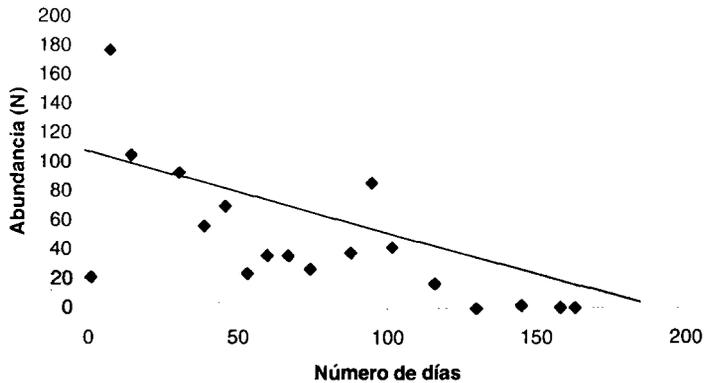


Figura 6.9. Correlación entre la abundancia de chapulines sobre *Stevia ovata* y el número de días transcurridos (avance de la temporada) en la Reserva del Pedregal de San Ángel.

Finalmente, la abundancia de chapulines no mostró relación con el número de días transcurridos de la temporada para el caso de *Manfreda scabra*, presentándose ninfas y adultos durante todo el periodo ($r = -0.360$, $P > 0.05$) (Fig. 6.10). Cabe señalar que esta especie fue usada como alimento en menor proporción que las mencionadas anteriormente.

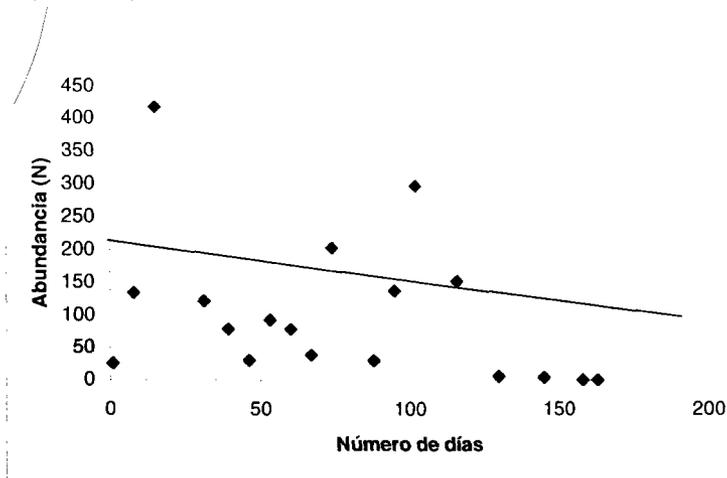


Figura 6.10. Correlación entre la abundancia de chapulines sobre *Manfreda scabra* y el número de días transcurridos (avance de la temporada) en la Reserva del Pedregal de San Ángel.

VII. DISCUSIÓN

7.1 La fecha de eclosión y el desempeño de *Sphenarium purpurascens*.

La fecha de eclosión tiene efectos tangibles sobre algunos parámetros del desempeño de *S. purpurascens*, tal como es el desarrollo y el crecimiento, pero no en la sobrevivencia. Se observó una tendencia de las ninfas que eclosionan tempranamente de mantener un crecimiento y un desarrollo más acelerados que las que lo hacen tardíamente. No obstante, no existieron diferencias significativas en las curvas de sobrevivencia de ambas cohortes.

Los resultados evidenciaron que las ninfas de primer estadio, así como los adultos no mostraron diferencias significativas entre las cohorte temprana y tardía en su tiempo de desarrollo y las ninfas de segundo, tercero y cuarto estadios mostraron un desarrollo más rápido en la cohorte temprana que en la tardía.

Las diferencias observadas en estos cohortes se pueden explicar por la variación temporal en la calidad y cantidad de las plantas (ver por ejemplo, Scriber, 1984; y Slansky, 1993). En el caso de este trabajo las plantas más apetecibles son más abundantes y de mayor calidad al principio de la temporada (Anaya-Merchant, 1999).

Por ejemplo, *Dahlia coccinea* es muy abundante y dispone de una gran cantidad de hojas al inicio de la temporada de lluvias, lo que es aprovechado por la ninfas tempranas; en contraste, hacia el fin de la temporada disminuye en su abundancia y disponibilidad de hojas y flores para las ninfas que emergen de forma tardía. Esto se refleja en los cambios en las preferencias de uso por parte del chapulín. Esta variación en la disponibilidad de alimento, tanto en el número de especies y en la abundancia de las mismas a lo largo de la temporada, explica que las ninfas de la cohorte temprana mantengan un desarrollo más rápido al contar con una mayor abundancia y variedad de

especies preferidas. En otros casos documentados se observó que las ninfas de los primeros de estadios de *Melanoplus femurrubrum* y *M. sanguipes* son poco sensibles a la variación en la disponibilidad de alimento en términos de la densidad y número de especies, mientras que los estadios 4 y 5 son muy sensibles a dicha variabilidad (Belovsky y Slade, 1995). Es muy posible que el desarrollo de los estadios 3, 4 y 5 de *S. purpurascens* sean de importancia para el desempeño de los individuos hacia el final de su ciclo de vida. Un estudio con el chapulín *Romalea microptera* (Flanagin *et al.* 2000) registró que sus tasas de desarrollo son afectadas primariamente por la disponibilidad de alimento entre el segundo y el cuarto estadio ninfal, por lo que proponen que la disponibilidad de alimento en los primeros estadios tiene un papel importante en la tasa de desarrollo del estadio previo a la emergencia de los adultos, con efectos importantes en características de historia de vida como la oviposición.

Cabe notar que durante el quinto estadio ninfal no se observaron diferencias entre cohortes. El hecho que el quinto estadio ninfal y el total de la duración presenten la misma duración puede considerarse una estrategia en las ninfas que emergen de forma tardía, ya que al final de la temporada pueden acelerar sus tasas de desarrollo y competir ya en un estado adulto. El trabajo de Flanagin *et al.* (2000) mostraron que cambios en la alimentación de las ninfas del quinto estadio de *Romalea microptera* no tienen efectos sobre las tasas de desarrollo, y se apoyan en la hipótesis de Modelo de Desarrollo Fijo (Leips y Travis, 1994; Bradshaw y Johnson, 1995) que propone que las tasas de desarrollo están determinadas durante un periodo crítico en los primeros estadios de desarrollo y que posteriormente se fijan y ya no responden a los cambios en la alimentación.

La estrategia de las cohortes de esta especie para poder adecuarse a las variaciones en la disponibilidad de alimento, y así acelerar sus tasas de desarrollo le puede dar ventajas relacionadas con: a) la edad a la primera reproducción, b) la posibilidad de un mayor número de encuentros sexuales y c) las posibilidades de forrajear sobre una alta diversidad de plantas durante la mayor parte de su ciclo de vida.

El tiempo de desarrollo en los insectos herbívoros es de gran importancia. Haukioja (1993) propone que las larvas de mariposas que se desarrollan más rápido tienen ventajas sobre las larvas de desarrollo lento. Tales ventajas son debido a: i) la reducción en las probabilidades de depredación larval, ii) el aumento en las probabilidades de pupar antes de la senescencia del follaje y iii) aumenta las probabilidades de que las plantas estén disponibles durante el tiempo que dure la etapa larval.

Con respecto al primer punto, Kriegbaum (1997) encontró que los adultos de varias especies de chapulines presentan una mayor producción de huevos si tardan más tiempo en ser reproductivos, sin embargo, encontró que la mayor presión para estos individuos es la depredación. En este sentido, observó que existe una compensación entre la edad a la primera reproducción y la producción de huevos. Es posible que la edad de la primera reproducción de este chapulín tenga importancia en la cohorte temprana.

Por otro lado, se ha determinado que *Sphenarium purpurascens* es una especie protándrica (Cueva del Castillo, 1994), lo que implica que si los individuos machos alcanzan la madurez rápidamente tendrán mayores posibilidades de encontrar pareja, así como poder decidir el tener más de un apareamiento. Los apareamientos múltiples presentan beneficios directos como la estimulación de la oviposición, asegura la fertilización, la recepción de esperma fresco viable y el abastecimiento de nutrientes durante la cópula (Moller, 1998).

Se ha observado que los insectos herbívoros polívoros presentan un mejor desempeño si se alimentan de una mayor variedad de plantas que si lo hacen de una sola (Bernays y Chapman, 1978; Chapman, 1990; Bernays, 1993; Bernays *et al.* 1994; Bernays *et al.* 1997). En el caso de la Reserva del Pedregal de San Angel, la disponibilidad de un mayor número de especies de plantas ocurre en la temporada de lluvias (principalmente entre julio y septiembre), presentando un gran porcentaje de cobertura de las especies herbáceas anuales (Cesar-García, 2002). En este período encontramos la mayor proporción de los primeros cuatro estadios ninfales de *S. purpurascens*.

El hecho de que el desarrollo del último estadio final de *S. purpurascens* no mostrara diferencias entre cohortes, podría señalar la importancia de mantener tasas de desarrollo inalterables por la disponibilidad del alimento, dada la importancia de este momento del ciclo de vida para alcanzar la edad adulta (Flanagin *et al.*, 2000).

Se observaron diferencias en la ganancia en peso fresco entre las dos cohortes. Las ninfas de la cohorte temprana presentaron una mayor tasa de crecimiento en peso desde el inicio del experimento que las tardías (Fig. 6.3).

Las ninfas de los primeros estadios fueron colectadas directamente del campo, y aunque se unificaron sus regímenes alimenticios, es posible que la experiencia previa de alimentación en condiciones naturales podría ser determinante en la ganancia de peso a través de los diferentes estadios ninfales, sin embargo esto debe ser corroborado.

Las ninfas de la cohorte temprana emergen en el momento en que existe una alta disponibilidad del plantas (abundancia y variedad) y dada la poca movilidad de los primeros estadios ninfales de *Sphenarium purpurascens* (Camacho-Castillo, 1999) es posible que el forrajeo se lleve a cabo en las plantas cercanas, disminuyendo de esta manera las probabilidades de ser depredado y aumentando la eficacia en el forrajeo. Chambers *et al.* (1996) y Bernays *et al.* (1997) al trabajar con los chapulines *Schistocerca nitens*, *S. shoshone* y *S. americana*, mostraron que las ninfas de estas especies presentaban mejores capacidad de forrajeo al encontrar alimento cercano y presentaban tasas de crecimiento uniforme al tener una dieta mixta a poca distancia.

Así mismo, se ha registrado que las poblaciones de los chapulines se ven afectadas por factores densodependientes, lo cual implica que las ninfas que emergen tardíamente en la temporada se encuentran una situación en la cual se presentan ninfas de estadios más adelantados y tienen que competir por alimento, en la mayoría de los casos en sitios con altas densidades y donde

los plantas ya presentan daño foliar y ya no están disponibles, por lo cual serán obligadas o competir o a buscar alimento en sitios más alejados. Los registros sobre la preferencia en los sitios de oviposición de *Sphenarium purpurascens* en la Reserva del Pedregal de San Ángel muestra que en los sitios preferidos por las hembras de esta especie presentan altas densidades de huevos y estos eclosionan de manera asincrónica (Castellanos-Vargas, 2001). Por otro lado, Beloksky y Salde (1995) encontraron que las poblaciones de *Melanoplus femurrubrum* y *M. sanguipes* son limitadas por el alimento en un proceso densodependiente, donde las altas densidades se relacionan negativamente con la sobrevivencia.

Con el avance de la temporada se observa siempre una mayor ganancia de peso en las ninfas tempranas, lo cual se relaciona con su experiencia previa en la alimentación en campo; sin embargo al final de la temporada, el peso de los chapulines de ambas cohortes se iguala (Fig. 6.3). El ámbito alimenticio del quinto estado ninfal y los adultos de *S. purpurascens* es muy amplio (Mendoza y Tovar, 1996) y su capacidad de movimiento es muy alta (Camacho-Castillo, 1999) lo que sugiere que tanto la cohorte temprana y tardía tienen probabilidades de encontrar alimento, aun en la temporada de estiaje. Es probable que las ninfas tardías necesiten ganar peso a mayor velocidad para que al final de la temporada tengan las mismas posibilidades de encontrar pareja y, en su caso, ovipositar.

La ganancia de peso tiene un papel importante en características demográficas de los insectos herbívoros y en particular de los ortopteroides, en particular sobre la fecundidad. Se ha observado que la disponibilidad de alimento tiene un efecto importante en las tasas de crecimiento de los estadios ninfales, las tasas de desarrollo, el tiempo de la primera oviposición y la fecundidad (Haukioja, 1993; Bradshaw y Johnson, 1995; Moerhlin y Juliano, 1998).

Esta relación se debe en parte a que los mecanismos de elección de las hembras en los ortópteros se basan en el tamaño y peso de los machos, ya que se ha observado que las hembras prefieren machos de gran tamaño, ya

que esto permitirá a las hembras elegir machos de mayor "calidad" (Thornhill y Alcock, 1983). Se ha registrado que las hembras de algunas especies de ortópteros que presentan un mayor peso tienen un mayor peso de los ovarios y potencialmente pueden producir un mayor número de huevos maduros (Thornhill y Alcock, 1983).

Los estudios de Moerlhin y Juliano (1998) muestran que características como el tiempo de la primera oviposición, el número de huevos y la tasa de reabsorción de ovocitos son afectadas por los cambios en la disponibilidad de alimento en los últimos estadios ninfales y los primeros días de desarrollo de las hembras de *Romalea microptera*, por lo que proponen que existe un periodo crítico en las hembras, donde los cambios en la dieta son determinantes en los procesos reproductivos. En este sentido, es posible que algunas características de las hembras de *S. purpurascens* estén relacionadas con la ganancia de peso durante los estadios ninfales y el estado adulto, encontrado que uno de los factores principales en la disponibilidad de alimento y que la fecha de eclosión obliga a las ninfas tardías a asignar recursos para aumentar su peso y en su caso tener más posibilidades de éxito en sus procesos reproductivos.

Las características de desarrollo y de crecimiento de *S. purpurascens* se relacionan directamente con el tamaño de los individuos, sus probabilidades de apareamiento y la fecundidad. Los tamaños alcanzados por los adultos muestran que las hembras de la cohorte temprana son de mayor tamaño que las tardías, mientras que en los machos no se observaron diferencias (Cuadro 6.4).

Existe una relación directa entre la capacidad de ganar peso y el tamaño de los adultos. En este sentido, la ganancia de peso es más acelerada en las ninfas tempranas, las cuales mantuvieron una mayor disponibilidad de alimento y menor competencia al inicio de su desarrollo; no obstante, esta ventaja sólo es significativa en el caso de las hembras, lo cual es trascendental en el éxito reproductivo de la población. De acuerdo con Cueva del Castillo y Núñez-Farfán, 1999 y Cueva del Castillo *et al.* 1999, los machos más grandes de

Sphenarium purpurascens tienden a presentar mayor número de apareamientos. En el caso de los machos, ambas cohortes alcanzaron las mismas tallas, no obstante que la cohorte temprana mantuvo una tasa más acelerada de desarrollo y crecimiento; es probable que machos y hembras presenten respuestas distintas ante las diferencias en la disponibilidad de alimento. En este sentido se ha registrado que los machos de esta especie tienen un rango mayor de movilidad que las hembras, lo cual se observa principalmente al final de la temporada (Camacho-Castillo, 1999). La capacidad de los machos de ambas cohortes para forrajear activamente al final de la temporada puede permitir que alcancen tallas similares y que sus probabilidades de apareamiento no sean diferentes.

En el caso de las hembras tempranas se observó un mejor desempeño en el tamaño, lo cual implica que las ninfas de los primeros estadios están expuestas a mejores condiciones alimentarias, lo cual le da ventajas en alcanzar tallas mayores y en consecuencia tener un mayor potencial reproductivo. Se ha registrado que las hembras de *S. purpurascens* que presentan un mayor tamaño producen un mayor número de huevos por puesta (Cueva del Castillo *et al.* 1999).

Es posible que las hembras que presenten un mayor tamaño aseguren un mayor número de apareamientos y que produzcan un mayor número de huevos, por lo que las hembras que hayan contado con una mayor disponibilidad de alimento tengan estas ventajas. Se ha observado que las hembras de los chapulines invierten una gran cantidad de recursos el final de su ciclo de vida con la finalidad de encontrar sitios adecuados para ovipositar, en el caso de *S. purpurascens* este *gasto* se refleja en la búsqueda física de sustratos adecuados, intensificando el uso de diferentes órganos de los sentidos y utilizando diferentes conductas (inclusive de defensa y competencia) para ovipositar en sitios adecuados (Castellanos-Vargas, 2001). En relación con estas evidencias, las ninfas que emergen de forma tardía tendrán que incluir un *gasto* energético extra para: a) forrajear de forma eficiente, b) alcanzar tasas de desarrollo y crecimiento que les permitan competir con el resto de las hembras y c) buscar y seleccionar sitios idóneos para ovipositar al

final de la temporada y, en muchos casos, competir con otras hembras por estos sitios. Es posible que este gasto no les permita alcanzar tallas grandes como las ninfas tempranas y consecuentemente disminuir su éxito reproductivo y su fecundidad.

El número de huevos que fueron ovipositados por las hembras tempranas fue significativamente mayor que en las hembras tardías (Cuadro 6.5). La diferencia en el número de huevos ovipositados entre cohortes podría estar relacionada con el hecho que las hembras tempranas hayan registrado mayores tasas de desarrollo ninfal, mayor ganancia de peso y, en consecuencia, mayor tamaño. Por otra parte, y ya que las posibilidades de apareamiento fueron las mismas en ambas cohortes, se considera que la posibilidad de eclosionar en fechas tempranas y tener disponibilidad en el alimento podría asegurar un mayor éxito reproductivo en términos de fecundidad y número de huevos depositados.

Finalmente, la proporción sexual no se ve afectada por la fecha de eclosión, ni por el alimento, lo cual tiene implicaciones importantes para las ninfas que emergen tardíamente en la reserva ya que en el momento de emerger a adultos tienen todavía posibilidad de encontrar parejas potenciales, tanto de una u otra cohorte.

7.2 La relación entre la fecha de eclosión, la disponibilidad de alimento y la dinámica poblacional

Los atributos demográficos de *Sphenarium purpurascens* que estuvieron relacionados con la fecha de eclosión fueron principalmente las probabilidades de transición entre estadios ninfales (primero y tercero), su desarrollo, el crecimiento y el tamaño de los adultos, observando ventajas en las ninfas que presentaron la estrategia de emerger de forma temprana en la reserva, en contraste se observó que la curva de sobrevivencia de ambas cohortes fue muy similar durante todo el periodo (Figura 6.2).

Existen varios trabajos que han abordado el análisis de las respuestas poblacionales a la variación de diversos factores como la competencia, la depredación y la disponibilidad del alimento (White, 1993; Scmitz, 1997; Scmitz et al. 1997). Los efectos de la variación de los recursos sobre los atributos demográficos de los herbívoros se observa finalmente en su dinámica poblacional, en particular en lo que refiere al tamaño de las poblaciones. Se ha propuesto a partir del análisis de las respuestas poblacionales a factores bióticos (como el alimento) que los efectos sobre la mortalidad pueden ser de dos tipos: i) compensatorios, y ii) no compensatorios o dependensarios (Campbell y Torgersen, 1983; Connell et al. 1984; Jensen, 1992).

Los efectos compensatorios se refieren a que ciertos factores de mortalidad, tal como la poca disponibilidad de alimento o la depredación, no incrementan la mortalidad total de la población, sino reemplaza los efectos de que tendrían otros factores de mortalidad, tal como las enfermedades o condiciones ambientales adversas. En contraste, los efectos no compensatorios ocurren cuando un factor de mortalidad se adiciona a la intensidad de otros factores de mortalidad, originando una reducción inmediata de la sobrevivencia de la población.

En el análisis de la población de *S. purpurascens*, se observó que las probabilidades de transición entre el primero y el segundo, así como el tercero y cuarto estadio ninfal es mayor en la cohorte temprana (Cuadro 6.1 y 6.2); sin embargo, la sobrevivencia final fue similar entre ambas cohortes. Es probable que los cambios en la disponibilidad de alimento, de acuerdo con la fecha en que eclosionan las ninfas, sea un factor de mortalidad que tenga un efecto compensatorio sobre las cohortes temprana y tardía, sin afectar la sobrevivencia total de la población. Oedekoven y Joern (2000) encontraron que el chapulín *Ageoneotettix deorum* presentaba respuestas compensatorias con respecto a la depredación por arañas y respuestas no compensatorias con relación a la calidad nutricional de las plantas; además concluyen que los cambios en las tasas de mortalidad originadas por la depredación dependían directamente de la limitación en la calidad del alimento. Así mismo, Waddell et al. (2001) encontraron que la variación en la fenología de la abscisión de la

hojas de los encinos tenían un efecto sobre el crecimiento de las larvas del escarabajo minador *Brachys tessellatus*, más no en su tasa de mortalidad ni en su sobrevivencia.

Las características poblacionales de *S. purpurascens* son moldeadas por el ambiente en que se desarrollan. La amplitud en la fecha de eclosión origina una variación en las respuestas poblacionales de diferentes cohortes y estas dependen en gran medida de la variación estacional en los recursos alimenticios de la Reserva del Pedregal de San Ángel.

Los cambios que ocurren en la cobertura vegetal es determinante en la variación de la disponibilidad de alimento para *Sphenarium purpurascens* y en el uso que hace de las especies vegetales. Las ninfas de la cohorte temprana registran el uso de especies como *Dahlia coccinea*, que se desarrolla al inicio de la temporada de lluvias, presentando alta disponibilidad de hojas jóvenes, las cuales son utilizadas de forma intensa durante este momento (Figura 6.6) registrando densidades de hasta 24.1 ind/m² sobre esta especie. Conforme avanza la temporada las características de las hojas disponibles cambian y las hojas se vuelven seniles y duras. Las ninfas de esta cohorte tienen disponibilidad de otras especies con hojas jóvenes como *Commelina tuberosa* y *Stevia ovata* (Figura 6.9) y debido a que la tasa de desarrollo es más rápida en esta cohorte, existen más posibilidades de aprovechar especies en este momento de la temporada. La mayoría de los organismos de esta cohorte ya han alcanzado la madurez en la segunda semana de septiembre y han alcanzado tallas mayores y más peso que los adultos de la cohorte tardía (Figura 6.3 y Cuadro 6.4).

Las ninfas que emergen después del pico de eclosión (dos semanas después que la cohorte temprana) presentaron tiempos de desarrollo mayor a las ninfas de la cohorte tardía (19 días más en promedio), lo que implica que tres de los estadios ninfales de esta cohorte tiene menos posibilidad de disponer de especies con hojas jóvenes y tiernas de las especies presentes. Durante la permanencia de los estadios ninfales dos al quinto de esta cohorte, *S. purpurascens* presentó preferencias por alimentarse de *D. coccinea* la cual

presentó en estos momentos hojas menos jóvenes y más duras. Las tasas de desarrollo mayores de esta cohorte implicaron que las ninfas se alimentaran de especies arbustivas como *Eupatorium petiolare* y *Verbesina virgata* (Figura 6.8), las cuales son especies preferidas una vez finalizada la temporada de lluvia y cuando las condiciones ambientales se vuelven más adversas.

La variación estacional de plantas que son usadas como alimento por *S. purpurascens* parece tener su mayor impacto sobre los estadios ninfales intermedios de esta especie, ocasionando diferencias en el desempeño de las ninfas que emergen al final de la temporada. La variación en el tiempo de desarrollo de las ninfas entre cohortes nos revela que el tiempo de disponibilidad de especies de plantas con mejores características favorece a las ninfas tempranas en su crecimiento y desarrollo, mientras que las tardías tienen que compensar este déficit de plantas alargando la duración de sus estadios en búsqueda de plantas de mejor calidad.

7.3 Fenología de plantas y Fenología de chapulines

El periodo en el cual se presenta *Sphenarium purpurascens* en forma de ninfa o adultos en la reserva del pedregal de San Ángel es de al menos siete meses, abarcando desde junio hasta diciembre, aunque algunos adultos se registran aún en enero y febrero. Durante el mes de septiembre se registra la presencia de todos los estadios ninfales, así como los machos y las hembras (Figura 6.4). La fecha en que inicia la eclosión de las primeras ninfas coincide con la fecha de inicio de la temporada de lluvias en la Cuenca de México, de acuerdo con los datos de precipitación de 1963 a 1997 (César-García, 2002). Por otro lado, la comunidad vegetal del Pedregal de San Ángel responde a los cambios en la precipitación en el años, registrando la mayor abundancia de especies en floración en el periodo de junio a noviembre (César-García, 2002).

A partir de los resultados obtenidos en este trabajo se proponen relaciones entre la dinámica de la comunidad vegetal y la dinámica de los insectos herbívoros, en especial de los chapulines. Con respecto a la dinámica de los insectos herbívoros se han desarrollado hipótesis sobre el control de sus

poblaciones por fuerzas ascendentes (*bottom-up*), donde las plantas moldean la dinámica de los herbívoros (Hunter *et al.*, 1992; Schmitz, 1994, 1997; Polis y Winemiller, 1996). En este contexto, la fenología foliar y floral podrían estar dirigiendo la fenología de los chapulines, ya que los resultados muestran la importancia de la variación en los recursos alimenticios de los chapulines. De esta forma, las ninfas de *Sphenarium purpurascens* estarían “obligadas” a emerger en el momento que las plantas estén disponibles y sean suficientes para alimentar a la población. Entonces, las ninfas de primer estadio estarán sujetas a una presión selectiva que define la ampliación del periodo de tiempo en el cual emergen y así tener más opciones en cuanto alimentación se refiere. La asincronía en la emergencia podría significar una estrategia útil para esta especie y ser adecuada a la heterogeneidad ambiental que se presenta en la reserva.

Sin embargo, también es necesario mencionar la posibilidad que las poblaciones de insectos herbívoros (en particular la *S. purpurascens*) podría estar delineando las características de la comunidad vegetal. Este chapulín se ha considerado el herbívoro más importante de la reserva debido a su abundancia, su amplio ámbito alimenticio y porque se ha calculado que remueve del 0.5 al 1% del PPNA (Cano-Santana, 1994; Mendoza y Tovar, 1996) y registra altos niveles de daño en especies vegetales muy abundantes en la reserva (Anaya-Merchant, 1999). Además, los resultados de este trabajo revelan que existen preferencias alimenticias que cambian a lo largo de la temporada, enfocándose en momentos a especies arbustivas y herbáceas (Anexo 1).

Esta variación en las preferencias del chapulín sobre las plantas de las que se alimenta esta relacionada principalmente con la variación en los niveles nutricionales, entre los que destaca el contenido de nitrógeno. Varios trabajos han descrito las preferencias de los insectos herbívoros por especies con altos contenidos de nitrógeno (Behmer y Joern, 1993; Bernays *et al.* 1994; Chapman y Sword, 1994; Bernays *et al.* 1995). En ambientes con estacionalidad marcada se ha observado una disminución en los niveles de nitrógeno conforme avanza la temporada modificando las preferencias de especies de chapulines como

Melanoplus femurrubrum y *M. bivittatus* (Ritchie y Tilman, 1992). Con estas evidencias se propone que la población de *S. purpurascens* y sus actividades de forrajeo puede definir la fenología de las especies vegetales a lo largo de la temporada de lluvias, ya que las preferencias de estas especie serán determinadas posiblemente por la cantidad de nitrógeno, aumentando los niveles de daño en las especies preferidas. Ritchie y Tilman (1992) trabajaron con especies tempranas y tardías desarrolladas en pastizales, y encontraron que la dinámica de la comunidad vegetal es afectada por los chapulines de forma directa e indirecta. Por una parte, existe un efecto directo al remover grandes cantidades de tejido sobre las especies preferidas y por otro lado, las especies que no son preferidas aumentan su biomasa y presentan mejores condiciones para competir por recursos con el resto de las plantas y en su caso desplazarlas. En este sentido se observaron preferencias de uso marcadas por *Dahlia coccinea* al inicio de la temporada, lo que permitiría la foliación y floración de otras especies que no son usadas en ese momento; así mismo, se observó una preferencia de uso hacia *Eupatorium petiolare* al final de la temporada.

Sería importante estudiar la variación en la fenología de los chapulines y de la fenología de las plantas con el fin de conocer los efectos en uno y otro nivel trófico, así como describir las fuerzas ascendentes (bottom-up) y descendentes (top-down) que están actuando.

Conclusiones

1. Esta población presenta un patrón de eclosión que abarca más de tres meses, lo cual implica que las ninfas que emergen en distintos periodos se enfrentan a condiciones abióticas y bióticas diferentes.
2. La mayoría de ninfas de primer estadio emergen en un solo pico, aunque se distinguen ninfas que emergen de forma temprana y tardía. En contraste con lo registrado por Cano-Santana (1994), que registra dos picos de emergencia de ninfas.
3. Las ninfas que emergen de forma temprana muestran un mejor desempeño en cuanto a su desarrollo, crecimiento y fecundidad, en contraste con lo que ocurre con las ninfas que emergen de forma tardía en la Reserva del Pedregal de San Ángel.
4. Se observó que la variación estacional de las especies que son utilizadas como alimento por *Sphenarium purpurascens* afecta negativamente el desempeño de las ninfas que emergen de forma tardía. Los cambios en la fenología foliar de la comunidad vegetal tienen un papel importante en la dinámica poblacional de este insecto herbívoro.

Literatura Citada

- Anaya-Merchant, C. 1999. Variación temporal de los niveles de herbivoría de las Compositae de la Reserva del Pedregal de San Ángel (México). Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México.
- Alvarez, F.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. Laboratorio de Ecología, Facultad de Ciencias, UNAM., México, 49 pp.
- Begon, M., J. Harper y C. Townsend. 1986. *Ecology: individuals, populations and communities*. Blackwell Scientific, Londres.
- Behmer, S.T. y A. Joern. 1993. Diet choice by grass-feeding grasshopper based on the need for limiting nutrient. *Funct. Ecol.* 7: 522-527.
- Belovsky, G.E. y J.B. Slade. 1995. Dynamics of two Montana grasshopper populations: relationship among weather, food abundance and intraspecific competition. *Oecologia* 101: 383-396.
- Bernays, E.A. 1993. Food aversion learning. Pp. 1-17. En: A.C. Lewis y D. Papaj (eds.). *Insect learning*. Chapman and Hall, Nueva York.
- 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.
- Bernays, E.A., K.L. Brighth, N. Gonzalez y J. Angel. 1994. Dietary mixing in a generalist herbivore: tests of two hypotheses. *Ecology* 75: 1997-2006.
- Bernays, E.A., N. Gonzalez, J. Angel y K.L. Brighth. 1995. Food mixing by generalist grasshoppers: Plant secondary compounds structure the pattern of feeding. *J. Insect Behav.* 8: 161-180.
- Bernays, E.A., J.E. Angel y M. Augner. 1997. Foraging by a generalist grasshopper: The distance between food resources influences diet mixing and growth rate (Orthoptera: Acrididae). *J. Insect Behav.* 10: 829-840.
- Bradshaw, W. y K. Johnson. 1995. Initiation of metamorphosis in the pitcher-plant mosquito: effects of larval growth history. *Ecology* 76:2055-2065

- Brigh, K.L., E.A. Bernays y V.C. Moran. 1994. Foraging patterns and dietary mixing in the field by the generalist grasshopper *Brachystola magna* (Orthoptera: Acrididae). *J. Insect Behav.* 7: 779-793.
- Camacho-Castillo, E. 1999. Demografía y movilidad de *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae) en la Reserva del Pedregal de San Ángel, D.F. (México). Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México.
- Campbell, R.W. y T.R. Torgersen. 1983. Compensatory mortality in defoliator population dynamics. *Environmental Entomology* 12: 630-632.
- 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* Charpentier (Orthoptera: Pyrgomorphidae) por el tamaño de su cabeza *Folia Entomol. Mex.* 100: 65-66.
- Carrillo, T.C. 1995. El Pedregal de San Ángel. U.N.A.M., México. 177 pp.
- Castellanos-Vargas, I.I. 2001. Ecología de la oviposición de *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae) en la Reserva del Pedregal de San Ángel, México, D.F. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México.
- Caswell, H. 1998. *Matrix Population Models: Construction, Analysis and Interpretation*. Sinauer Associates, Sunderland.
- César-García, S.F. 2002. Análisis de algunos factores que afectan la fenología reproductiva de la comunidad vegetal de la Reserva del Pedregal de San Ángel. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México.
- Chambers, P., G. Sword, J.E. Angel, S. Behmer y E.A. Bernays. 1996. Foraging by generalist grasshoppers: two different strategies. *Anim. Behav.* 52: 155-165.
- Chapman, R. F. 1990. Food selection. Pp. 39-72. En: R. F. Chapman y A. Joern (eds.). *Biology of Grasshoppers*. Wiley-Interscience Pub., Nueva York.
- Chapman, R.F. y G.A. Sword. 1994. The relationship between plant acceptability and suitability for survival and development of the

- polyphagous grasshopper, *Schistocerca americana* (Orthoptera: Acrididae). *J. Insect Behav.* 7: 411-431.
- Connell, J.H., J.G. Tracey y L.J. Webb. 1984. Compensatory recruitment, growth and mortality as factor maintaining rain forest tree diversity. *Ecological monographs* 54: 141-164.
- Cueva del Castillo, R. 1994. Protandria y conducta de apareamiento en *Sphenarium purpurascens*. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México.
- Cueva del Castillo, R. y Z. Cano-Santana, 2001. Variación de la coloración de *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera.: Pyrgomorphidae) en función del sexo y su relación con la formación de parejas en un ambiente heterogéneo. *Folia Entomológica Mexicana* 40:297-309
- Cueva del Castillo, R. y J. Núñez-Farfán. 1999. Sexual selection on maturation time and body size in *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae): correlated responses to selection. *Evolution* 53: 209-215
- Cueva del Castillo, R., J. Núñez-Farfán y Z. Cano-Santana. 1999. The role of body size in mating success of *Sphenarium purpurascens* in Central Mexico. *Ecol. Entomol.* 24: 146-155.
- Dempster, J. P. 1963. The populations dynamics of grasshoppers und locusts. *Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc.* 38: 490-529.
- Doane, C. y M.L. McManus (eds.). 1981. The gypsy moth: Research toward integrated Pest Management. *For. Serv. Tech. Bull.* 1584. U.S.D.A. Washington.
- Elkinton, J.S., J.R. Gould, C.S. Ferguson, A.M. Liebhold, y W.E. Wallner. 1990. Experimental manipulation of gypsy moth density to assess impact of natural enemies. Pp: 257-287. En: A.D. Watt, S.R. Leather, M.D. Hunter y N.A. Kidd (eds.). *Populations dynamics of forest insects*. Intercept, Andover, Hampshire, Reino Unido.
- Ellis, P.E. y D.J. Osborne. 1965. Desert locusts: sexual maturation delayed by feeding on senescent vegetation. *Science* 14: 546-547.
- Fielding, D.J. y M.A. Brusven. 1995. Ecological correlates between rangeland grasshopper (Orthoptera: Acrididae) and plant communities of Southern Idaho. *Environ. Entomol.* 24: 1433-1441.

- Flanagin, V.L., S.P. Haase y S.A. Juliano. 2000. Effects of growth rates and development to metamorphosis in the lubber grasshopper *Romalea microptera*. *Oecologia*: 125:162–169
- Frankino WA y S.A. Juliano. 1999. Costs of reproduction and geographic variation in the reproductive tactics of the mosquito *Aedes triseriatus*. *Oecologia*: 120:59–68
- Haukioja, E. 1993. Effects of food and predation on population dynamics. Pp. 425-447. En: N.E. Stamp y T.M. Casey (eds.). *Caterpillars. Ecological and evolutionary constraints on foraging*. Chapman and Hall, Nueva York.
- Howard, J.J. , D. Raubenheimer y E.A. Bernays. 1994. Populations and individual polyphagy in the grasshopper *Taeniopoda eques* during natural foraging. *Ent. Exp. Appl.* 71: 167-176.
- Hunter, M.D. 1990. Differential susceptibility to variable plant phenology and its role in competition between two insect herbivores on oak. *Ecol. Entomol.* 12: 373-382.
- Hunter, M.D. 1992. A variable insect-plant interaction: the relationship between tree budburst phenology and population levels of insect herbivores among trees. *Ecol. Entomol.* 17: 91-95.
- Hunter , M.D. y P.W. Price. 1992. Natural variability in plants and animals. Pp. 1-12. En: M.D. Hunter, T. Ohgushi y P.W. Price (eds.). *Effects of Resource on Animal-Plant Interactions*. Academic Press, California.
- Jensen, A.L. 1992. Relation between mortality young walleye (*Stizostedion vitreum*) and recruitment with different forms of compensation. *Environmental Pollution* 76: 177-181.
- Joern A. y S.T. Behmer. 1997. Importance of dietary nitrogen and carbohydrates to survival, growth, and reproduction in adults of grasshopper *Ageneotettix deorum* (Orthoptera: Acrididae). *Oecologia* 112: 201-208.
- Joern A. y S.T. Behmer. 1998. Impact of diet quality on demographic attributes in adult grasshoppers and nitrogen limitation hypothesis. *Ecol. Entomol.* 23: 174-184.
- Joern, A. y S. B. Gaines. 1990. Population dynamics and regulation in grasshoppers. Pp. 415-482. En: R.F. Chapman y A. Joern (eds.). *Biology of Grasshoppers*. Wiley-Interscience Pub., Nueva York.

- Kaushal, B.R. y P.C. Joshi. 1991. Energy dynamics of grasshoppers populations in a temperate grassland community in India. *Aust. J. Ecol.* 16: 295-300.
- Kevan, D. K. 1977. The American Pyrgomorphidae. *Rev. Soc. Ent. Argentina* 36: 3-28.
- Kriegbaum, H. 1997. Grasshopper reproductive strategies measured in the field: a tradeoff between age at maturity and egg production per day. *Naturwissenschaften* 84: 157-159.
- Leips J. y J. Travis, 1994. Metamorphic responses to changing food levels in two species of hylid frogs. *Ecology* 75:1345-1356.
- Mattson, W.J. 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 119-161.
- Mattson, W.J. y R.A. Haack. 1987. The role of drought in outbreaks of plant-eating insects. *Biosciences* 37: 110-118.
- McCaffery, A.R., A.G. Cook, W.W. Page y T.J. Perfect. 1978. Utilization of food by *Zonocerus variegatus* (L.) (Orthoptera: Pyrgomorphidea). *Bull. Ent. Res.* 68: 589-606.
- McNeill, S. y T.R.E. Southwood. 1978. The role of nitrogen in the development of insect/plant relationships. Pp. 77-98. En: J.B. Harborne (ed.). *Biochemical aspects of plant and animal coevolution*. Academic Press, Londres.
- Marquez, M.C. 1968. Contribución al estudio de los ortópteros de México. IV. Ortópteros del Pedregal de San Ángel, Villa Obregón, D.F. *An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México, Ser Zool.* 39: 107-112.
- 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.). *Resúmenes del XXVIII Congreso Nacional de Entomología*. Cholula, Puebla, México.
- Mendoza, P.C. y S.E. Tovar. 1996. Ecología de forrajeo de *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Acrididae) en la Reserva del Pedregal de San Angel, México, D.F. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México.

**ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA**

- Moehrlin, GS y S. Juliano. 1998. Plasticity of insect reproduction: testing models of flexible and fixed development in response to different growth rates. *Oecologia* 115:492-500.
- Moller, A.P. 1998. Sperm competition and selection sexual. *En*: Birkhead, T.R. y A.P. Moller (eds.). *Sperm competition and selection sexual*. Academic Press, Londres.
- Munster-Swendsen, M. 1980. The distribution in time and space of parasitism in *Epinotia tedella* (C) (Lepidoptera: Tortricidae). *Ecol. Entomol.* 5: 373-383.
- Oedekoven, M.A. y A. Joern. 2000. Plant quality and spider predation affects grasshoppers (Acrididae): Food-quality-dependent compensatory mortality. *Ecology*: 81: 66-77.
- Parmenter, R.R., J.A. McMahon y C.A.B. Gilbert. 1991. Early duccesional patterns of arthropod recolonization on reclaimed Wyoming strip mines: the grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) and allied faunas (Orthoptera: Grillacrididae, Tettigonidae). *Environ. Entomol.* 20: 135-142.
- Pfadt, R.E. 1949. Food plants as factor in the ecology of the lesser migratory grasshopper *Melanoplus mexicanus* (Sauss). *Bull. Agr. Exp. Stat. Wyo.* (290).
- Polis, G.A y K.O. Winemiller. 1996. Food webs. Chapman and Hall, Nueva York.
- Pyke, D.A. y J.N. Thompson. 1986. Statical analysis of survival and removal rate experiment. *Ecology* 67: 240-245.
- Ríos-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., México.
- Rossiter, M. 1987. Genetic and phenotypic variation in diet breadth in a generalist herbivore. *Evol Ecol.* 1: 272-282.
- Rossiter M, W. Yendol y N. Dubois. 1990. Resistance to *Baccillus thuringiensis* in gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae): Genetic and environmental causes. *J. Econ. Entomol.* 86: 2211-2218.
- Rossiter, M. 1991. Maternal effects generate variation in the life history : Consequences of eggs weight plasticity in the gypsy moth. *Fun. Ecol.* 5: 386-393.

- Rossiter, M. 1992. The impact of resource variation on population quality in herbivorous insects: A critical aspects of populations dynamics. Pp. 13-42. En: M.D. Hunter, T. Ohgushi y P.W. Price (eds.). *Effects of resource on animal-plant interactions*. Academic Press, San Francisco.
- Rzedowski, J. 1954. Vegetación del Pedregal de San Ángel. *An. Esc. Nac. Cien. Biol. I.P.N., México* 8: 59-159.
- Serrano, G. y J. Ramos-Elorduy. 1989. Biología de *Sphenarium purpurascens* Charpentier y algunos aspectos de su comportamiento (Orthoptera: Acrididae). *Anales Inst. Biol. UNAM, México* 59(2) 139-152.
- Scriber, J.M. 1984. Host-plant suitability. Pp. 159-202. En: J.W. Bell y R.T. Cardé (eds.), *Chemical Ecology of Insects*. Chapman and Hall, Nueva York.
- Sinclair, A.R.E. 1985. Does interespecific competition or predation shape the African ungulate community? *J. of Anim. Ecol.* 54: 899-918.
- Slansky, F., Jr. 1993. Nutritional ecology: the fundamental quest for nutrients. Pp. 29-91. En: N.E. Stamp y T.M. Casey (eds.). *Caterpillars*. Chapman and Hall, Nueva York.
- Smalley, A.E. 1960. Energy flow of a salth marsh grasshoper population. *Ecology* 41: 672-677.
- Schmitz, O.J. 1994. Resource edibility and trophic exploitation in a old field food web. *Proc. Nat. Aca. Sci.* 91: 5364-5367.
- Schmitz, O.J. 1997. Press perturbations and predictibility of ecological interactions in a food web. *Ecology* 78: 55-69.
- Schmitz, O.J., A.P. Beckerman y K.M. O'Brien. 1997. Behaviorally mediated cascades: effects of predation risk on food web interactions. *Ecology* 78: 1388-1399.
- Soberón, M., R.M. Cruz y G.C. Jiménez. 1991. Ecología hipotética de la Reserva del Pedregal de San Ángel. *Ciencia y Desarrollo* 17: 25-38.
- Sword, G.A. y R.F. Chapman. 1994. Monophagy in a polyphagous grasshopper, *Schistocerca gossypii*. *Ent. Exp. Appl.* 73: 255-264.
- Thornhill, R. y J. Alcock. 1983. *The evolution of insect mating system*. Harvard University Press, Cambridge.
- Valentine, H.T. 1983. The influence of herbivory on the net rate of increase of gypsy moth abundance: A modeling analysis. Pp. 105-11. En: *Proc. Forest*

- defoliator-host interactions: A comparison between gypsy moth and spruce budworms*. U.S. Dept. Agric. For. Serv. Gen. Tech. Rep. NE-85. Washington.
- Valiente-Banuet, A. y E. De Luna, 1990. Una lista florística actualizada para la Reserva del Pedregal de San Ángel, México, D.F. *Act. Bot. Mex.* 9: 13-30.
- Varley, G.C. y G.R. Gradwell. 1958. Oak defoliators in England. *Proceedings of the International Congress of Entomology* 4: 33-36.
- Waddell, K, C.W. Fox, K.D. With y T.A. Mousseau. 2001. Leaf abscission phenology of a scrub oak: consequence for growth and survivorship of a leaf mining beetle. *Oecologia* 127: 251-258.
- West, C. 1985. Factors underlying the late seasonal appearance of the lepidopterus leaf-mining guild on oak. *Ecol. Entomol.* 10: 111-120.
- White, T.C.R. 1993. *The inadequate environment: Nitrogen and the abundance of animals*. Springer, Nueva York.
- Zar, J.H. 1984. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, Nueva Jersey.

Apéndice 1.

Abundancia de *Sphenarium purpurascens* registrada sobre las especie vegetales utilizadas en la Reserva del Pedregal de San Ángel a lo largo del estudio.

Abundancia temporal de <i>Sphenarium purpurascens</i>									
FECHA	<i>Solanaceae</i>	<i>Gnaphalium oxiphyllum</i>	<i>Manfreda scabra</i>	<i>Stevia ovata</i>	<i>Dahlia coccinea</i>	<i>Verbesina virgata</i>	<i>Baccharis sordescens</i>	<i>Eupatorium petiolare</i>	<i>Commelina tuberosa.</i>
07/07/99	6	4	25	21	141	60	1	10	
15/07/99	127	9	135	177	899	104	10		59
22/07/99	188	7	418	105	1446	17	10	8	43
28/07/99	114	4	122	93	1040	13	2	9	54
05/08/99	68	13	79	56	1076	30	7	19	59
12/08/99	124	47	30	70	941	64	3	41	125
19/08/99	76	49	93	24	1229	217		43	15
26/08/99	34	27	79	36	501	92	4	65	37
02/09/99	43	21	39	36	566	74	2	46	23
09/09/99	46	18	204	27	669	81		45	11
23/09/99	26	8	30	38	398	61		65	
30/09/99		23	138	86	197	89	1	24	29
07/10/99		16	297	42	83	146	1	91	8
21/10/99		40	153	17	33	178		166	
04/11/99	2	13	5		6	126	6	64	
19/11/99		10	4	2	9	93		66	
02/12/99		11		1	3	6		19	
17/12/99		1		1		8		1	

Apéndice 1. Continuación

Abundancia temporal de <i>Sphenarium purpurascens</i>									
FECHA	<i>Dodonaea viscosa</i>	<i>Dioscorea galeottiana</i>	<i>Muhlenbergia robusta</i>	<i>Cissus sycyodes</i>	<i>Bouvardia ternifolia</i>	<i>Piqueria trinervia</i>	<i>Bacharis salicifolia</i>	<i>Buddleia cordata</i>	<i>Iresine grandis</i>
07/07/99									
15/07/99	1	10	51	5					
22/07/99		47	68		4	2	6	1	2
28/07/99		18	34	3		9		1	3
05/08/99		5	61	7	4	3		17	1
12/08/99		18	15	2	4	10		13	
19/08/99		27	32	20	7			1	
26/08/99		15	88	3	13			14	
02/09/99		2	87		1	1	1	15	
09/09/99		10	230		1	3		11	
23/09/99	1	10	75	13	7	1		10	
30/09/99	1	4	391			2	5	10	
07/10/99		2	143	15	4	1	1	16	
21/10/99			164	11	6		2	34	2
04/11/99			97				1	26	
19/11/99			24			1		20	
02/12/99			43						
17/12/99			11						

Apéndice 1. Continuación

Abundancia temporal de <i>Sphenarium purpurascens</i>									
FECHA	<i>Solanum</i> sp.	<i>Oxalis</i> sp.	<i>Tagetes micrantha</i>	<i>Commelina</i> sp	<i>Bidens odorata</i>	<i>Ambrosia</i> sp.	<i>Phaseolus</i> sp.	Solanaceae 2	Leguminosae 1
07/07/99									
15/07/99									
22/07/99	44	1							
28/07/99	29		1	22					
05/08/99	7								
12/08/99	38				3				
19/08/99	136			38		3	11	7	
26/08/99	60			140					5
02/09/99	31				4	3		1	
09/09/99				109	2	2		22	9
23/09/99	8			41	3			1	1
30/09/99	3				2	3			4
07/10/99	2			8	3				4
21/10/99	4				3				
04/11/99				2					6
19/11/99									
02/12/99									
17/12/99									

Apéndice 1. Continuación

Abundancia temporal de <i>Sphenarium purpurascens</i>					
FECHA	<i>Cosmos bipinnatus</i>	<i>Rynchelytrum repens</i>	<i>Lagascea rubra</i>	Euphorbiaceae	<i>Senecio praecox</i>
07/07/99					
15/07/99					
22/07/99					
28/07/99					
05/08/99					
12/08/99					
19/08/99					
26/08/99	1				
02/09/99	3	6			
09/09/99	1	3			
23/09/99		19	1		
30/09/99	4	7		4	
07/10/99	4	4		1	1
21/10/99	1				10
04/11/99		4			10
19/11/99					
02/12/99					
17/12/99					