

235294



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS



BIBLIOTECA INSTITUTO DE ECOLOGIA UNAM

ECOLOGIA DE FORRAJEO DE Sphenarium purpurascens (ORTHOPTERA: ACRIDIDAE) EN LA RESERVA DEL PEDREGAL DE SAN ANGEL, D.F. MEXICO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G O

P R E S E N T A N :

CLAUDIA MENDOZA PAREDES

EFRAIN TOVAR SANCHEZ



FACULTAD DE CIENCIAS SECCION ESCOLAR

MEXICO, D. F.

1996





Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL
AVÁNAMA DE
MEXICO

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

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:

ECOLOGIA DE FORRAJE DE *Sphenarium purpurascens* (ORTHOPTERA: ACRIDIDAE)
EN LA RESERVA DEL PEDREGAL DE SAN ANGEL, D.F. MEXICO

realizado por MENDOZA PAREDES CLAUDIA Y TOVAR SANCHEZ EFRAIN

con número de cuenta 8859674-3 , pasante de la carrera de BIOLOGIA
8531160-0

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis Propietario DR. ZENON CANO SANTANA

Propietario DR. ALBERTO KEN OYAMA NAKAGAWA

Propietario DRA. BETTY BENREY BOGUSLAVSKY

Suplente BIOL. IRENE SANCHEZ GALLEN

Suplente BIOL. CARLOS RAFAEL CORDERO MACEDO

Consejo Departamental de Biología

M. EN C. ALEJANDRO MARTINEZ MENA
PRESIDENTE GENERAL
DE BIOLOGIA

**A mis padres con mi amor en
agradecimiento a su apoyo moral,
económico y espiritual.**

**A Efraín por la esencia de
lo que nos ha unido.**

**Claudia Mendoza Paredes
MAYE**

**A mi mamá María de Jesús
Sánchez por su gran cariño y
apoyo incondicional.**

**A Maye por su enorme cariño,
amistad, apoyo espiritual y su
especial forma de ver la vida.**

Efraín Tovar Sánchez.

Into the distance, a ribbon of black
stretched to the point of no turning back
a flight of fancy on a wind swept field
standing alone my senses reeled
a fatal attraction is holding me fast, how
can I escape this irresistible grasp?

CAN'T KEEP MY EYES FROM THE CIRCLING SKY
TONGUE-TIED AND TWISTED JUST AN EARTH-BOUND MISFIT, I

A soul in tension that's learning to fly
condition grounded but determined to try
can't keep my eyes from the circling skies
tongue-tied and twisted just an earth bound misfit, I

PINK FLOYD

AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo es el producto del esfuerzo y la ayuda de muchas personas, a las cuales agradecemos su cooperación y esperamos no olvidar a nadie.

Queremos expresar nuestro más profundo agradecimiento al Dr. Zenón Cano Santana que en principio siempre fué y sigue siendo nuestro amigo, su apoyo, dedicación e ingenio fueron esenciales para la realización de este trabajo. Asimismo, queremos expresar nuestra admiración a su ejemplar desempeño académico el cual nos transmitió para la mejor elaboración de la tesis.

Nuestro agradecimiento a la Biol. Irene Sánchez por la minuciosa revisión del manuscrito y por sus acertados comentarios en relación al mismo, también le agradecemos su gran ayuda en los análisis estadísticos y sobre todo su amistad.

Agradecemos al Dr. Ken Oyama por el financiamiento para la impresión de este trabajo, así como al Laboratorio de Ecología Teórica del Centro de Ecología, al Laboratorio de Ecología de la Facultad de Ciencias y al Laboratorio de Morfofisiología vegetal por el apoyo económico y las facilidades otorgadas para el desarrollo de la tesis.

Agradecemos al Dr. Ken Oyama, a la Dra. Betty Benrey y al Biol. Carlos Cordero por sus comentarios y correcciones al trabajo, los cuales dieron más sustento a la tesis.

A la M. en C. Aurora Zlotnik agradecemos su valiosa intervención en nuestro trabajo al ayudarnos a identificar las estructuras vegetales en los restos fecales de los chapulines.

Agradecemos a la Biol. Beatriz González Hidalgo y al Biol. Jose Luis Contreras su ayuda en la identificación de las especies vegetales.

Queremos agradecer a la Biol. Leticia Ríos, al Biol. Raúl Cueva y al Biol. Raúl Alcalá por su interés y por su colaboración en el desarrollo de la tesis.

Agradecemos el apoyo moral de los Biol. Juanita de Cano, Leticia Pérez y Jose Luis Castillo.

Agradecimientos Personales (Claudia Mendoza)

Quiero expresar mi más profundo agradecimiento a mi hermana Adriana por su interés en mi trabajo y sobre todo por su apoyo moral y económico-laboral durante la realización de la tesis. Gracias por siempre estar ahí cuando he necesitado. 1000 gracias.

Reitero el agradecimiento a mis padres por todo el apoyo que me han dado a lo largo de mi vida y por enseñarme a valorar las cosas importantes que nos hacen mejores personas: "CUANDO ESTES EN EL JARDIN VIVE CON INTENSIDAD SOBRE LA HIERBA PORQUE A PARTIR DE UN DIA LA HIERBA VIVIRA ETERNAMENTE SOBRE TI"

Gracias a Efraín por su amor y paciencia. Quiero expresar mi admiración hacia Efraín porque a pesar de todos los problemas su optimismo siempre lo sacó adelante con éxito. Le agradezco el tratar de dar siempre lo mejor y por apoyarme y ayudarme a concretizar mis sueños.

Agradezco el apoyo de mis hermanos Netito, Alec y Gon así como a mi cuñado y amigo Hector Ruiz.

Gracias a mi suegra, a Marisol, Janett y Salvador por la amistad y la ayuda que me han brindado

A mis gatitos: Banana, Pulga y Colita por su inigualable compañía durante la captura del manuscrito y la traducción de los artículos.

Agradecimientos personales (Efraín Tovar)

Quiero agradecer especialmente a mis hermanas Marisol y Janett por su cariño y gran apoyo, a mi hermano Chavita por sus sabios consejos, su apoyo y su cariño, and thanks to my sister in law Carmen and her sons Kristel and Ottmar for their love and care.

Quiero reiterar mi agradecimiento a las dos personas más trascendentes en mi vida: Mi mamá y Maye.

Agradezco al Ing. Ernesto Mendoza "El Caballito" y a su esposa la Química Adela Paredes por su gran cariño y amistad. También quiero agradecer el apoyo y la amistad de Adriana y su esposo Héctor.

Agradezco el apoyo y la amistad del equipo pedregalero y Dulce (Carl Sagan, El Cangrejo, Ricolón, Zenón, Angélica "Don Gato" y Dulce poli) así como a mis amigos Maye Eyra, Toño, Armando el Flaco, Javier, Lorena, Gerardo el Rostro, Marco y Yukiko.

INDICE

I. INTRODUCCION GENERAL	1
1.1. Los herbívoros y sus efectos sobre las plantas	1
1.2. Grado de especialización y conducta de forrajeo de los acrídidos	2
1.3. Preferencias alimenticias de los Acrídidos y factores que las afectan	3
1.3.1. Disponibilidad del alimento	5
1.3.2. Calidad nutricional de las plantas	6
1.3.3. Contenido foliar de agua	8
1.3.4. Metabolitos secundarios	9
1.3.5. Variabilidad vegetal	9
1.3.6. Edad foliar	10
1.3.7. Desarrollo ninfal	10
1.3.8. Características físicas de las plantas	12
1.4. Importancia de <i>Sphenarium purpurascens</i> (Orthoptera: Acrididae) en la Reserva del Pedregal de San Angel.	13
1.5. Objetivos e hipótesis involucradas	14
II. ZONA DE ESTUDIO	16
2.1. Localización	16
2.2. Aspectos geológicos	16
2.3. Suelos	18
2.4. Clima y estacionalidad	18
2.5. Vegetación	18
2.6. Perturbación	20
III. HISTORIA NATURAL DE <i>SPHENARIUM PURPURASCENS</i>	22
IV. MATERIALES Y METODOS	25
4.1. Selección de sitios y muestreo de chapulines	25
4.2. Análisis de la vegetación	26
4.3. Preferencias alimenticias en el campo	27
4.4. Ambito alimenticio y distribución de chapulines	27
4.5. Preferencias alimenticias en el laboratorio	28
4.6. Régimen alimenticio de los chapulines adultos	30
4.6.1. Preparaciones patrón	30
4.6.2. Muestreo de chapulines	31
4.7. Dureza foliar, contenido de agua y preferencias alimenticias	32
4.7.1. Dureza	32
4.7.2. Contenido de agua	33
V. RESULTADOS	34
5.1. Comparación de la vegetación entre los sitios de muestreo	34
5.2. Preferencias alimenticias y de asentamiento	34
5.3. Especies vegetales más preferidas para alimentación	45
5.4. Especies vegetales más preferidas para asentamiento	47
5.5. Uso de la vegetación como lugar de asentamiento y/o alimentación	47

5.6	Etapa de desarrollo y ámbito alimenticio	55
5.7.	Dureza foliar	55
5.8.	Preferencias alimenticias en el laboratorio	55
5.9.	Preferencias, contenido de agua y dureza foliar	61
5.10.	Análisis microscópico de los restos fecales	66
5.11.	Régimen alimenticio de los chapulines adultos	66
VI.	DISCUSION	71
6.1.	Aspectos metodológicos	71
6.2.	Relación entre preferencia alimenticia y asentamiento	72
6.3.	Variabilidad espacial y temporal de la conducta de forrajeo de <i>Sphenarium purpurascens</i>	73
6.4.	Preferencia de asentamiento de <i>Sphenarium purpurascens</i>	77
VII.	CONCLUSIONES	79
VIII.	LITERATURA CITADA	80
Apéndice 1.	Longitud de la cabeza de los chapulines de cada etapa de desarrollo de <i>Sphenarium purpurascens</i>	92
Apéndice 2.	Técnica de tinción Fastgreen-Safranina	93
Apéndice 3.	Claves del listado de especies vegetales	94
Apéndice 4.	Densidad promedio (individuos/m ²) de cada estadio y sexo en adultos de <i>Sphenarium purpurascens</i> durante 1991	96
Apéndice 5.	Contenido absoluto de agua de las principales especies vegetales sobre las que se asienta y/o alimenta <i>Sphenarium purpurascens</i> dentro de la Reserva	97

I. INTRODUCCION GENERAL

1.1. Los herbívoros y sus efectos sobre las plantas.

La herbivoría es la interacción ecológica en la cual los animales se alimentan de los tejidos vivos de las plantas verdes (Krebs, 1978). La importancia del estudio de la relación entre los productores (plantas) y los consumidores primarios (herbívoros) radica en que estos dos niveles tróficos constituyen la base de las pirámides alimenticias (Miller y Miller, 1986; Crawley, 1989).

El efecto de los herbívoros sobre la vegetación de una región puede analizarse a nivel individual, poblacional o de comunidades. A nivel individual, los herbívoros pueden provocar altas tasas de pérdida de tejidos a las plantas (Harper, 1969; Janzen, 1970; Lubchenco, 1978) reduciendo el área fotosintética (Crawley, 1983), alterando el balance de carbohidratos (Crawley, 1983) e interfiriendo con el consumo de agua y nutrientes (Crawley, 1983), todo lo cual debilita la estructura física de la planta (Crawley, 1983; Coley *et al.*, 1985). Como resultado de estos procesos la adecuación de las plantas se puede ver afectada por cuatro posibles vías (Harper, 1969; Janzen, 1970; Rockwood, 1973; Lubchenco, 1978; Coley, 1983; Crawley, 1983; Dirzo, 1984; Coley *et al.*, 1985): (a) incrementando las posibilidades de mortalidad, (b) reduciendo la producción de semillas, (c) disminuyendo la habilidad competitiva y (d) reduciendo la tasa de crecimiento.

Los herbívoros, por otro lado, también pueden causar cambios en la concentración de los metabolitos secundarios (Karban y Myers, 1989) y/o en las defensas morfológicas de las plantas (Lewis *et al.*, 1987; Young, 1987).

A nivel poblacional, los herbívoros también pueden ocasionar cambios en la demografía de las plantas al alterar su crecimiento, su éxito reproductivo, y el establecimiento de sus retoños (Kulman, 1971; Crawley, 1983), afectando la abundancia de las plantas (Chesson, 1985; Chesson y Huntly, 1988; Veblen *et al.*, 1991) y reduciendo su adecuación (Fritz y Simms, 1992). Asimismo, los insectos fitófagos pueden disminuir el crecimiento poblacional y las tasas de sobrevivencia de las plantas (Tilman, 1988) alterando, en consecuencia, sus patrones de distribución. *Hesperotetix viridis* (Orthoptera: Acrididae), por ejemplo, puede determinar la distribución de las plantas de las que se alimenta, excluyendo a algunas de ellas (como *Machaeranthera canescens*) de ciertos hábitats (Parker y Root, 1981).

Los herbívoros pueden determinar el resultado final de la competencia interespecífica mediante su habilidad de alimentarse diferencialmente de distintas especies de plantas (Chapman y Joern, 1990). Además, pueden alterar significativamente la dinámica y estructura de las comunidades (Fletcher, 1987; Huntly, 1987; Power *et al.*, 1988; Crawley, 1989; Karban y Myers, 1989; Cain *et al.*, 1991), causando disturbios al alimentarse de las plantas alterando su abundancia relativa (Dayton, 1971; Caswell, 1978; Rice, 1987) y cambiando las condiciones ambientales de diferentes hábitats (McNaughton, 1983, Chesson, 1985; Hay, 1985; McNaughton, 1985; Huntly, 1987). La biomasa vegetal consumida por los herbívoros, por ejemplo, es desechada en forma de estiércol, heces y orina, lo cual puede modificar la disponibilidad local de nutrientes (McNaughton, 1983, 1985; Bazely y Jeffries, 1986; Day y Detling, 1990).

Por otra parte, los herbívoros pueden incrementar o reducir la diversidad de las comunidades de plantas (Harper, 1969; Holt, 1977; Lubchenco, 1978; Noy-Mier, 1981; Holt, 1984). Así, por ejemplo, mediante la selección de especies dominantes un herbívoro favorecerá un aumento en la diversidad, en tanto que, si selecciona especies que son raras, se favorecerá una reducción en la diversidad vegetal (Harper, 1969; Chapman y Joern, 1990).

Los herbívoros también pueden incidir sobre otros procesos funcionales de las comunidades afectando la sucesión, ya que pueden disminuir tanto la capacidad de colonización como la competitividad de algunas especies vegetales (Krebs, 1978; Gordon *et al.*, 1982). Por último, los herbívoros pueden modificar la composición y abundancia relativa de las plantas (Harper, 1969; Holt, 1977; Huntly, 1991) y la productividad primaria (Carpenter, 1986; Fletcher, 1987; Crawley, 1989; Gibson *et al.*, 1990; Huntly, 1991).

1.2. Grado de especialización y conducta de forrajeo de los acrídidos.

Los insectos son los animales fitófagos que presentan la mayor diversidad de especies en el mundo (Rivera, 1991). Dentro de éstos, los grupos de mayor importancia son los órdenes Orthoptera y Lepidoptera, ya que cerca del 99% de sus especies son fitófagas (Strong *et al.*, 1984). Los insectos fitófagos se presentan en la gran mayoría de los ecosistemas terrestres, donde algunas especies se tornan tan abundantes que amenazan las propiedades ecológicas, evolutivas y estéticas de éstos (Mattson y Addy, 1975).

Los patrones de alimentación de los herbívoros están determinados por factores físicos, químicos y bióticos (Bernays y Chapman, 1974; Chapman, 1974; Feeny, 1976; Rhoades y

Cates, 1976; Otte y Joern, 1977). De acuerdo con su grado de especialización los herbívoros se clasifican en (a) polífagos, aquellos que se alimentan de un amplio ámbito de especies de plantas que pertenecen a diferentes familias (Chapman y Joern, 1990), (b) oligófagos, los que se alimentan de un grupo limitado de plantas, usualmente dentro de una familia (Otte y Joern, 1977) y (c) monófagos, los cuales se alimentan de especies de plantas pertenecientes a un sólo género (Chapman y Joern, 1990). Esta clasificación es alternativa a la que los separa en especialistas (monófagos y oligófagos) y generalistas (polífagos) (Bell, 1991).

¿Qué importancia puede tener el alimentarse de una sola especie de planta o de una gran variedad de ellas? Muchos autores sugieren la posibilidad de que consumir una gran variedad de alimentos permite evitar que se alcance la dosis letal de cada compuesto secundario (Freeland, 1975) y optimizar el balance de nutrientes (Whittaker, 1979; Lee, 1990; Simpson y Simpson, 1990). Asimismo, se ha demostrado que los chapulines crecen más rápido cuando son capaces de seleccionar entre una gran variedad de alimentos que cuando están restringidos a sólo uno de ellos (Kaufmann, 1965; MacFarlane y Thorsteinson, 1980; Lee, 1990).

La especialización hacia una especie de planta, por otro lado, puede ser una táctica segura y eficiente de alimentación, en la cual la predecibilidad de los recursos alimenticios es muy importante (Joern, 1979a, b). La estrategia especialista permite a los herbívoros utilizar un recurso no disponible para otros lo cual puede reducir la competencia (Crawley, 1983). Sin embargo, los consumidores más selectivos pueden gastar su energía al buscar plantas apetecibles entre las que no lo son, mientras que los consumidores más generalistas sólo rechazan áreas con plantas poco apetecibles, gastando menos energía (Bell, 1991).

Bell (1991) establece que la localización, densidad y calidad de los recursos, así como la estructura del hábitat influyen en la actividad de forrajeo del insecto, y que las plantas pueden servir a los insectos como: (a) sitios de alimentación, (b) sitios de apareamiento, (c) sitios de oviposición y/o (d) sitios de refugio.

El comportamiento de búsqueda de alimento difiere entre especies y aún entre individuos de la misma especie (Bell, 1991), y depende de (a) las condiciones bióticas del ambiente, como son la disponibilidad de recursos y los riesgos por depredación que se generan para obtenerlos (Feeny, 1976; Bell, 1991), (b) las condiciones fisiológicas como el hambre y la disposición sexual (Bell, 1991), (c) los factores genéticos (Bell, 1991), (d) los efectos maternos y factores relacionados con las experiencias vividas durante las etapas juveniles (Chapman y Joern, 1990), (e) las características y habilidades del animal, incluyendo las facultades de

percepción y locomoción (Bell, 1991), y (f) el paisaje de un hábitat que afecta el acceso y la velocidad de desplazamiento (Price *et al.*, 1980). Bell (1991) propone tres variables importantes que relacionan el comportamiento de búsqueda de los herbívoros con las adaptaciones morfológicas, fisiológicas y de comportamiento de los individuos de una especie: (a) la movilidad, (b) el tiempo y la energía utilizados para la búsqueda y (c) el ámbito de especies de plantas utilizadas como alimento.

La disponibilidad de los recursos puede decrecer debido a la actividad de forrajeo, ya que las plantas se pueden volver menos vulnerables al ataque como resultado de un uso previo, tal como ocurre cuando los árboles después de un ataque producen toxinas creando hojas menos apetecibles (Bell, 1991).

La atracción que ejerce una planta a cierta distancia puede ser importante en la selección del alimento para algunas especies de chapulines; sin embargo, en muchas otras especies la selección del alimento puede depender del contacto directo con las plantas (Chapman y Joern, 1990; Simpson y White, 1990).

1.3. Preferencias alimenticias de los acrídidos y factores que las afectan.

Los chapulines (Orthoptera: Acrididae) muestran una gran variación interespecífica en su grado de especialización (Mulkern *et al.*, 1969; Ueckert y Hansen, 1971; Otte y Joern, 1977; Uvarov, 1977; Sheldon y Rogers, 1978), ya que existen los especialistas absolutos como *Hesperotettix viridis*, que se alimenta de una sola especie (Parker, 1984), hasta los generalistas extremos como *Schistocerca gregaria*, que se alimenta de más de 160 especies (Uvarov, 1977). Sin embargo, a pesar de la gran variedad de plantas que algunos acrídidos utilizan en sus dietas, los chapulines son selectivos (Mulkern, 1967; Otte y Joern, 1977; Uvarov, 1977). Por ejemplo, *Schistocerca gregaria* que se alimenta de 160 especies, no consume ciertas plantas en lo absoluto (Uvarov, 1977). La existencia de selectividad hacia las especies de plantas disponibles en el campo ha sido demostrada mediante estudios basados en la identificación de fragmentos de plantas obtenidas del intestino posterior (Gangwere, 1961; Mulkern *et al.*, 1969; Bernays y Chapman, 1970a, b; Ueckert y Hansen, 1971; Otte y Joern, 1977; Uvarov 1977, Joern 1979a).

La selección del alimento de los acrídidos depende de sus características biológicas, de las plantas de las que se alimentan y del hábitat. Las características de los chapulines involucradas en la selección del alimento son: (a) el tamaño corporal (Chapman y Joern,

1990), (b) la morfología de sus partes bucales (Bell, 1991), (c) las características del sistema digestivo (McNaughton, 1983), (d) las experiencias previas con especies vegetales utilizadas para oviposición o para alimentación (Joern, 1979b; Papaj y Prokopy, 1989), (e) la variación individual en la preferencia alimenticia (Joern, 1979a,b; Rowell, 1985b; Howard y Bernays, 1991), (f) el aprendizaje por asociación (Howard y Bernays, 1991), (g) la cantidad de alimento que ha sido consumido previamente (Chapman y Joern, 1990), (h) el estado de hidratación de los insectos (Lewis y Bernays, 1985), (i) la competencia intraespecífica (Ueckert y Hansen, 1971), y (j) la eclosión diferencial en tiempo y en espacio de los chapulines (Howard y Bernays, 1991).

Las características de las plantas involucradas en la selección del alimento, por su parte, son las siguientes: (a) su composición, diversidad, distribución y abundancia (Isely, 1938a; Mulkern *et al.*, 1964; Otte, 1976; Otte y Joern, 1977; Capinera y Sechrist, 1982; Joern, 1982; Cottam, 1985; Lewis y Bernays, 1985; Joern *et al.*, 1986; Quinn y Walgenbach, 1990; Bell, 1991), (b) su disponibilidad y la apetecibilidad (Lewis y Bernays, 1985), (c) su calidad nutricional, medida como contenido foliar de nitrógeno (Mulkern, 1972; Otte y Joern, 1977; Bernays, 1982, Chapman y Joern, 1990), agua (Lewis y Bernays, 1985) y otros nutrimentos, (d) su contenido de compuestos químicos secundarios (Chapman y Joern, 1990), (e) su morfología y arquitectura (Bernays y Chapman, 1970a; Feeny, 1970; Otte y Joern, 1977; Joern, 1979a, b; Raupp y Denno, 1983; Rowell, 1985a; Joern *et al.*, 1986; Bell, 1991) y (f) su dureza foliar (Feeny, 1970; Chapman y Joern, 1990).

Las características del hábitat que influyen en la selección del alimento son: (a) el microclima (Anderson *et al.*, 1979; Chappell, 1983; Lewis y Bernays, 1985; Whitman, 1987), (b) la distribución de sitios óptimos para protección contra depredadores (Isely, 1938a,b; Otte y Joern, 1977; Joern, 1979a, b; Lewis y Bernays, 1985) y para oviposición (Isely, 1938a; Uvarov, 1977; Joern 1982, Joern *et al.*, 1986), y (c) el grado de perturbación (Quinn y Walgenbach, 1990).

A continuación se explicará con más detalle algunos de los elementos que afectan la selección del alimento por parte de los acrídidos.

1.3.1. Disponibilidad del alimento.

La aparente abundancia de plantas enmascara el problema que tienen los insectos herbívoros para conseguir alimento disponible (Parker, 1984). Existen evidencias de que la cantidad relativa de cada tipo de alimento ingerido por los chapulines depende en cierto grado

de la abundancia relativa de plantas hospederas potenciales (Ueckert *et al.*, 1972; Chandra y Williams, 1983; Cottam, 1985). Bernays y Chapman (1970a) observaron que *Chorthippus parallelus* presentó una tasa de consumo proporcional a la abundancia de su hospedero y que su intestino contenía la mayor proporción de la especie vegetal más común (*Agrostis* sp.). Asimismo, Chandra y Williams (1983) mostraron que cuando a *Schistocerca gregaria* se le presentaba un arreglo de dos plantas de igual apetecibilidad, las plantas eran consumidas en proporción a su abundancia relativa. Rowell (1985a) mostró que la principal especie vegetal consumida por *Rhachicreagra* sp. era una de las más comunes en el hábitat. Sin embargo, en algunos sistemas, muchas plantas no son consumidas de acuerdo a su abundancia relativa. Por ejemplo, *Anthoxanthum* sp. es consumida por los chapulines en menor cantidad que la esperada por su abundancia, probablemente debido a los altos niveles de cumarina que contiene, en tanto que *Festuca* sp. estuvo subrepresentada en la dieta debido a que los primeros estadios no podían morder sus hojas (Bernays y Chapman, 1970a, b).

Las plantas con mayor disponibilidad o aparentes (i.e. aquellas que pueden ser encontradas fácilmente por los herbívoros [Feeny, 1976]) invierten mucha de su energía en producir sustancias para defenderse, especialmente aquellas que son difíciles de digerir o excretar por sus herbívoros (Feeny, 1976; Rhoades y Cates, 1976), lo que las haría menos apetecibles. En contraste, las plantas no aparentes, que pueden ser las efímeras, las anuales o las de distribución irregular, invierten menos en la producción de defensas (Feeny, 1970; Rhoades y Cates, 1976) y podrían ser más vulnerables al ataque de los herbívoros.

1.3.2. Calidad nutricional de las plantas.

Para que las ninfas de los chapulines crezcan satisfactoriamente, la dieta debe contener proteínas, carbohidratos digeribles, ácidos grasos, sales, vitaminas y celulosa (Martin, 1983).

El follaje de las plantas es una fuente pobre para construir tejidos animales porque éste es comúnmente bajo en proteínas y carbohidratos (Scriber y Slansky, 1981). Combinado con este inconveniente nutricional, la variación temporal y espacial en la calidad nutricional de las plantas obstaculiza el uso de las plantas como alimento (Scriber y Slansky, 1981; Denno y McClure, 1983; Slansky y Rodríguez, 1987).

Los chapulines son capaces de seleccionar entre diversos alimentos para establecer un balance adecuado en los niveles internos de carbohidratos y proteínas utilizando los quimiorreceptores antenales (Abisgold y Simpson, 1987; Chapman y Joern, 1990). Se ha encontrado que existe un aumento en la quimiosensibilidad hacia los aminoácidos cuando éstos

han sido escasos en el alimento (Abisgold y Simpson, 1987), así como en la quimiosensibilidad hacia los azúcares, cuando también éstos han sido escasos (Simpson *et al.*, 1990). Asimismo, se ha visto que los chapulines pueden aprender a asociar olores con un alimento rico en proteínas y a preferir este olor si tienen un periodo de tiempo alimentándose de una especie vegetal con bajo contenido de este nutrimento (Dadd, 1985; Simpson *et al.*, 1988; Simpson y White, 1990).

Parker (1984) investigó en el campo el comportamiento de forrajeo de *Hesperotettix viridis* sobre su principal hospedero, *Gutierrezia microcephala* (Compositae), y encontró que el movimiento hacia las plantas estaba influido por su cercanía, por el estado nutricional del insecto y por la calidad del hospedero. Observó que los chapulines usan información relacionada a su historia de alimentación reciente para evaluar la calidad de una planta particular, ya que los insectos que se alimentaron con plantas de alta calidad, se alimentaron después de plantas nutricionalmente pobres. Mulkern (1972), por su parte, encontró que algunas especies polífagas presentan una gran capacidad de rechazar o aceptar plantas según sus necesidades de nutrientes específicos.

Se ha sugerido que la falta de nutrientes en la dieta, favorece la preferencia por especies vegetales nuevas y la aversión hacia plantas de baja calidad nutricional (Bernays y Lee, 1988; Lee y Bernays, 1988, 1990; Bernays y Raubenheimer, 1991; Champagne y Bernays, 1991). *Schistocerca americana*, por ejemplo, varía su dieta entre alimentos que contienen nutrientes complementarios (Bernays y Bright, 1991), haciendo posible que los alimentos aceptables inicialmente, sean rechazados por otros que pueden ser nutricionalmente superiores (Lee y Bernays, 1988).

El insecto que se enfrenta a un descenso en la calidad nutricional de su alimento, puede responder de varias maneras (Simpson y Abisgold, 1985; Simpson *et al.*, 1988): (1) tolerar el cambio, (2) tener un desarrollo prolongado, (3) reducir su fecundidad, y (4) abandonar la fuente de alimento buscando una nueva alternativa (Parker, 1984; Chapman y Joern, 1990). Cualquier respuesta anterior puede involucrar los siguientes patrones de comportamiento de los insectos (Simpson y Abisgold, 1985; Simpson *et al.*, 1988): (1) puede comer de diferentes individuos de una misma especie hasta que encuentre el requerimiento nutricional limitante, (2) puede ajustar su fisiología digestiva para utilizar eficientemente los nutrientes ingeridos, (3) puede movilizar cualquier reserva de un nutriente limitante que ha acumulado en la hemolinfa y/o cuerpos grasos, y (4) puede seleccionar otros recursos disponibles.

Hesperotettix viridis, por ejemplo, presenta un tiempo de estancia menor sobre plantas de *Gutierrezia microcephala* con altos niveles de daño, que sobre plantas de la misma especie con menores niveles de daño, lo cual sugiere que los insectos pueden tomar decisiones de alimentación a partir de ciertas señales (Parker, 1984). Las poblaciones de chapulines polífagos se mueven de un lugar a otro rechazando y aceptando plantas con base en sus necesidades específicas de nutrientes (Mulkern, 1972; Ben Halima *et al.*, 1985).

El nutriente más importantes para los herbívoros en general es el nitrógeno (Chapman y Joern, 1990). La disponibilidad de este elemento impone una limitación potencial en el desarrollo y reproducción de los insectos, por lo que puede esperarse que se relacione con la selección del alimento o con la conducta alimenticia de los chapulines (Heidorn y Joern, 1987). Estos insectos pueden tener la capacidad sensorial de distinguir entre hojas con diferentes concentraciones de nitrógeno o aminoácidos, lo cual afecta los patrones de distribución. Así, la distribución de chapulines sobre las diferentes especies vegetales es irregular y corresponde al contenido foliar de nitrógeno (Boys, 1981; Bernays, 1982; Lewis y Bernays, 1985; Heidorn y Joern, 1987). Al parecer, el tiempo gastado en alimentarse en lugares ricos en nitrógeno es más corto que en los lugares pobres (Bernays y Simpson, 1982).

1.3.3. Contenido de agua foliar.

La selección del alimento también está determinada por el contenido foliar de agua y por el estado de hidratación de los insectos (Chapman 1977; Bernays y Chapman, 1978; Lewis y Bernays, 1985), ya que estos últimos necesitan mantener cerca de un 70% de contenido de agua en sus cuerpos mediante la ingestión de alimentos que tengan un contenido adecuado de este líquido. De esta manera, cuando los acrídidos están altamente deshidratados, pueden rechazar alimentos secos prefiriendo aquellos con una alta concentración de agua que en otras condiciones de hidratación serían rechazados (Lewis y Bernays, 1985). Por ejemplo, el chapulín *Dociostaurus maroccanus* de Marruecos consume grandes cantidades de *Scorzonera* sp. (Compositae) bajo condiciones de deshidratación, ya que esta planta presenta un alto contenido de agua (Ben Halima *et al.*, 1984).

Las ninfas de *Schistocerca gregaria* (Lewis y Bernays, 1985) y de *Locusta migratoria* (Roessinght *et al.*, 1985) experimentaron un mayor crecimiento al ofrecerles una mezcla de alimentos con diferentes contenidos de agua, respecto al que mostraron las ninfas a las que solo se les ofreció comida húmeda. Los chapulines seleccionan alternativamente alimentos húmedos y secos en el campo, aunque siempre existe la posibilidad de que otros factores sean más

importantes que el agua (McKinlay, 1981; Lewis 1984), como el contenido de nutrientes, los metabolitos secundarios, la dureza u otras características físicas. *Melanoplus differentialis*, por ejemplo, se alimenta en el campo de hojas parcialmente marchitas de diversas especies de plantas (Lewis, 1984), lo cual puede ser ocasionado por los cambios favorables en la química de las plantas que ocurren ocasionalmente durante el proceso de marchitamiento (Bernays y Lewis, 1986).

1.3.4. Metabolitos secundarios.

Chapman y Joern (1990) proponen que las bases para que una planta sea seleccionada como alimento son, en su mayoría, químicas. Las plantas producen diversas sustancias químicas que son tóxicas en diversos grados. Algunas de estas sustancias inhiben el crecimiento y desarrollo de los insectos, mientras que otros inhiben las actividades proteolíticas y amilolíticas, sirviendo como repelentes de la alimentación (Miller y Miller, 1986). Las plantas presentan diversos compuestos aleloquímicos de bajo peso molecular que juegan un papel defensivo importante contra los insectos y otros herbívoros, tales como: saponinas, taninos, ligninas, terpenos, alcaloides, aminoácidos no proteínicos y compuestos cianogénicos (Miller y Miller, 1986). De acuerdo con su efecto los compuestos aleloquímicos pueden agruparse en (a) tóxicos o venenosos (van Emden, 1973), (b) repelentes de la alimentación (Schoonhoven, 1972), (c) análogos hormonales (Bowers *et al*, 1976), y (d) de acción física (Gibson, 1971).

1.3.5. Variabilidad vegetal.

Las plantas individuales representan un mosaico de recursos ante los herbívoros que varía temporalmente (Denno y McClure, 1983; Cano-Santana y Oyama, 1994), lo cual tiene varias consecuencias en la interacción planta-herbívoro (Whitham, 1981): (a) la variación hace a la planta menos aparente ante sus herbívoros incrementando la posibilidad de que las decisiones de asentamiento o de alimentación sean inapropiadas, con lo cual se reduciría la adecuación del herbívoro y sus efectos sobre la planta, (b) esta variación puede incrementar el número de competidores por los mejores recursos disponibles, ocasionando una alta mortalidad de herbívoros, y (c) este mosaico facilitaría el agrupamiento de herbívoros en sitios específicos que los haría más aparentes y vulnerables a sus depredadores.

Se ha encontrado que las hojas de maple *Acer saccharum* y del abedul *Betula allenghensis* exhiben heterogeneidad en el contenido de taninos y fenoles, lo cual aunado con la heterogeneidad individual y con los cambios estacionales observados en nitrógeno, agua y dureza, sugiere que estas poblaciones de hojas son altamente variables en espacio y tiempo.

lo cual provoca que algunos insectos se especialicen en la edad de la hoja, o bien que haya un incremento en el tiempo de forrajeo (Schultz *et al.*, 1982). Este tipo de evidencias apoyan el hecho de que las variaciones fisicoquímicas dentro de una planta hacen difícil a los herbívoros encontrar áreas vulnerables (Maugh II, 1982). En este mismo sentido, la mayoría de las especies vegetales contienen mezclas complejas de fenoles, las cuales varían cuantitativamente de un tejido a otro, con la edad de la planta, con la estación del año y con las condiciones ambientales prevalecientes (Levin, 1971).

1.3.6. Edad foliar.

Las teorías actuales sobre la interacción planta-herbívoro sugieren que las especies de plantas de diferentes estados sucesionales así como las hojas de diferente edad difieren en su grado de predecibilidad ante el ataque de los herbívoros, ante lo cual responden evolutivamente desarrollando diferentes estrategias de defensa (Feeny, 1970; Feeny, 1976; Rhoades y Cates, 1976; Cates y Rhoades, 1977; Rhoades, 1979). Bajo este supuesto, se espera que las hojas maduras y las hojas de plantas maduras del bosque, tengan mejores defensas que las hojas jóvenes y las hojas de plantas típicas de los estados sucesionales (Milton, 1979). Estudios de campo han mostrado que los insectos que forrajean en un bosque templado lo hacen con mayor frecuencia sobre las hojas jóvenes (Reichle *et al.*, 1973). Las hojas maduras pueden ser más duras y contener sustancias que reducen la digestibilidad, como los taninos y las resinas (Feeny, 1976; Rhoades y Cates, 1976; Cates y Rhoades, 1977; McKey *et al.*, 1978; Rhoades, 1979). Por otro lado, las hojas jóvenes, son más nutritivas (Dixon, 1970; Feeny, 1970), y pueden no estar bien defendidas químicamente, ya que presentan bajo contenido en sustancias que reducen la digestibilidad (Feeny, 1970, 1976; Rhoades y Cates, 1976; Cates y Rhoades, 1977; Rhoades, 1979).

1.3.7. Desarrollo ninfal.

Es posible que el contacto previo de los chapulines con muchas especies vegetales durante su desarrollo ninfal facilite la aceptabilidad de nuevas especies vegetales, lo cual a su vez, puede ser un factor importante para promover la alimentación polífaga de los chapulines (Lee, 1990; Howard y Bernays, 1991).

La elección de una especie vegetal está relacionada con muchos aspectos de la biología de los acrididos y afecta profundamente a diversos componentes de la adecuación (como es la fecundidad y la sobrevivencia) (Mulkern, 1967; Uvarov, 1977), por lo tanto, existe una correlación positiva entre las preferencias alimenticias y dichos componentes; sin embargo, hay

ocasiones en que las especies preferidas de plantas no tienen la abundancia suficiente para mantener la fecundidad y sobrevivencia de los herbívoros que se alimentan de ellas, tal como se ha observado en la relación entre la alfalfa (*Medicago* sp.) y el chapulín *Melanoplus bivittatus* (Pfadt, 1948 en Chapman y Joern, 1990).

La calidad y cantidad de requerimientos nutricionales de los chapulines varían con el crecimiento, el desarrollo y el estado reproductivo, lo cual tiene importantes implicaciones para la ecología nutricional (Chapman y Joern, 1990). Las proporciones ideales de proteínas/carbohidratos requeridas en la dieta decrecen durante la vida ninfal, y en consecuencia dan lugar a cambios en la selección de la dieta. Por esta razón, las mejores plantas para la alimentación de los primeros estadios pueden no ser las mismas para las ninfas del quinto estadio o para las hembras grávidas (Bernays y Chapman, 1970a; Chapman y Joern, 1990). Se han observado diferencias en las plantas hospederas utilizadas durante el desarrollo, pero no se sabe si estos cambios se deben a diferencias en los requerimientos nutricionales o bien, a las características físicas, la disponibilidad o la fenología de las plantas (Chapman y Joern, 1990).

Conforme se incrementa el desarrollo de los chapulines, la cantidad de alimento ingerido aumenta (Simpson, 1982a, b). Por ejemplo, las ninfas y adultos del chapulín *Dichroplus pratensis* en una comunidad de pastizales en la Pampa Argentina, incrementan significativamente su consumo durante el cuarto y el quinto estadio y del quinto estadio a hembras prereproductivas, aunque no del quinto estadio a machos prereproductivos (Sánchez y Wysiecki, 1990).

Mordue y Hill (1970 en Chapman y Joern, 1990), observaron que las hembras de los acrídidos incrementan el consumo de alimento entre oviposiciones sucesivas, tal vez seleccionando activamente hojas más secas para prevenir problemas de carga de agua y seleccionando plantas ricas en proteínas. Los mismos autores mostraron que hembras de *Schistocerca gregaria* prefieren alimentarse de salvado que de lechuga durante la producción de huevos, debido probablemente a que el salvado posee una buena fuente de carbohidratos digeribles.

Por otro lado, diferentes poblaciones de una misma comunidad de chapulines, pueden presentar diferencias en la conducta de selección del alimento. Joern (1979a,b) encontró que algunos chapulines cambiaban las proporciones relativas de especies de plantas en sus dietas en diferentes sitios. *Opeia obscura*, por ejemplo, se alimentó casi exclusivamente de *Bouteloua*

gracilis en un sitio, mientras que en otro se alimentó, además, de grandes proporciones de *Buchloe dactyloides* y *Leptoloma cognata*. Otras especies de chapulines presentaron dietas muy similares en ambos sitios como fue el caso de *Ageneotettix deorum* y *Eritettix variabilis*. Otras especies de chapulines como *Melanoplus desultorius* cambiaron totalmente sus dietas en diferentes sitios.

1.3.8. Características físicas de las plantas.

Chapman y Joern (1990) proponen que las propiedades físicas de los hojas y de las plantas pueden determinar la elección del alimento y una demora en la alimentación en los acridoideos (Acrididae + Tettigonidae), sobre todo durante los primeros estadios de desarrollo. En un ambiente natural esto puede dar como resultado que el insecto cambie de planta sobre la cual se alimenta. Las defensas físicas están representadas por los tricomas no glandulares, las espinas, y el tamaño, grosor, edad y dureza de las hojas. (Esau, 1985).

Bernays y Chapman (1970b) encontraron que las hojas de *Holcus* sp. no eran consumidas por las ninfas de primer estadio del chapulín *Chortippus parallelus* ya que eran demasiado pubescentes; sin embargo, esta característica no afectaba a los adultos. Asimismo, observaron una marcada tendencia en las ninfas y en los adultos de algunos chapulines a rechazar una especie vegetal después de la primera mordida si las hojas de ésta eran demasiado duras. Se ha demostrado que existe una correlación inversa entre la dureza y el contenido de agua foliares (Lewis, 1982), por lo cual los chapulines tal vez tiendan a rechazar las hojas duras, tal como fue registrado por Landa y Rabinowitz (1983).

Coley (1980) encontró que la dureza de las hojas está correlacionada positivamente con el contenido de fibras. Asimismo, estos dos caracteres están correlacionados de manera negativa con el contenido nutricional, en tanto que la pubescencia foliar está negativamente correlacionada con su dureza. También encontró que las hojas de especies pioneras, en contraste con las de las plantas persistentes, son menos duras, presentan menor concentración de fenoles y fibras, y presentan mayores concentraciones de nitrógeno y agua

La apariencia física y la densidad de las plantas puede determinar el tiempo de permanencia de los chapulines sobre una planta, tal como lo encontró Parker (1984) en *Hesperotettix viridis*.

1.4. Importancia de *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Acrididae) en la Reserva del Pedregal de San Angel.

Uno de los herbívoros que puede tener un gran impacto sobre la comunidad vegetal de la Reserva del Pedregal de San Angel, D.F. (México) es el chapulín *Sphenarium purpurascens* Charpentier, 1994), quien parece ser un herbívoro muy importante por el amplio ámbito alimenticio que presenta (Cano-Santana, 1987; Cano-Santana y Oyama, 1992). *Sphenarium purpurascens* es la especie de artrópodo epífita más importante de la Reserva durante la temporada de lluvias, ya que puede representar hasta el 95% de la biomasa total de artrópodos epífitos (Ríos-Casanova, 1993). Asimismo, *S. purpurascens* remueve un 0.8% de la productividad primaria neta aérea de esta comunidad vegetal (Cano-Santana, 1994), provocando altos niveles de daño foliar a las plantas que utiliza como alimento (Cano-Santana, 1987; Oyama *et al.*, 1994). Es probable que el funcionamiento del ecosistema del Pedregal y la estructura de la cadena trófica sean muy diferentes en ausencia de este herbívoro dada su biomasa, densidad, distribución, ámbito alimenticio y el flujo de energía que ocurre a través de él (Cano-Santana, 1987; Soberón *et al.*, 1991; Ríos-Casanova, 1993; Cano-Santana y Oyama, 1992; Tovar y Mendoza, obs. pers.). *Sphenarium purpurascens* ocupa un lugar intermedio en la cadena trófica, lo cual le permite cumplir un doble papel, como herbívoro forrajeador y como presa (Cano-Santana, 1994).

Sphenarium purpurascens es considerado como una plaga por la Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos en el Valle de Puebla, y en datos recopilados de 1977 a 1992 se ha encontrado que ha infestado un área de 7,000 a 27,339 ha (Méndez y Montoya, 1993).

Existe muy poca información en cuanto a los patrones de alimentación de *S. purpurascens*. Se desconoce (a) el número de especies vegetales de las que se alimenta, (b) los factores físicos y químicos que afectan la aceptabilidad por alguna especie vegetal, (c) sus preferencias alimenticias por alguna especie vegetal del Pedregal de San Angel, (d) las variaciones de estas preferencias en función del grado de desarrollo del chapulín o del sitio en el que se encuentre. Es importante conocer la conducta alimenticia de los herbívoros, ya que de ésta depende el sentido en que se afecta la dinámica y la estructura de las comunidades vegetales (Cain *et al.*, 1991).

1.5. Objetivos e hipótesis.

El objetivo principal de este trabajo es determinar y analizar algunos de los aspectos más relevantes de la conducta alimenticia de los individuos de *Sphenarium purpurascens* Charpentier (Orthoptera: Acrididae) en la Reserva del Pedregal de San Angel.

Asimismo, se plantearon los siguientes objetivos particulares:

- (a) Determinar el ámbito alimenticio de *S. purpurascens* en función de su estado de desarrollo.
- (b) Conocer sus preferencias alimenticias y uso de la vegetación como lugar de asentamiento y fuente de alimentación en función de su estadio de desarrollo y de la variación espacial y temporal de la vegetación.
- (c) Conocer la relación existente entre las preferencias alimenticias del chapulín y la dureza y contenido de agua de las hojas.
- (d) Determinar la relación entre asentamiento de un chapulín y la conducta alimenticia.

Las hipótesis involucradas en este trabajo son:

- (a) Si las características mandibulares de *S. purpurascens* cambian con las etapas de desarrollo, entonces se espera que el ámbito alimenticio se vaya modificando.
- (b) Si la topografía del Pedregal de San Angel es heterogénea y está determinando que la distribución vegetal también lo sea, entonces se espera que el uso y las preferencias alimenticias de *S. purpurascens* varíen espacialmente.
- (c) Si existe una estrecha relación entre la composición de la vegetación y las preferencias alimenticias y de asentamiento, entonces una variación en la primera implicará un cambio en las preferencias.

(d) Se espera que *S. purpurascens* presente una relación estrecha entre preferencia de asentamiento y preferencia de alimentación.

(e) La dureza foliar y el contenido de agua están correlacionadas con las preferencias alimenticias de los chapulines según la etapa de desarrollo en la que se encuentran.

II. ZONA DE ESTUDIO

2.1. Localización.

El Pedregal de San Angel se encuentra ubicado en la mitad meridional de la República Mexicana, dentro de los límites del Distrito Federal, al SW de la Cuenca del Valle de México, delimitado al S por el macizo central del Ajusco y al W por la Sierra de las Cruces (Rzedowski, 1954), con una distribución altitudinal que va desde los 2250 hasta los 3100 m (Alvarez *et al.*, 1982).

Su extensión original abarcaba aproximadamente 8000 ha, pero debido el desmesurado crecimiento de la zona urbana de la Ciudad de México, su extensión se ha reducido considerablemente de modo que actualmente ocupa 146.89 ha (Soberón *et al.*, 1991). Una gran porción se encuentra ubicada dentro de los terrenos de Ciudad Universitaria, de acuerdo a un decreto expedido en 1985, en el cual se instituye esta área como "Zona Ecológica Inafectable" (Fig. 2.1).

2.2. Aspectos Geológicos.

De acuerdo al método del C^{14} , se estima que la edad del Pedregal de San Angel es de aproximadamente 2000 años (C. Carrillo, com. pers.). Su origen se remonta a los derrames producidos por la erupción de los cráteres adyacentes al volcán Xitle, del cual surgieron varios derrames en direcciones diferentes. Al enfriarse la lava, ésta se solidificó formando un substrato muy heterogéneo caracterizado por promontorios rocosos, grietas, hondonadas, cuevas y planos.

El sustrato rocoso del Pedregal puede clasificarse como basalto de olivino con microcristales (Rzedowski, 1954).

El manto en su superficie superior e inferior presenta un gran número de pequeñas oquedades que son el resultado del desprendimiento de gases durante el enfriamiento. El espesor de la lava varía entre 6 y 10 m aunque este puede variar más en algunos lugares. La superficie de la lava en la mayoría de los casos es fuertemente rugosa debido probablemente a su fluidez. La erosión de la superficie expuesta a la acción del aire es de poca importancia (Rzedowski, 1954).

2.3. Suelos.

Los suelos del Pedregal de San Angel son principalmente de origen eólico y orgánico, y en menor proporción son producto de la erosión de la lava, así como de acarreos aluviales y posiblemente humanos. La acumulación de suelos ocurre en grietas, fisuras y depresiones de terreno. Su espesor promedio es de sólo $4.56 \pm e.e. 0.33$ cm (N=329; Z. Cano-Santana, com. pers.), por lo cual, es difícil distinguir horizontes edafológicos típicos. Los suelos del Pedregal son arenoso-limosos, moderadamente ácidos, con gran cantidad de materia orgánica, potasio y calcio, y pobres en nitrógeno y fósforo aprovechables (Rzedowski 1954).

2.4. Clima y estacionalidad.

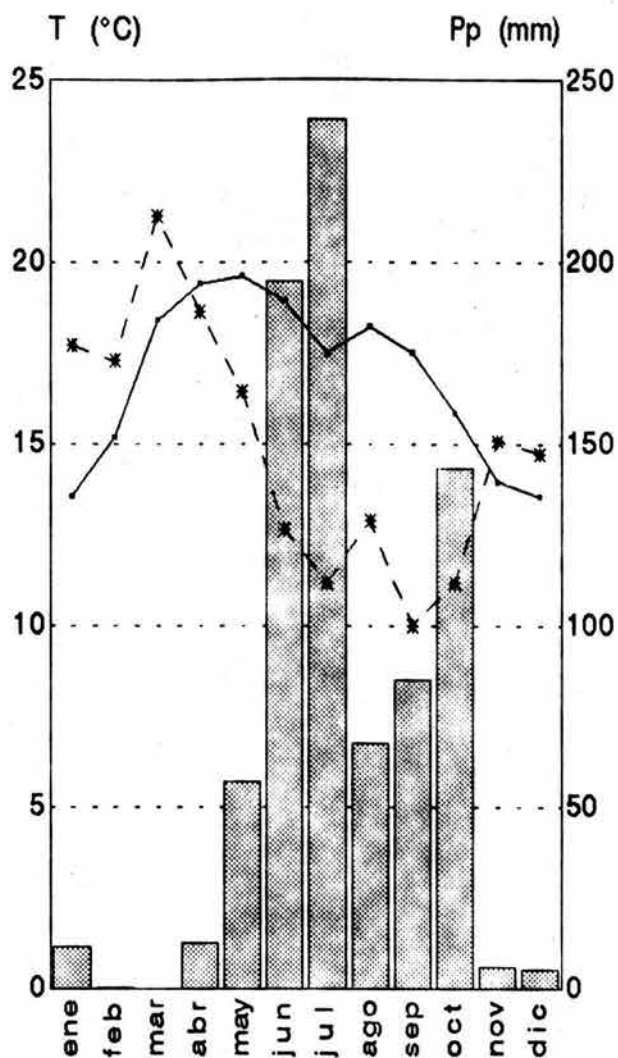
El Pedregal de San Angel presenta un clima templado subhúmedo con régimen de lluvias en el verano, y de acuerdo a la clasificación modificada de Köppen (García, 1964), es del tipo Cb(wo)(w)(i')g, templado subhúmedo con régimen de lluvias de verano, poca oscilación térmica y una marcha de temperatura tipo Ganges (datos de la Facultad de Ingeniería; [García, 1964]).

La temperatura media anual es de 15.5°C . En el Pedregal de San Angel existe una estacionalidad marcada con una temporada seca de noviembre a mayo, y una lluviosa de junio a octubre (Rzedowsky, 1954). Los vientos dominantes son del NNW, aunque los más fuertes provienen del NE. Por lo general, la humedad absoluta del aire es baja (Rzedowski, 1954).

La variación anual de la temperatura media durante 1991 fue de 6°C de diferencia entre el mes más caliente y el más frío; la época más fría en ese año se registró entre los meses de diciembre y enero con una temperatura promedio de 11.8°C (Fig. 2.2). En 1991 la precipitación fue de 825.9 mm, de los cuales el 95.5% ocurrió entre mayo y octubre (Fig. 2.2).

2.5. Vegetación.

El Pedregal de San Angel posee una gran riqueza florística debido a dos causas principales (Rzedowski y Rzedowski, 1979): la heterogeneidad de la topografía que permite albergar una gran cantidad de micro y macroambientes, que promueve el establecimiento de



—•— temperatura media ■ precipitación * osc. diurna de la temp

Figura 2.2. Climograma del Pedregal de San Angel con base en los datos del Observatorio Meteorológico de Ciudad Universitaria, D.F. durante 1991.

una gran cantidad de especies vegetales con diferentes requerimientos ambientales que conforman una flora muy variada, y, por otra parte, la situación biogeográfica del Valle de México, ubicado cerca de la línea limítrofe entre las zonas biogeográficas Neártico y Neotropical, que hace de la zona meridional de la República Mexicana una de las regiones más ricas del mundo en cuanto a su flora. Rzedowski (1954) realizó un estudio muy detallado sobre las distintas comunidades de plantas del Pedregal de San Angel. La parte más baja, que cubriría aproximadamente la mitad de la superficie original del Pedregal comprende una asociación vegetal a la que denominó *Senecionetum praecosis*. Este nombre hace referencia a la especie conocida como "palo loco" (*Senecio praecox*), que constituye uno de los elementos más conspicuos. Las otras comunidades representadas correspondían a bosques de encinos (*Quercetum centralis lavosum*, *Quercetum rugosae crassipedis* y *Quercetum centralis tofosum*), bosque de pinos (*Pinetum hartwegii* y *Pinetum teocote*), bosque de oyamel (*Abietum religiosae*) y bosque de aile (*Alnetum firmifoliae*).

La vegetación del Pedregal de San Angel, dentro de la asociación *Senecionetum praecosis* es clasificada dentro de los matorrales xerófilos, los cuales responden a condiciones de aridez (Rzedowski, 1978).

En el Pedregal existen actualmente 302 especies de fanerógamas agrupadas en 61 familias (Valiente-Banuet y De Luna, 1990). Algunas de las especies de plantas fisonómicamente importantes son: *Muhlenbergia robusta*, *Verbesina virgata*, *Buddleia cordata*, *Dahlia coccinea*, *Echeverria gibbiflora*, *Manfreda brachystachya* y *Senecio praecox* (Cano-Santana, 1994).

2.6. Perturbación.

La asociación *Senecionetum praecosis* del Pedregal de San Angel ha sufrido un alto grado de perturbación debido a elementos múltiples, la mayoría relacionados con el acelerado crecimiento del área metropolitana de la Ciudad de México, como son reducción del área, contaminación, introducción de nuevas especies, iluminación artificial, saqueo de plantas de ornato y medicinales, caza de animales e incendios (Beutelspacher, 1972; Alvarez *et al.*, 1982; Herrera, 1983).

Herrera (1983) propone que el alto grado de contaminación y deforestación del Valle de México ha ocasionado que el régimen de lluvias varíe y que la temperatura manifieste cambios bruscos.

De 1985 a la fecha, la Ciudad de México ha experimentado altos niveles de contaminación atmosférica que aunados a las inversiones térmicas invernales, destruyen parcialmente el follaje de varias plantas perennes del Pedregal (Cano-Santana, 1987). La introducción de eucaliptos para reforestación así como la abundancia de basureros y la cercanía con circuitos viales y avenidas tienen efectos negativos para el desarrollo de las especies nativas (Alvarez *et al.*, 1982), en tanto que la iluminación artificial altera el patrón de distribución de los insectos voladores (Beutelspacher, 1972).

III. HISTORIA NATURAL DE *SPHENARIUM PURPURASCENS*

Sphenarium purpurascens Charpentier (Orthoptera: Acrididae), presenta una amplia distribución geográfica en la República Mexicana, encontrándose registros hasta Guatemala (Kevan, 1977). Se le conoce como el "chapulín de la milpa", ya que puede encontrarse en aquellas regiones donde se cultiva el maíz (*Zea mays* L.) (Conconi, 1982 en Serrano-Limón y Ramos-Elorduy, 1989).

En el Pedregal de San Angel esta especie de chapulín presenta cinco estadios de desarrollo, a las ninfas del primer estadio se les encuentra entre los meses de mayo y junio, abundando los adultos en los meses de septiembre a noviembre, los cuales desaparecen a finales de diciembre (Serrano-Limón y Ramos-Elorduy, 1989; Cano-Santana, 1994). En la Tabla 3.1 se presentan las características de cada estadio de desarrollo (Serrano-Limón y Ramos-Elorduy, 1989).

Los organismos adultos de *Sphenarium purpurascens* presentan un dimorfismo sexual muy marcado, y carecen de alas. Las hembras presentan un meso y metanoto más anchos que el de los machos, en el extremo del abdomen de las hembras se pueden observar las valvas del aparato ovipositor. En los machos existen dos variantes en función de la forma del abdomen, uno de los cuales es más elongado, motivo por el cual pueden ser confundidos con hembras si no se observa la genitalia (Cueva-Del Castillo, 1994). Existe una variación considerable en el tamaño de los adultos de ambos sexos, siendo más evidente en los machos (Cueva-Del Castillo, 1994).

Las ninfas y los adultos son mucho más activos durante el medio día, cuando hace más calor y su actividad decrece muy temprano y por la tarde (Serrano-Limón y Ramos-Elorduy, 1989). Se les encuentra sobre las hojas, prácticamente distribuidos de una manera uniforme sobre la planta, aunque en las mañanas los chapulines se agregan en la zonas más soleadas (Serrano-Limón y Ramos-Elorduy, 1989).

La cópula se observa con mayor frecuencia en las tardes, a los ocho días después de que las ninfas alcanzan el estadio adulto (Serrano-Limón y Ramos-Elorduy, 1989) (para más detalle ver Cueva-Del Castillo, 1994). La oviposición se lleva a cabo de cuatro a cinco días después de la cópula, la hembra introduce el abdomen en el suelo hasta su total dilatación al nivel del tórax, permanece ovipositando mediante contracciones del abdomen durante un promedio de 4 h (Serrano-Limón y Ramos-Elorduy, 1989). Los huevos son puestos a una profundidad de 3

Tabla 3.1. Características generales de cada estadio de desarrollo de *Sphenarium purpurascens*.
Basado en Serrano-Limón y Ramos-Elorduy (1989).

Estadio	long. del cuerpo (mm) ± e.e.	duración (días) ± e.e.	antenas
1	0.6 ± 0.1	15.5 ± 0.49	gruesas en proporción al cuerpo con 8 artejos.
2	0.8 ± 0.3	12.5 ± 0.39	más oscuras en la parte dorsal con 8 artejos.
3	10.0 ± 1.2	13.9 ± 0.46	manchas aparentes con 8 artejos.
4	16.0 ± 0.2	21.0 ± 0.41	14 artejos.
5	20.0 ± 1.2	23.5 ± 0.36	largas y delgadas con 14 artejos.
hembras	21.0 ± 1.9	86.4 ± 1.27	más cortas que en los machos, 14 artejos.
machos	20.7 ± 1.7	86.4 ± 1.27	alargadas con 14 artejos.
TOTAL		252.4 ± 7.7	

cm, en paquetes envueltos en una sustancia blanquecina que se endurece y se vuelve de color pardo a las pocas horas (Serrano-Limón y Ramos-Elorduy, 1989). Algunas hembras pueden volver a ovipositar, otras pierden parte del abdomen al ovipositar y mueren horas después (Serrano-Limón y Ramos-Elorduy, 1989). En ocasiones se observa que los machos sostienen a las hembras durante la postura de los huevecillos sujetándolas del tórax y no las dejan hasta que terminan la puesta (Serrano-Limón y Ramos-Elorduy, 1989). La ooteca contiene un promedio de 29 huevecillos que miden en promedio 0.4 mm de longitud, son ovalados y con los extremos aguzados, de color pardo brillante y presentan las zonas de los polos más obscurecidas. Los huevos tienen un periodo de incubación de aproximadamente 166 días (Serrano-Limón y Ramos-Elorduy, 1989). La mortalidad más alta se presenta en las ninfas del primer estadio y ésta decrece conforme se acerca el estadio adulto (Serrano-Limón y Ramos-Elorduy, 1989). Hay una sola generación al año.

Esta especie es considerada de importancia alimenticia por su alto nivel proteico de 62.9% en base seca (Conconi *et al.*, 1984 en Serrano-Limón y Ramos-Elorduy, 1989).

Sphenarium purpurascens presenta un alto número de depredadores en la Reserva del Pedregal de San Angel dentro de los cuales destacan varias especies de arañas, principalmente las que construyen trampas en el follaje, tal es el caso de *Neoscona oaxacencis*, la especie más conspicua (Z. Cano-Santana, com. pers.). Algunas especies de aves la pueden utilizar como alimento (M. C. Arizmendi, com. pers.), así como varias especies de mamíferos (C. Chávez-Tovar, com. pers.).

IV. MATERIALES Y METODOS.

4.1. Selección de sitios y muestreo de chapulines.

Se seleccionaron dentro de la Reserva del Pedregal de San Angel seis sitios con una alta densidad de individuos de *Sphenarium purpurascens*. Dentro de cada uno de ellos se ubicó un transecto permanente de 30 x 1 m delimitando cuadros de 1 x 1 m.

Dentro de cada transecto se cuantificó mensualmente, de junio a diciembre de 1991: (a) el volumen de follaje de cada una de las especies vegetales y (b) el número de chapulines asentados y/o en actividad de forrajeo sobre cada una de ellas. El volumen (**V**) de follaje se calculó mediante la siguiente fórmula, considerando que el follaje se distribuía como un prisma cuadrangular:

$$V = l \times a \times h$$

donde **l** es el diámetro mayor, **a** es el diámetro perpendicular al diámetro mayor, y **h** es la altura de follaje.

Varios ejemplares de plantas presentes en los transectos fueron colectados para su identificación posterior.

Las características fisonómicas y topográficas de los sitios de muestreo se presentan en la Tabla 4.1.

Tabla 4.1. Características topográficas y de la vegetación de los seis sitios de observación permanente.

Sitio	Características
1	plano y abierto
2	plano y abierto
3	abrupto y abierto
4	20 m plano y abierto y 10 m plano y sombreado
5	15 m abrupto y sombreado y 15 m plano y abierto
6	plano y abierto

El número de chapulines se registró de la siguiente manera. Antes de llegar al sitio de muestreo, a 1 m de distancia se ubicaba cada cuadro (los cuales ya habían sido delimitados).

Dentro de cada uno se registró el número de chapulines asentados sobre cada especie vegetal. También se registró si las plantas presentaban o no daño foliar por los chapulines asentados en ésta, de modo que los chapulines asentados sobre cada planta con daño foliar se registraban como chapulines en alimentación. La distinción del daño foliar ocasionado por *S. purpurascens* fue determinado mediante observaciones previas.

4.2. Análisis de la vegetación.

Los sitios de muestreo fueron comparados por su composición vegetal en el mes de junio por ser el mes donde hubo una mayor diversidad de especies, utilizando dos índices de similitud, el de Sørensen (I.S.S.) y el de Jaccard (I.S.J.) que se calcularon con las siguientes ecuaciones (Magurran, 1988):

$$\text{I.S.S.} = \frac{2C}{A + B} \times 100$$

$$\text{I.S.J.} = \frac{C}{A + B - C} \times 100$$

donde C es el número de especies que comparten ambas comunidades, A es el número de especies de la comunidad A, y B es el número de especies de la comunidad B.

Se calcularon los índices de dominancia (D) y de diversidad (D') de Simpson según las siguientes ecuaciones (Zar, 1984):

$$D = \sum_{i=1}^S (p_i)^2 \text{ y}$$

$$D' = 1 / D,$$

también se calculó el índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') (Zar, 1984; Magurran, 1988):

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i (\ln p_i)$$

donde $p_i = n_i/N$, n_i es el volumen de la especie i , N es el volumen total de follaje y S es el número de especies.

El valor de p_i denota la probabilidad de que un herbívoro seleccione cada especie vegetal i en función del volumen de su follaje.

4.3. Preferencias alimenticias en el campo.

Para cada sitio de muestreo se realizaron pruebas de χ^2 para comparar la distribución observada de chapulines sobre cada especie de planta con las probabilidades de alimentación o asentamiento esperadas al azar, considerando las abundancias relativas (basadas en el volumen del follaje) de cada especie vegetal.

Con los datos de campo se calcularon los índices de preferencia alimenticia (**I.P.AL.**) y de asentamiento (**I.P.AS.**) con base en la siguiente fórmula:

$$\text{I.P.AL. ó I.P.AS.} = \frac{(\text{NOA})/(\text{NT})}{(\text{VA})/(\text{VT})}$$

donde **NOA** es el número de chapulines observados en la especie **A**, (alimentándose o asentándose, según el caso), **NT** es el número de chapulines totales en un sitio dado, **VA** es el volumen de follaje de la especie **A** y **VT** es el volumen de follaje de todas las especies en un sitio dado.

4.4. Ambito alimenticio y distribución de chapulines.

Para determinar el ámbito alimenticio de *S. purpurascens*, se registraron mensualmente las especies utilizadas como alimento por los chapulines en los seis sitios de estudio permanente. Asimismo, se realizaron visitas mensuales al campo en otros sitios para registrar a las especies utilizadas como alimento.

El ámbito alimenticio porcentual en cada sitio de estudio y para cada mes se calculó como el cociente de el número de especies de las que se alimentaron los chapulines entre el número total de especies disponibles en cada sitio de estudio. El ámbito alimenticio global fue

calculado en cada mes como el número total de especies de las que se alimentaron los chapulines entre el número total de especies disponibles, sin considerar el sitio de estudio.

4.5. Preferencias alimenticias en laboratorio.

Para cuantificar las preferencias alimenticias de *Sphenarium purpurascens* en el laboratorio, a varios chapulines recién colectados en el campo de cada estadio de desarrollo y de cada sexo en adultos fueron puestos en ayuno por 12 h. Los estadios de desarrollo de los chapulines fueron identificados por el largo de su cabeza (Cano-Santana, 1994; ver Apéndice 1). Los ensayos de laboratorio se realizaron en cajas de plástico transparente de 36 cm de largo por 20 cm de ancho y 13 cm de altura.

Se eligieron doce especies vegetales de acuerdo con su abundancia en el campo, y el contraste de uso que hace *Sphenarium purpurascens* de ellas (ver Tabla 4.2). De cada una de ellas se colectaron en el campo hojas de edad intermedia (reconocida según su posición en el talluelo), y se obtuvieron muestras circulares de hojas de un 1 cm de diámetro. En la medida de lo posible, se tuvo cuidado de que cada corte no tocara la vena media. Las 12 muestras circulares fueron sujetadas por un alfiler y colocadas de forma circular y equidistante dentro de las cajas, cuidando que la disposición de las hojas y la iluminación dentro de las cajas siempre fuera la misma. Los ensayos se llevaron a cabo en diferentes fechas para cada estadio de desarrollo y se realizaron seis repeticiones para cada uno de ellos.

Los chapulines se dejaron dentro de las cajas hasta que se observó que al menos una de las doce especies vegetales presentara el 50% de su superficie consumida en cada una de las seis cajas.

El número de chapulines utilizados para los ensayos de laboratorio varió entre estadios tal como se indica en la Tabla 4.3.



Tabla 4.2. Especies vegetales utilizadas para preferencias alimenticias en el laboratorio.

Familia	Especie
AMARYLLIDACEAE	<i>Manfreda brachystachya</i> (Cav.) Rose
COMPOSITAE	<i>Dahlia coccinea</i> Cav. <i>Eupatorium petiolare</i> Moc. <i>Senecio praecox</i> DC. <i>Stevia ovata</i> Willd. <i>Verbesina virgata</i> Cav.
DIOSCOREACEAE	<i>Dioscorea galeottiana</i> Kunth
HYDROPHYLLACEAE	<i>Wigandia urens</i> (Riuz y Pavón) H.B.K.
LABIATE	<i>Salvia mexicana</i> L.
LOGANIACEAE	<i>Buddleia cordata</i> H.B.K.
NYCTAGINACEAE	<i>Mirabilis jalapa</i> L.
VITACEAE	<i>Cissus sicyoides</i> L.

Tabla 4.3. Número de chapulines (N) por dispositivo para cada estadio de desarrollo y sexo en adultos.

Estadio	N
1	30
2	30
3	15
4	15
5	10
hembras	10
machos	10

Para cuantificar el área foliar consumida se utilizó una mica de plástico con puntos marcados cada 1 mm de manera equidistante. Se obtuvo el porcentaje de daño para cada especie vegetal según la siguiente fórmula:

$$\% \text{ DAÑO} = \frac{\text{número de puntos localizados en el área dañada}}{\text{número de puntos del área total reconstruída de la circunferencia de 1 cm de diámetro.}} \times 100$$

Se aplicó un análisis de varianza a los datos de daño transformados con arcoseno($\sqrt{x\%}$) para detectar si existen diferencias entre especies de plantas. Se aplicó una prueba de Tukey (Zar, 1984) para comparar las medias del porcentaje de daño entre los tratamientos.

4.6. Régimen alimenticio de los chapulines adultos.

4.6.1. Preparaciones patrón.

Para conocer de una forma directa y cuantitativa el régimen alimenticio de los chapulines adultos, primero se realizaron preparaciones permanentes de sus restos fecales que sirvieran como patrón, donde el alimento aún se puede identificar por el estado incompleto de desintegración de las hojas.

Las preparaciones permanentes de restos fecales, se realizaron de la siguiente manera. Se colectaron en octubre de 1992 dentro de la Reserva del Pedregal de San Angel y fuera de los sitios fijos de estudio chapulines adultos de los cuales se hicieron 20 grupos de 5 chapulines cada uno, a los que se les dejó sin alimento durante 12 h. Cada grupo fue alimentado con hojas de edad intermedia de cada especie vegetal señalada en la Tabla 4.4. Estas especies fueron seleccionadas por ser las más abundantes y/o las más preferidas dentro de los sitios de estudio. Los chapulines fueron alimentados durante cinco días consecutivos, al final de los cuales se obtuvieron las heces frescas, con las cuales se realizaron tres preparaciones permanentes por especie vegetal utilizando la técnica de fastgreen-zafranina (Locquin y Langeron, 1985; ver Apéndice 2).

De cada preparación se identificaron las estructuras más representativas y conspicuas de cada especie de planta ofrecida como alimento.

Tabla 4.4. Especies vegetales utilizadas para la elaboración de preparaciones patrón. La nomenclatura está basada en Valiente-Banuet y De Luna (1991).

Familia	Especie
AMARANTHACEAE	<i>Iresine calea</i> Ibañez
AMARYLLIDACEAE	<i>Hypoxis decumbens</i> L. <i>Manfreda brachystachya</i> (Cav.) Rose
COMPOSITAE	<i>Baccharis ramulosa</i> (DC.) Gray <i>Dahlia coccinea</i> Cav. <i>Eupatorium petiolare</i> Moc. <i>Lagascea rigida</i> H.B.K. <i>Montanoa tomentosa</i> (Carv.) <i>Senecio praecox</i> DC. <i>Stevia ovata</i> Willd. <i>Verbesina virgata</i> Cav.
DIOSCOREACEAE	<i>Dioscorea galeottiana</i> Kunth
HYDROPHYLLACEAE	<i>Wigandia urens</i> (Riuz y Pavón) H.B.K.
LABIATE	<i>Salvia mexicana</i>
LEGUMINOSAE	<i>Eysenhardtia polystachya</i> (Ort.) Sarg.
LOGANIACEAE	<i>Buddleia cordata</i> H.B.K.
NYCTAGINACEAE	<i>Mirabilis jalapa</i> L.
RUBIACEAE	<i>Bouvardia ternifolia</i> Schl.
VITACEAE	<i>Cissus sicyoides</i> L.

4.6.2. Muestreo de chapulines.

Se realizaron dos colectas de chapulines adultos. La primera (septiembre de 1992) se llevó a cabo dentro de un transecto aleatorio de 1000 m que atravesó la Reserva del Pedregal de San Angel. Cada 10 m se colectó el chapulín más cercano al punto de muestreo, anotando la especie vegetal sobre la cual se posaba y las especies aledañas a ella, hasta completar 100 chapulines. No se consideraron aquellos chapulines asentados sobre *Muhlenbergia robusta*, *Opuntia* sp. y *Agave* sp. por ser especies no utilizadas para alimentación, aunque son utilizadas como lugar de asentamiento por los adultos (C. Mendoza y E. Tovar, *obs. perss.*). Se esperó a que defecaran y con las heces frescas se realizaron 100 preparaciones permanentes utilizando la técnica de fastgreen-zafranina (Locquin y Langeron, 1985; ver Apéndice 2).

La segunda colecta, se realizó en octubre de 1992, sobre las siete especies vegetales más importantes del Pedregal de San Angel, de acuerdo a los altos índices de preferencia alimenticia registrados en campo y laboratorio (ver Tabla 4.5). Sobre cada especie se colectaron seis chapulines, se obtuvieron las heces frescas y se hizo una preparación permanente por cada chapulín colectado.

Con los datos obtenidos del análisis microscópico de las heces se determinó la(s) especie(s) vegetal(es) de las que se habían alimentado. Se comparó la relación existente entre asentamiento y alimentación.

Tabla 4.5. Especies vegetales utilizadas para la elaboración de preparaciones permanentes a partir de las dos colectas de chapulines adultos. La nomenclatura está basada en Valiente-Banuet y De Luna (1991).

Familia	Especie
COMPOSITAE	<i>Eupatorium petiolare</i> Moc.
	<i>Montanoa tomentosa</i> (Carv.)
	<i>Senecio praecox</i> DC.
	<i>Verbesina virgata</i> Cav.
HYDROPHYLLACEAE	<i>Wigandia urens</i> (Riuz y Pavón) H.B.K.
LOGANIACEAE	<i>Buddleia cordata</i> H.B.K.
NYCTAGINACEAE	<i>Mirabilis jalapa</i> L.

4.7. Dureza foliar, contenido de agua y preferencias alimenticias.

4.7.1. Dureza.

Se cuantificó la dureza de hojas jóvenes, intermedias y maduras de 39 especies vegetales de la Reserva del Pedregal de San Angel utilizando dos dinamómetros, uno para hojas suaves y otro para hojas duras, ya que las diferencias en dureza de las especies vegetales son muy amplias. El diseño del dinamómetro se basó en el modelo patentado por Feeny (1970).

Para cada especie vegetal se cuantificó la dureza de 30 hojas, diez jóvenes, diez de edad intermedia y diez maduras. Cada hoja se colocó dentro de dos micas de plástico las cuales tenían un orificio por el cual pasaba la aguja del dinamómetro libremente y se tuvo cuidado de que ésta no tocara ninguna vena primaria. De cada hoja se tomaron tres medidas, una cerca del

ápice, otra cerca del peciolo y la última cerca del centro de la hoja, para obtener la dureza promedio.

Se aplicó un análisis de varianza de dos vías, para determinar si existían diferencias significativas en la dureza foliar por efecto de la especie y de la edad de la hoja. Se realizaron análisis de regresión para explorar la correlación entre la dureza foliar y las preferencias alimenticias obtenidas en el campo (I.P.AL.) y en el laboratorio (% daño). Por último, se aplicó la prueba de Fisher para verificar las diferencias estadísticas entre celdas en cada análisis.

4.7.2. Contenido de agua.

Se colectaron doce hojas de edad intermedia sin peciolo, se pesaron en fresco y se secaron a 40°C hasta obtener el peso constante y se pesaron en seco.

El contenido absoluto de agua foliar (C.A.A.) se obtuvo con la siguiente fórmula (Hellmuth, 1970).

$$\text{C.A.A.} = (\text{pf} - \text{ps})(100)/(\text{pf})$$

donde **pf** es peso fresco, y **ps** es peso seco.

Se realizaron análisis de regresión para saber si existe una correlación entre el contenido absoluto de agua y las preferencias alimenticias en el campo (I.P.AL.) y en el laboratorio (% daño), y entre la dureza foliar y el contenido de agua foliar.

V. RESULTADOS

5.1. Comparación de la vegetación entre los sitios de muestreo.

Dentro de los 6 sitios de muestreo encontramos 53 especies de plantas vasculares y 3 especies de pteridofitas agrupadas en 31 familias. Las familias más representativas de acuerdo a su riqueza específica fueron: Compositae con un 23.2%, Leguminosae con un 8.9%, Amaryllidaceae, Graminae y Polypodiaceae con un 5.3% cada una, y Euphorbiaceae y Loganiaceae con el 3.6% (Tabla 5.1).

Los índices de similitud de Jaccard variaron entre 0.29 (obtenido al comparar los sitios 5 y 2) y 0.55 (obtenido al comparar los sitios 6 y 4, y 6 y 5) (Tabla 5.2). Los índices de similitud de Sørensen (Tabla 5.3) variaron entre 0.45 y 0.71, indicando que los sitios más parecidos son el 6 y el 4 (I.S.S. = 0.71), y los sitios 6 y 5 (I.S.S. = 0.68), en tanto que los sitios 5 y 2 son los que presentan la menor proporción de especies compartidas (I.S.S. = 0.45).

La mayor riqueza específica se presentó en junio y fluctuó entre 18 (sitios 1, 2, 3 y 6) y 28 (sitio 5) especies en los sitios de muestreo, presentándose 25 especies en el sitio 4 (Tabla 5.4). La menor diversidad y la mayor dominancia se presentó en el sitio 1 ($D' = 1.57$, $H' = 0.86$, $D = 0.64$), mientras que el sitio con la mayor diversidad y menor dominancia fue el 5 ($D' = 6.71$, $H' = 2.25$, $D = 0.15$). La especie dominante en todos los sitios fue la gramínea *Muhlenbergia robusta*. Las especies codominantes variaron dependiendo del sitio (Tabla 5.4).

5.2 Preferencias alimenticias y de asentamiento.

Los chapulines, no se alimentan ni se asientan en la vegetación al azar, en ninguno de los estadios de desarrollo (prueba de χ^2 , $p < 0.001$; Tabla 5.5).

Las gráficas de preferencias alimenticias y de asentamiento (Figs. 5.1 a 5.6) muestran la variación mensual del volumen de follaje para cada especie vegetal, junto con las preferencias alimenticias y de asentamiento. Los picos en las líneas señalan las especies vegetales más preferidas en el tiempo. Lo más relevante de estas gráficas es que la oferta del alimento medido como follaje, no está determinando las preferencias de alimentación ni de asentamiento. Asimismo, las preferencias de asentamiento y alimentación varían temporal y espacialmente.

Tabla 8.1. Familias y especies de plantas vasculares pertenecientes a los sitios de estudio dentro de la Reserva del Pedregal de San Angel durante el ciclo 1991. La nomenclatura de la especie está basada en Rzedowski (1985) y Valiente-Banuet y De Luna (1990).

AMARANTHACEAE	<i>Elysihardia polystachya</i> (Ort.) Sarg.
<i>Iresine calca</i> Ibañez	<i>Phaseolus heterophyllus</i> var. <i>rotundifolius</i> Piper.
	<i>Phaseolus obvallatus</i> Schl.
AMARYLLIDACEAE	LOGANIACEAE
<i>Agave</i> sp.	<i>Buddleia cortada</i> H.B.K.
<i>Hypoxis decumbens</i> L.	<i>Buddleia parviflora</i> H.B.K.
<i>Manfreda brachystachya</i> (Cav.) Rose	
ANACARDIACEAE	LYTHRACEAE
<i>Schinus molle</i> L.	<i>Cuphea</i> sp.
ASCLEPIADACEAE	NYCTAGINACEAE
<i>Cynanchum kuntzii</i> Standley	<i>Mirabilis jalapa</i> L.
BEGONIACEAE	ORCHIDACEAE
<i>Begonia gracilis</i> H.B.K.	<i>Bletia urbana</i> Dressler
CACTACEAE	OXALIDACEAE
<i>Opuntia</i> sp.	<i>Oxalis</i> sp.
COMMELINACEAE	PIPERACEAE
<i>Tradescantia crassifolia</i> Cav.	<i>Peperomia</i> sp.
COMPOSITAE	PLANTAGINACEAE
<i>Baccharis ramulosa</i> (DC.) Gray	<i>Plantago major</i> L.
<i>Bidens anthemoides</i> (DC.) Gray	PLUMBAGINACEAE
<i>Dahlia coccinea</i> Cav.	<i>Plumbago pulchella</i> Boiss.
<i>Eupatorium petiolare</i> Moc.	POLEMONIACEAE
<i>Graptophyllum canescens</i> DC.	<i>Loaselia mexicana</i> Brand
<i>Legascosa rigida</i> H.B.K.	POLYPODIACEAE
<i>Montanoa tomentosa</i> Cav.	<i>Cheilanthes</i> sp.
<i>Senecio praecox</i> DC.	<i>Nephrolepis</i> sp.
<i>Stevia ovata</i> Willd.	<i>Polypodium</i> sp.
<i>Stevia salicifolia</i> Cav.	RUBIACEAE
<i>Stevia</i> sp.	<i>Russa luteola</i> L.
<i>Tagetes mitorantha</i> Cav.	RUBIACEAE
<i>Verbesina virgata</i> Cav.	<i>Bouvardia ternifolia</i> Schl.
CRASSULACEAE	SAPINDACEAE
<i>Boeberia gibbiflora</i> DC.	<i>Cardiospermum halicacabum</i> L.
DIOSCOREACEAE	SCROPHULARIACEAE
<i>Dioscorea galeottiana</i> Kunth	<i>Penstemon obovatus</i> Nutt.
EUPHORBIACEAE	<i>Penstemon campanulatus</i> Willd.
<i>Acalypha indica</i> var. <i>mexicana</i> (Muell. Arg.) Pax & Hoffm.	SOLANACEAE
<i>Euphorbia dentata</i> Michx.	<i>Solanum</i> sp.
GRAMINAE	UMBELLIFERAE
<i>Muhlenbergia robusta</i> Hitchc.	<i>Arroccia toluensis</i> var. <i>multifida</i> Math.
<i>Rhynchosystrum repens</i> (Willd.) C. E. Hubb.	& Coest.
<i>Tripsacum latoculatum</i> Rupr.	VITACEAE
LABIATAE	<i>Cissus sicyoides</i> L.
<i>Salvia mexicana</i> L.	
LEGUMINOSAE	
<i>Calliandra grandifolia</i> (L'Hér.) Benth.	
<i>Coloaria</i> sp.	

Tabla 5.2. Matriz de similitud de los seis sitios de muestreo con base en el índice de Jaccard.

Sitio	1	2	3	4	5	6
1	1	0.44	0.43	0.48	0.44	0.51
2	-	1	0.44	0.43	0.29	0.44
3	-	-	1	0.48	0.47	0.47
4	-	-	-	1	0.49	0.55
5	-	-	-	-	1	0.55
6	-	-	-	-	-	1

Tabla 5.3. Matriz de similitud de los seis sitios de muestreo con base en el índice de Sørensen.

Sitio	1	2	3	4	5	6
1	1	0.61	0.60	0.65	0.61	0.68
2	-	1	0.61	0.60	0.45	0.61
3	-	-	1	0.66	0.65	0.64
4	-	-	-	1	0.66	0.71
5	-	-	-	-	1	0.68
6	-	-	-	-	-	1

Tabla 5.4. Riqueza específica, dominancia, índices de diversidad (Simpson y Shannon-Wiener) y especies dominantes y codominantes en los seis sitios de estudio en el muestreo del mes de junio de 1991.

Sitio	No. especies	Dominancia	Simpson	Shannon	* Especie dominante	* Especies codominantes
1	18	0.64	1.57	0.86	Muh	Man, Ver, Loe, Rhy, Dah
2	18	0.27	3.73	1.65	Muh	Dah, Ver, Man, Res, Lag
3	18	0.30	3.28	1.71	Muh	Scnp, Dah, Rhy, Cis, Dio
4	25	0.27	3.64	1.70	Muh	Ver, Man, Bro, Car, Dah
5	28	0.15	6.71	2.25	Muh	Cis, Eup, Pep, Ver, Bude
6	18	0.26	3.89	1.63	Muh	Ver, Bude, Man, Tra, Scnp

* Ver las claves de las especies en el Apéndice 3.

Tabla 5.5. Valores de x^2 para determinar si *S. purpurascens* se asienta o se alimenta al azar en la vegetación del Pedregal de San Angel durante 1991. Todas las pruebas fueron significativas con una $P < 0.001$.

JUNIO

Sitio	x^2		g.l.
	Asentamiento	Alimentación	
1	2282	3780	17
2	794	1197	17
3	3514	4987	17
4	504	1306	25
5	46394	73744	28
6	112	176	17

JULIO

Sitio	x^2		g.l.
	Asentamiento	Alimentación	
1	648	720	17
2	1997	2492	16
3	3026	3806	22
4	1245	1642	25
5	7952	10001	25
6	124	276	19

AGOSTO

Sitio	x^2		g.l.
	Asentamiento	Alimentación	
1	2913	2933	8
2	501	1022	11
3	4355	6018	13
4	2511	3292	9
5	1363	1534	12
6	425	663	8

SEPTIEMBRE

Sitio	x^2		g.l.
	Asentamiento	Alimentación	
1	2351	3879	14
2	1983	2708	12
3	529	1569	18
4	147	421	26
5	337	417	23
6	328	614	14

OCTUBRE

Sitio	x^2		g.l.
	Asentamiento	Alimentación	
1	1188	1279	6
2	546	794	6
3	629	1367	12
4	431	703	11
5	102	188	6
6	1361	1450	4

NOVIEMBRE

Sitio	x^2		g.l.
	Asentamiento	Alimentación	
1	62	144	9
2	19225	29905	9
3	887	1524	18
4	309	639	19
5	1572	1816	22
6	367	506	10

DICIEMBRE

Sitio	x^2		g.l.
	Asentamiento	Alimentación	
1	14814	339	5
2	102	175	4
3	116	239	5
4	164	196	8
5	176	227	8
6	470	528	4

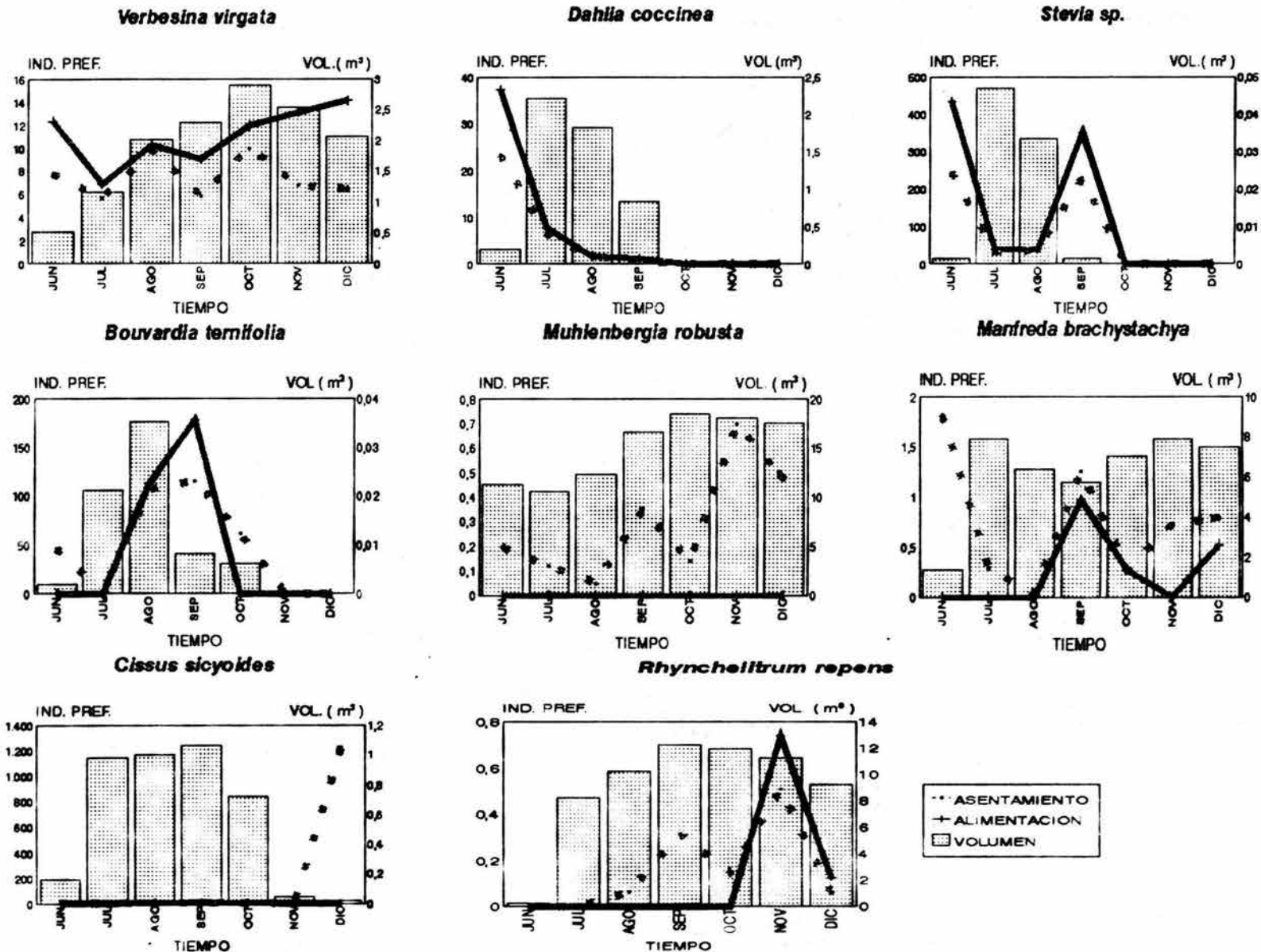


Figura 5.1. Variación temporal de los índices de preferencia (IND. PREF.) de alimentación y asentamiento de *Sphenarium purpurascens* en relación con el volumen de follaje (VOL.) en el sitio 1 durante 1991.

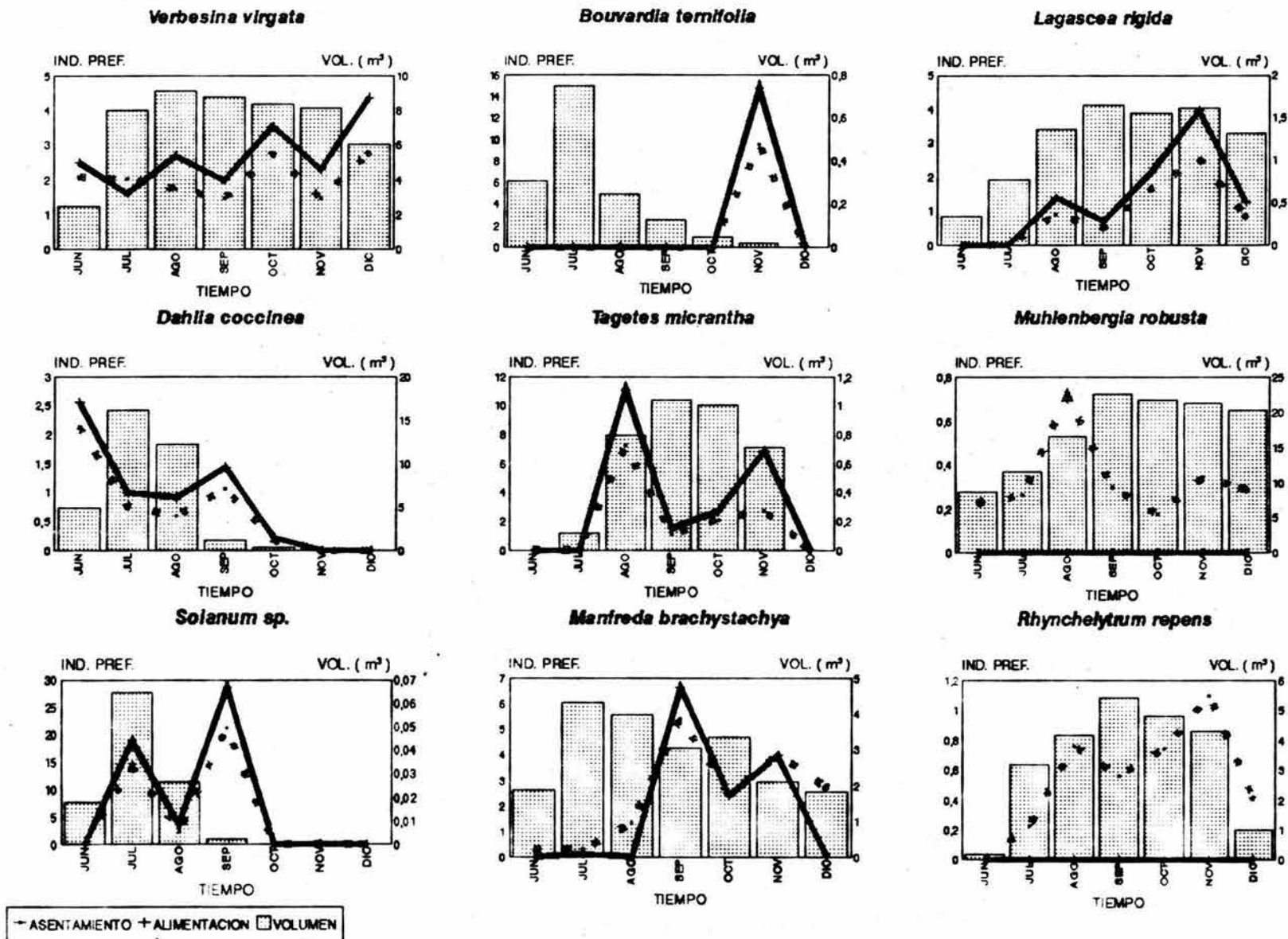


Figura 5.2. Variación temporal de los índices de preferencia (IND. PREF.) de alimentación y asentamiento de *Sphenarium purpurascens* en relación con el volumen de follaje (VOL.) en el sitio 2, durante 1991.

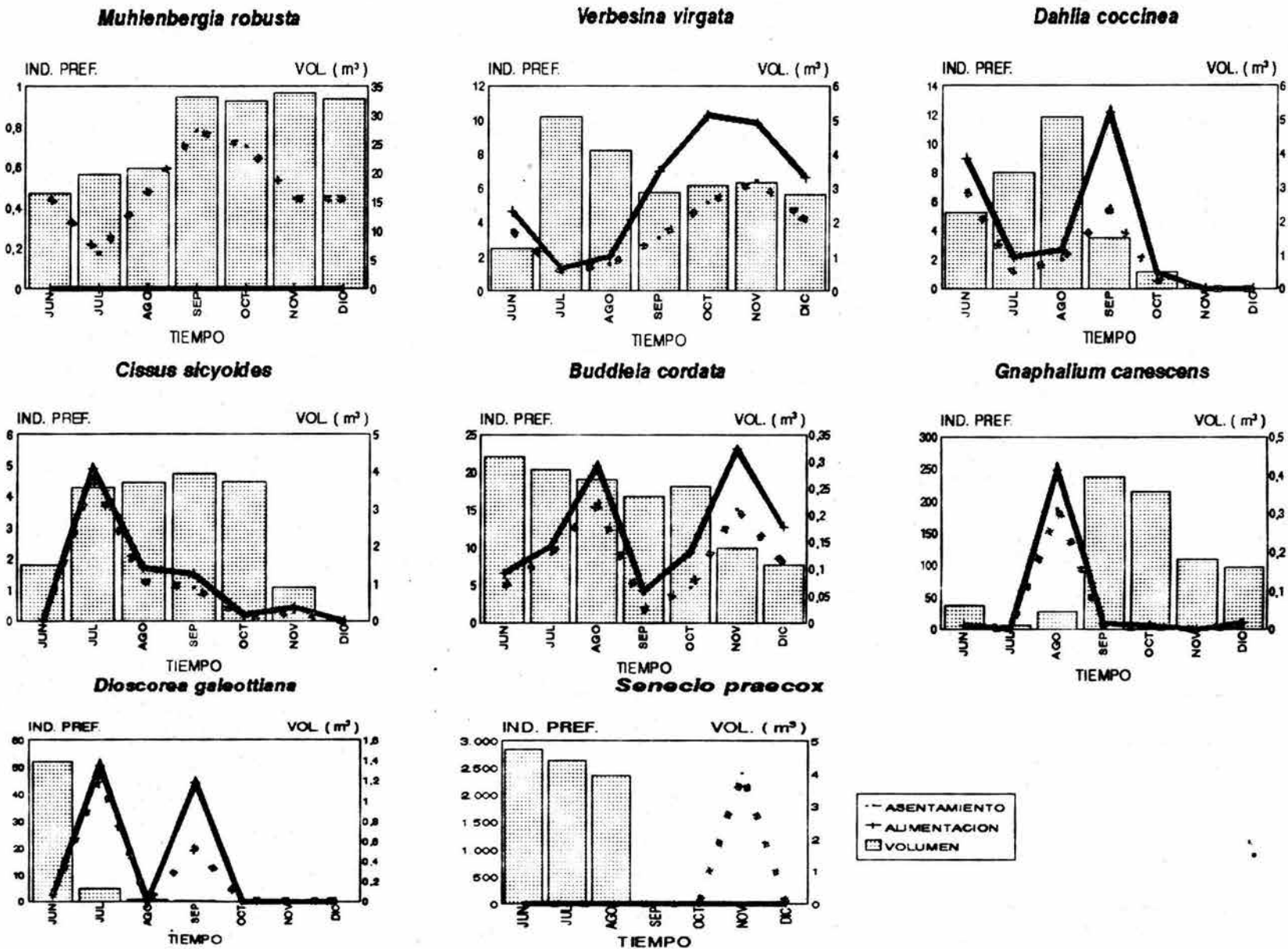


Figura 5.3. Variación temporal de los índices de preferencia (IND. PREF.) de alimentación y asentamiento de *Sphenarium purpurascens* en relación con el volumen de follaje (VOL.) en el sitio 3 durante 1991

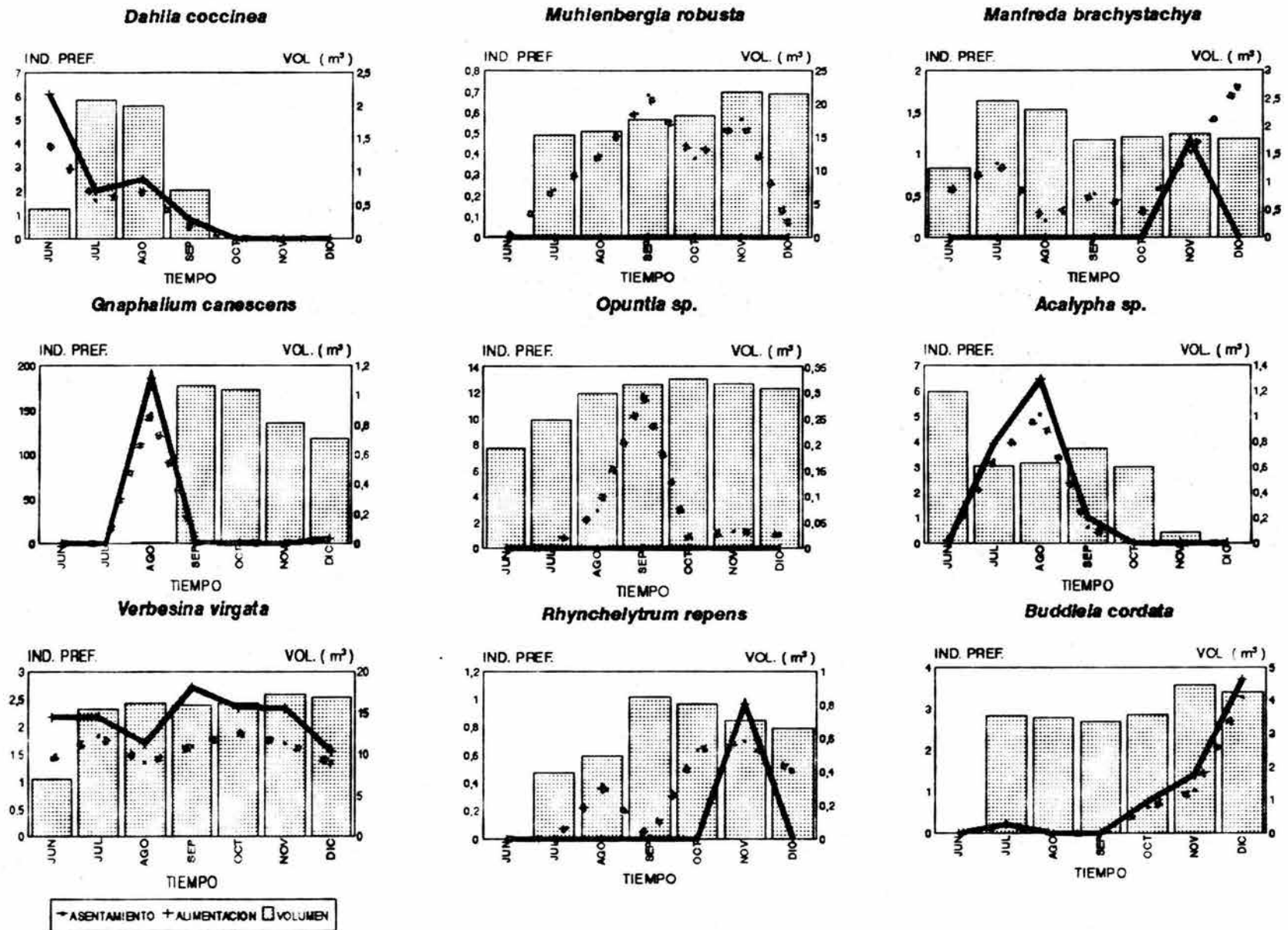


Figura 5.4. Variación temporal de los índices de preferencia (IND. PREF.) de alimentación y asentamiento de *Sphenarium purpurascens* en relación con el volumen de follaje (VOL.) en el sitio 4 durante 1991.

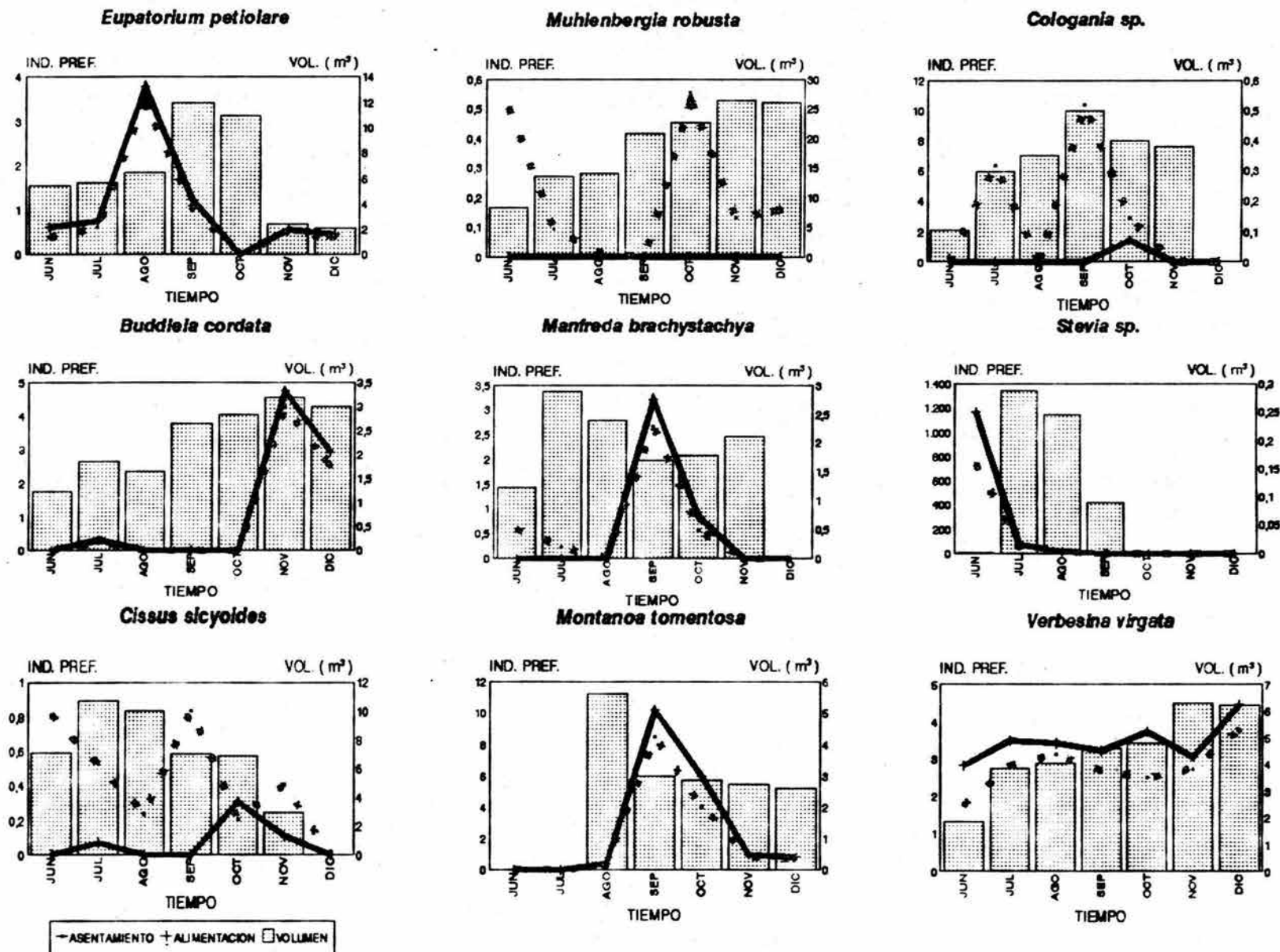


Figura 5.5. Variación temporal de los Indices de Preferencia (IND. PREF.) de alimentación y asentamiento de *Sphenarium purpurascens* en relación con el volumen de follaje (VOL.) en el sitio 5, durante 1991

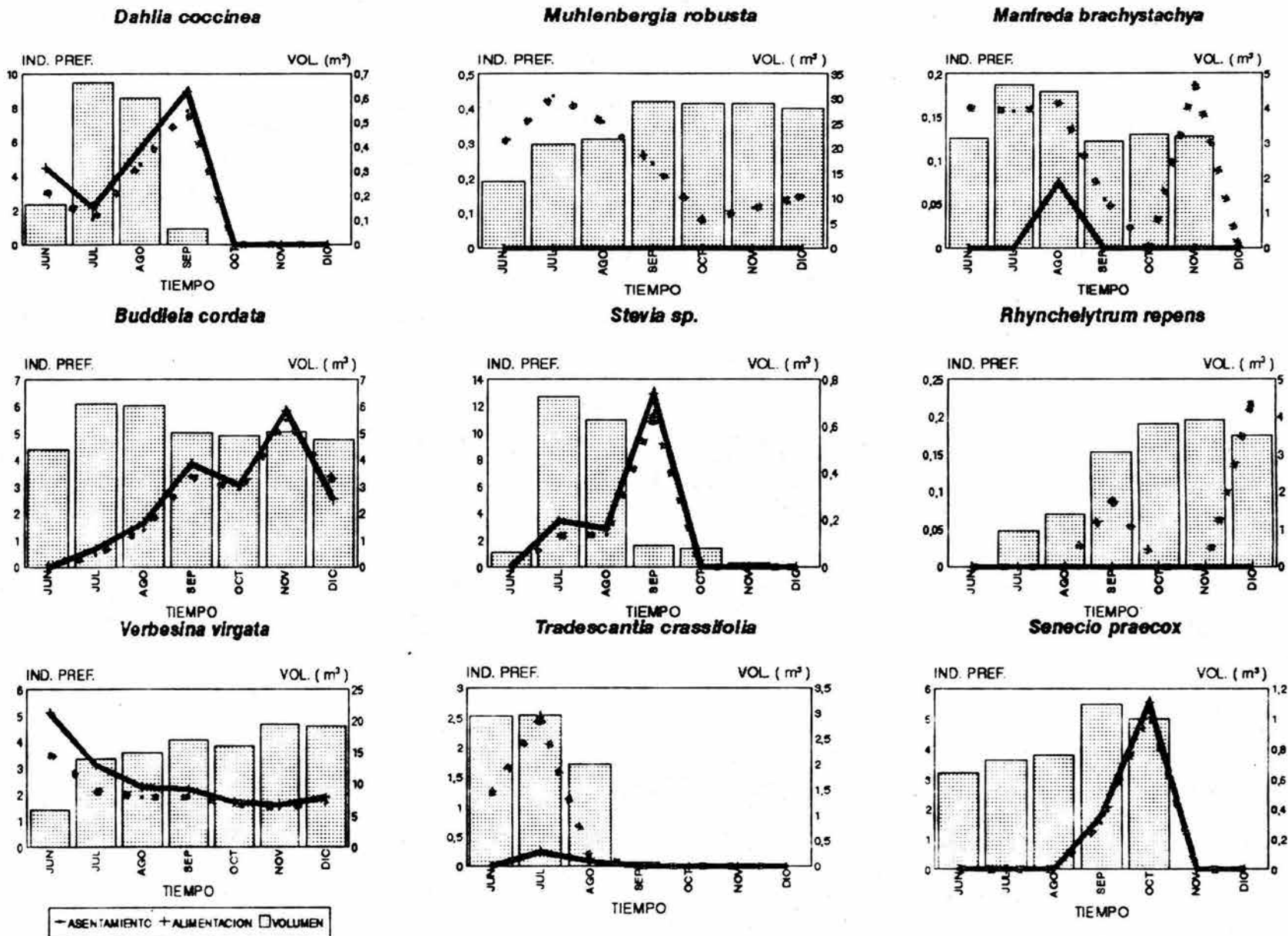


Figura 5.6. Variación temporal de los índices de preferencia (IND. PREF.) de alimentación y asentamiento de *Sphenarium purpurascens* en relación con el volumen de foliaje (VOL.) en el sitio 6, durante 1991.

Podemos observar en las figuras que *Muhlenbergia robusta* y *Opuntia* sp. no son utilizadas como alimento, sino únicamente como lugar de asentamiento. Es importante destacar el caso de *M. robusta* y *V. virgata* en cuanto a la preferencia de asentamiento, ya que a lo largo de toda la temporada los chapulines se asientan sobre ellas, sin embargo, ese índice de preferencia es bajo en relación con otras especies del mismo sitio, por ejemplo, en el sitio 1 (Fig. 5.1) mientras que el pico máximo en el índice de preferencia de asentamiento de *V. virgata* es de 10, para *Stevia* sp. es de 250.

Verbesina virgata y *Muhlenbergia robusta*, fueron las únicas especies vegetales que estuvieron presentes durante toda la temporada en los seis sitios de muestreo, siendo ambas importantes para alimentación (la primera) o asentamiento (la segunda). Otras especies estuvieron presentes en 5 de los 6 sitios, tal es el caso de *Dahlia coccinea* y *Manfreda brachystachya* (especies ausentes en los sitios 5 y 3 respectivamente). *Rhynchelytrum repens* estuvo presente en 4 (1, 2, 4 y 6).

El índice de preferencia alimenticia y de asentamiento varía entre especies, temporal y espacialmente. Por ejemplo, se observa que la preferencia alimenticia hacia el arbusto *Verbesina virgata* tiende a ir en aumento conforme avanza el tiempo, mientras que para la herbácea *Dahlia coccinea* tiende a disminuir, excepto en los sitios 3 y 6 (Figs. 5.3 y 5.6 respectivamente). La preferencia alimenticia hacia el árbol *Buddleia cordata* tiende a aumentar conforme avanza la temporada, sólo en el sitio 3 (Fig. 5.3) se presenta un patrón irregular de preferencia con dos picos, uno en agosto y otro en noviembre. Sin embargo, para la mayoría de las especies no se detecta un patrón claro, ya que los índices de preferencia alimenticia y de asentamiento, varían entre sitios.

5.3. Especies vegetales más preferidas para alimentación.

La Tabla 5.6 contiene las tres especies vegetales más preferidas por los chapulines de acuerdo con los mayores índices de preferencia de alimentación en cada sitio a lo largo de la temporada. Existe variación espacial y temporal en las preferencias de alimentación. Por ejemplo, en junio las especies que presentaron el mayor índice de preferencia alimenticia fueron: *Stevia* sp. en los sitios 1, 2 y 5, *Dahlia coccinea* en el sitio 3, *Loeselia mexicana* en el sitio 4 e *Iresine calea* en el sitio 6.

Tabla 5.6. Especies vegetales más preferidas para alimentación por *Sphenarium purpurascens* en seis sitios de la Reserva del Pedregal, de acuerdo con el índice de preferencia alimenticia (I. P. AL.). Ver clave de las especies vegetales en el Apéndice 3.

Sitio	JUNIO		JULIO		AGOSTO		SEPTIEMBRE		OCTUBRE		NOVIEMBRE		DICIEMBRE	
	sp.	I. P. AL.	sp.	I. P. AL.	sp.	I. P. AL.	sp.	I. P. AL.	sp.	I. P. AL.	sp.	I. P. AL.	sp.	I. P. AL.
1	Ste	436	Ste	38	Bou	113	Ste	351	Ver	12	Ver	13	Ver	14
	Dah	37	Dah	8	Ste	39	Bou	179	Cis	4	Rhy	0.7	Man	0.5
	Ver	12	Ver	7	Ver	10	Ver	9	Man	0.3	-	-	Rhy	0.1
2	Ste	23	Pha	55	Tag	11	Sol	29	Ver	3	Bou	14767	Ver	4
	Dah	3	Sol	19	Bou	6	Bou	25	Tag	3	Tag	7	Lag	1
	Ver	2	Dio	9	Sol	3	Dio	12	Man	2	Lag	4	-	-
3	Dah	9	Dio	51	Gna	248	Dio	44	Mir	12	Stes	200	Budc	13
	Budc	6	Budc	10	Bou	87	Mir	17	Ver	10	Budc	23	Gna	10
	Gna	6	Cis	5	Budc	21	Dah	12	Budc	9	Lag	19	Ver	7
4	Loe	9	Bro	42	Gna	186	Ste	7	Pha	18	Car	23	Gna	5
	Dah	6	Ire	41	Aca	6	Pha	7	Pen	10	Tag	4	Tri	4
	Ver	2	Tra	21	Dah	2	Ver	3	Ire	6	Ver	2	Budc	4
5	Ste	1170	Budp	105	Budp	116	Mon	10	Mon	6	Senp	14	Ver	4
	Pen	410	Ste	75	Ste	12	Ver	3	Ver	4	Budc	5	Ire	4
	Mir	9	Flu	4	Dio	4	Man	3	Col	1	Ver	3	Budc	3
6	Ver	5	Ste	3	Gna	6	Ste	13	Budp	115	Budc	6	Budp	149
	Dah	4	Ver	3	Bou	6	Dah	9	Senp	5	Ver	2	Budc	3
	-	-	Dah	2	Dah	6	Budc	4	Budc	3	-	-	Ver	2

También observamos cómo varían las preferencias alimenticias dentro de cada sitio. Por ejemplo, en el sitio 1 *Stevia* sp. fue la más importante en los meses de junio, julio y septiembre, mientras que *V. virgata* lo fue de octubre a noviembre y *Bouvardia ternifolia* en el mes de agosto (Tabla 5.6).

De nuevo, no existe un patrón de preferencia alimenticia claro, sin embargo, podemos afirmar que *V. virgata* junto con *D. coccinea* y *Stevia* sp., a pesar de variar su preferencia, son de las de mayor importancia considerando todos los sitios y meses.

5.4. Especies vegetales más preferidas para asentamiento.

No existe una clara tendencia en la variación espacial y temporal de los índices de preferencia de asentamiento de *Sphenarium purpurascens* en el Pedregal de San Angel durante 1991, y esa variación está asociada a las condiciones heterogéneas de los seis sitios de estudio (Tabla 5.7), por ejemplo, la variación espacial que se da en el mes de junio, muestra que *Stevia* sp. es la especie con mayor índice de preferencia de asentamiento en los sitios 1, 2 y 5, mientras que en el sitio 3 *Dahlia coccinea* es la especie que presenta el mayor índice de preferencia, en el sitio 4 *Loeselia mexicana* y en el sitio 6 *Iresine calea*. Por otro lado, la variación también ocurre temporalmente por ejemplo, en el sitio 1 *Stevia* sp. es la más preferida en los meses de junio, julio y septiembre, mientras que *Bouvardia ternifolia* es importante en el mes de agosto y septiembre y *Verbesina virgata* en noviembre y *Cissus sicyoides* en diciembre (Tabla 5.7).

5.5. Uso de la vegetación como lugar de asentamiento y/o alimentación.

Las Figuras de la 5.7 a la 5.12 muestran la variación temporal del volumen de follaje por cada especie de planta y el uso que tuvo ya sea como alimento o como sitio de asentamiento. En general, el volumen de las especies vegetales no determina el uso que se les da por parte de los chapulines ya sea como alimento o como lugar de asentamiento. Por otro lado, observamos que el uso del follaje, varía espacial y temporalmente. Por ejemplo, si analizamos el sitio 2, vemos que prefieren alimentarse en orden de importancia de acuerdo al uso de *Dahlia coccinea*, *Verbesina virgata* y *Stevia* sp. en el mes de junio, pero en julio utilizan a *V. virgata*, *Bouvardia ternifolia* y *Phaseolus* sp. y así para cada mes se observa como el uso varía temporalmente. Lo mismo puede verse para el sitio 5 que es el más contrastante con el 2 en cuanto a composición vegetal. En este

Tabla 5.7. Especies vegetales más preferidas para asentamiento por *Sphenarium purpurascens* en seis sitios de la Reserva del Pedregal, de acuerdo al índice de preferencia de asentamiento (I. P. AS.). Ver clave de las especies vegetales en el apéndice 3.

Sitio	JUNIO		JULIO		AGOSTO		SEPTIEMBRE		OCTUBRE		NOVIEMBRE		DICIEMBRE	
	sp.	I. P. AS.	sp.	I. P. AS.	sp.	I. P. AS.	sp.	I. P. AS.	sp.	I. P. AS.	sp.	I. P. AS.	sp.	I. P. AS.
1	Ste	243	Ste	32	Bou	107	Ste	228	Bou	62	Ver	7	Cis	1224
	Dah	23	Tra	10	Opu	80	Bou	116	Ver	10	Man	0.7	Ver	6
	Ver	8	Dah	6	Ste	37	Arr	10	Budc	6	Muh	0.7	Loe	2
2	Ste	19	Pha	45	Eup	40	Sol	21	Ver	3	Bou	9464	Ver	3
	Cis	4	Sol	14	Tag	7	Bou	18	Man	2	Man	4	Man	3
	Dah	2	Dio	6	Bou	4	Dio	9	Tag	2	Tag	2	Lag	0.8
3	Dah	7	Dio	46	Gna	187	Dio	20	Semp	16	Semp	2407	Budc	8
	Budc	5	Budc	9	Bou	65	Mir	7	Opu	8	Stes	130	Gna	6
	Gna	5	Cis	5	Mir	4	Dah	5	Mir	6	Budc	15	Ver	4
4	Loe	2	Bro	35	Gna	146	Bou	167	Pha	14	Car	17	Gna	4
	Cup	5	Ire	34	Eis	11	Opu	12	Pen	8	Tag	6	Tri	4
	Dah	4	Pen	27	Aca	5	Car	11	Flu	5	Ver	2	Budc	3
5	Ste	738	Budp	85	Budp	106	Col	10	Mon	4	Semp	13	Ver	4
	Pen	259	Ste	61	Ste	11	Mon	8	Col	3	Budc	4	Flu	4
	Eis	21	Bou	28	Dio	3	Ver	3	Ver	2	Ver	3	Budc	2
6	Ire	320	Tra	2	Gna	5	Ste	11	Budp	110	Budc	5	Budp	136
	Ver	3	Ste	2	Bou	5	Dah	8	Semp	5	Ver	1	Budc	3
	Dah	3	Ver	2	Dah	5	Budc	3	Budc	3	Man	0.2	Ver	2

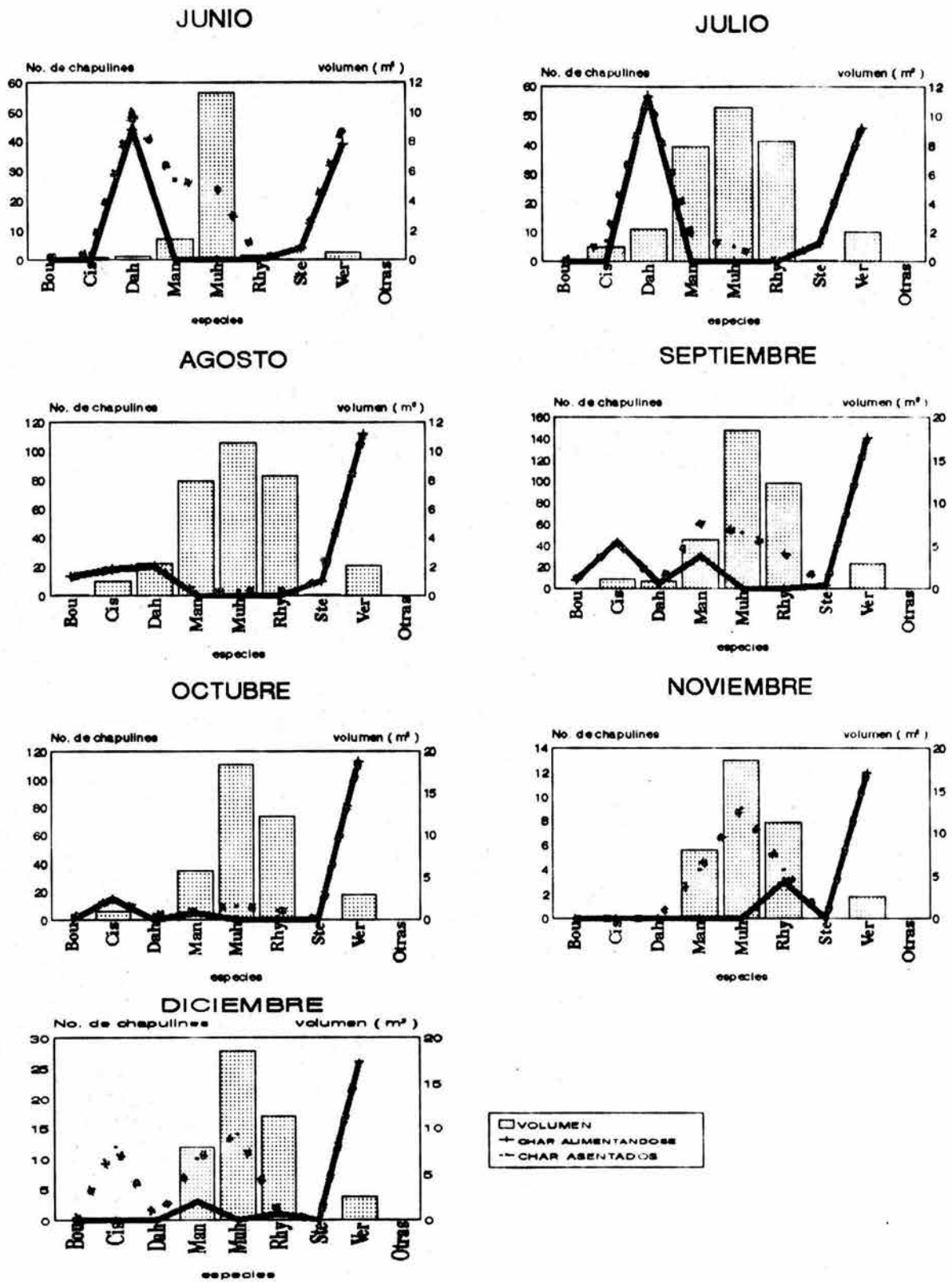


Figura 5.7. Variación temporal del uso que *Sphenarium purpurascens* hace de las especies vegetales del sitio 1, en función del volumen de su follaje. Clave de las especies vegetales en el apéndice 3.

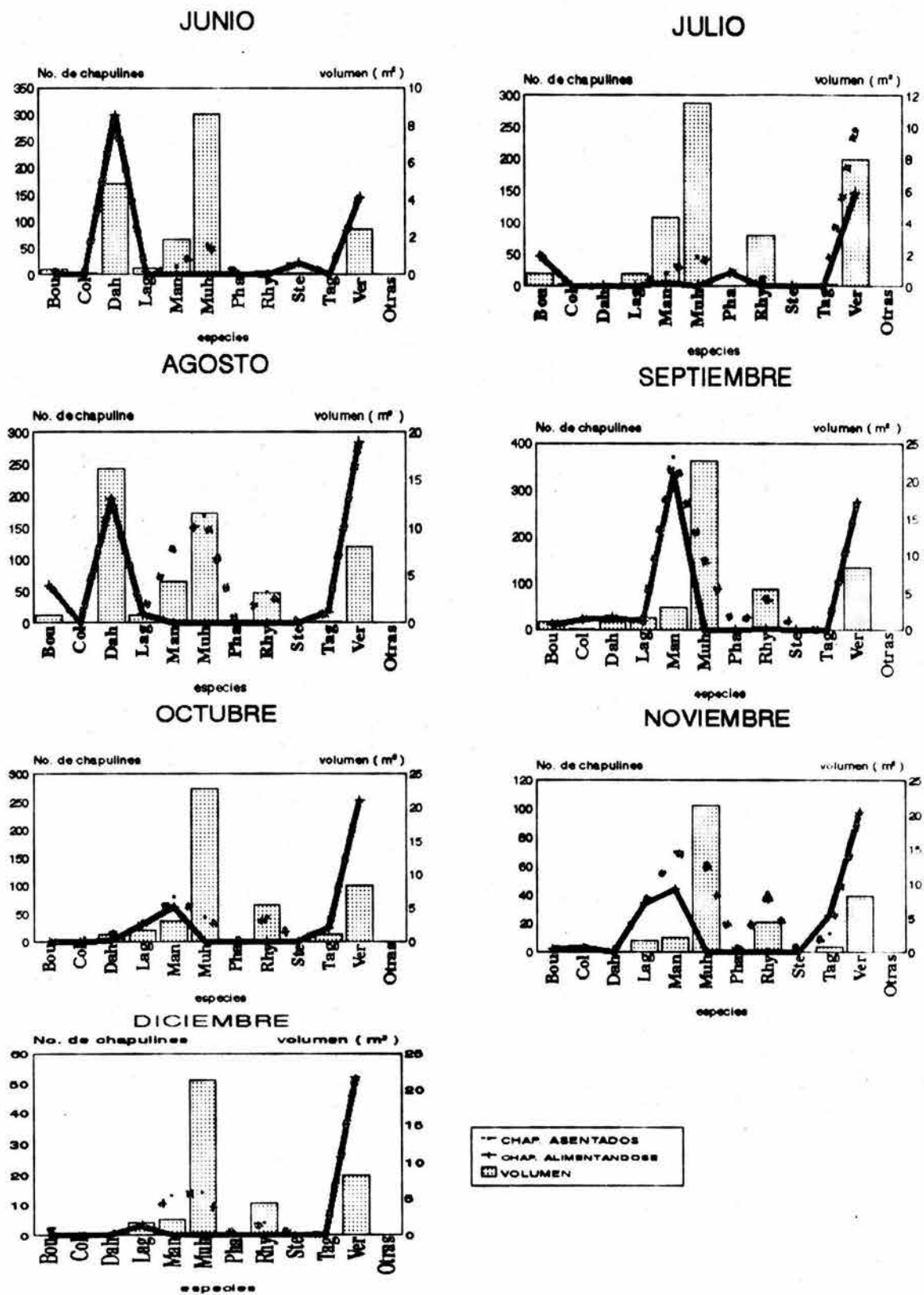


Figura 5.8. Variación temporal del uso que *Sphenarulum purpurascens* hace de las especies vegetales del sitio 2, en función del volumen de su follaje. Clave de las especies vegetales en el apéndice 3.

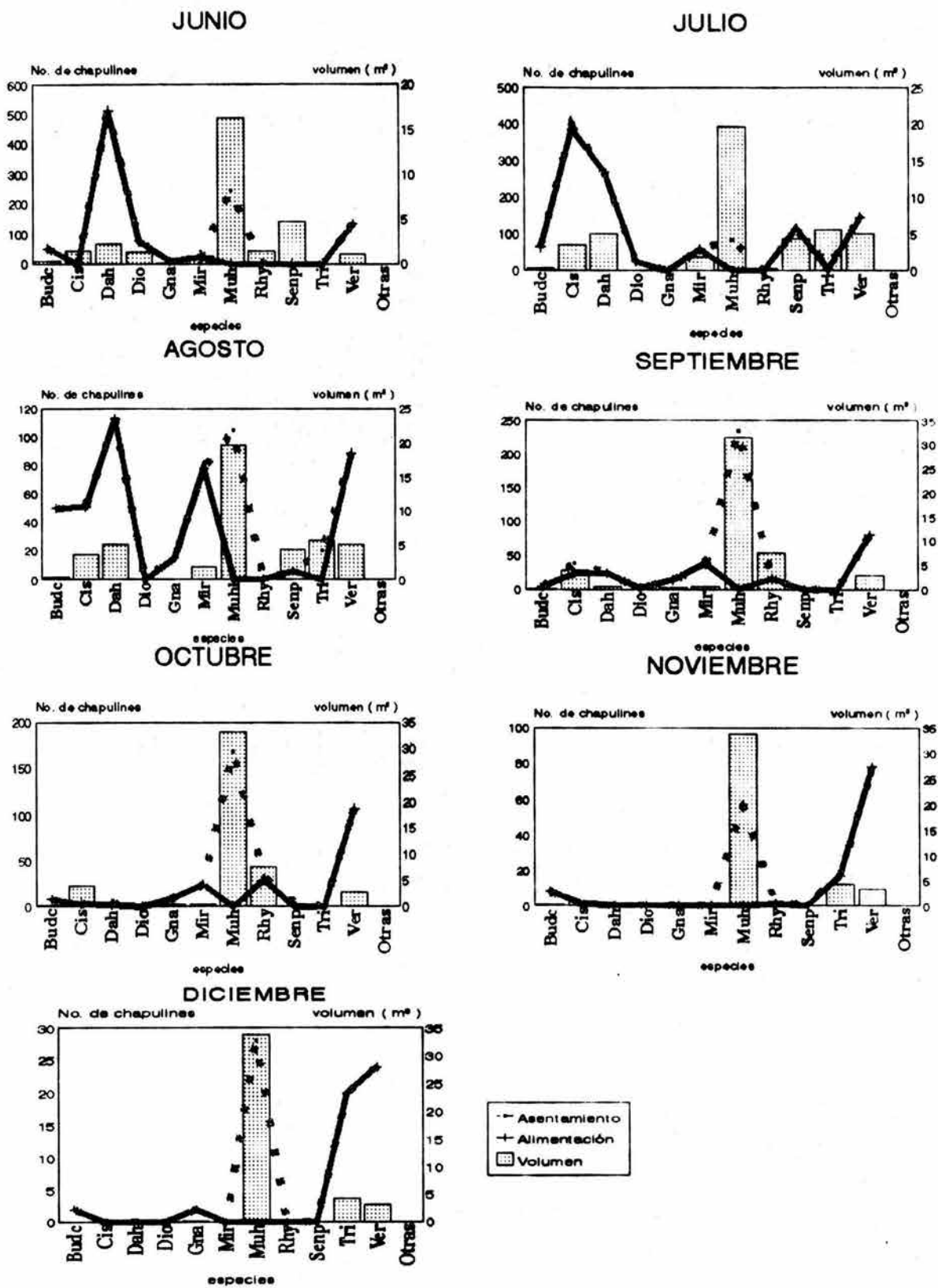
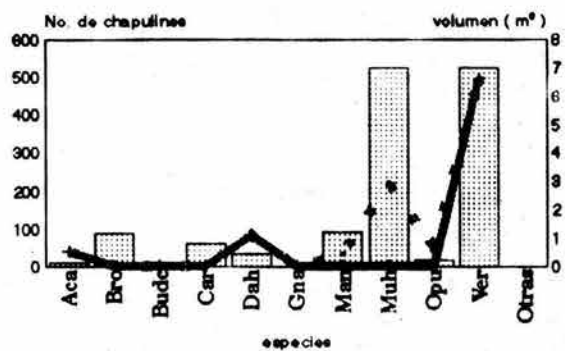
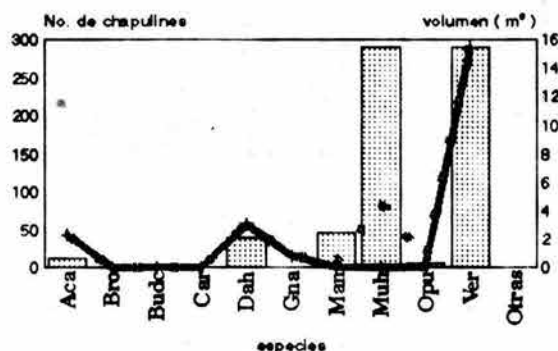


Figura 5.9. Variación temporal del uso que *Sphenarium purpurascens* hace de las especies vegetales del sitio 3, en función del volumen de su follaje. Clave de las especies vegetales en el apéndice 3.

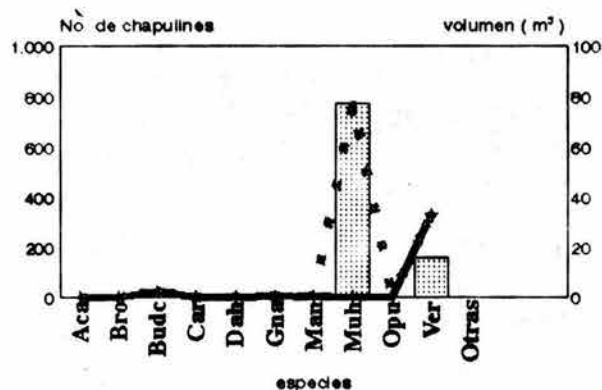
JUNIO



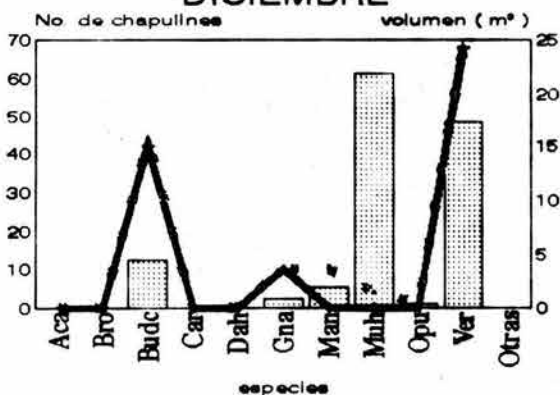
AGOSTO



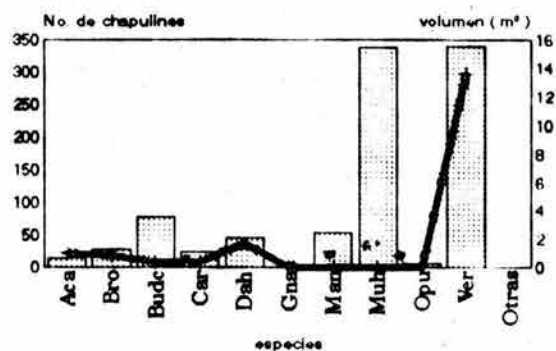
OCTUBRE



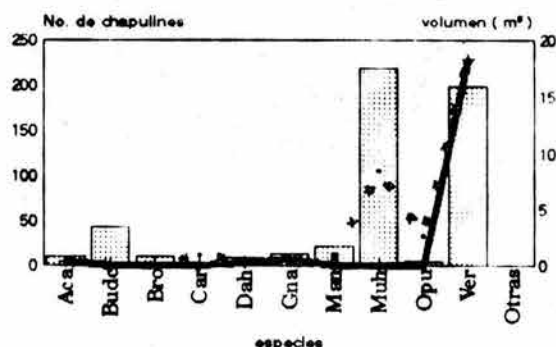
DICIEMBRE



JULIO



SEPTIEMBRE



NOVIEMBRE

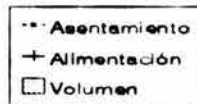
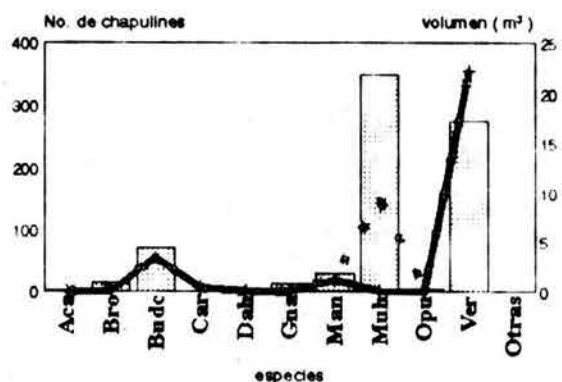


Figura 5.10. Variación temporal del uso que *Sphenarium purpurascens* hace de las especies vegetales del sitio 4, en función del volumen de su follaje. Clave de las especies vegetales en el apéndice 3.

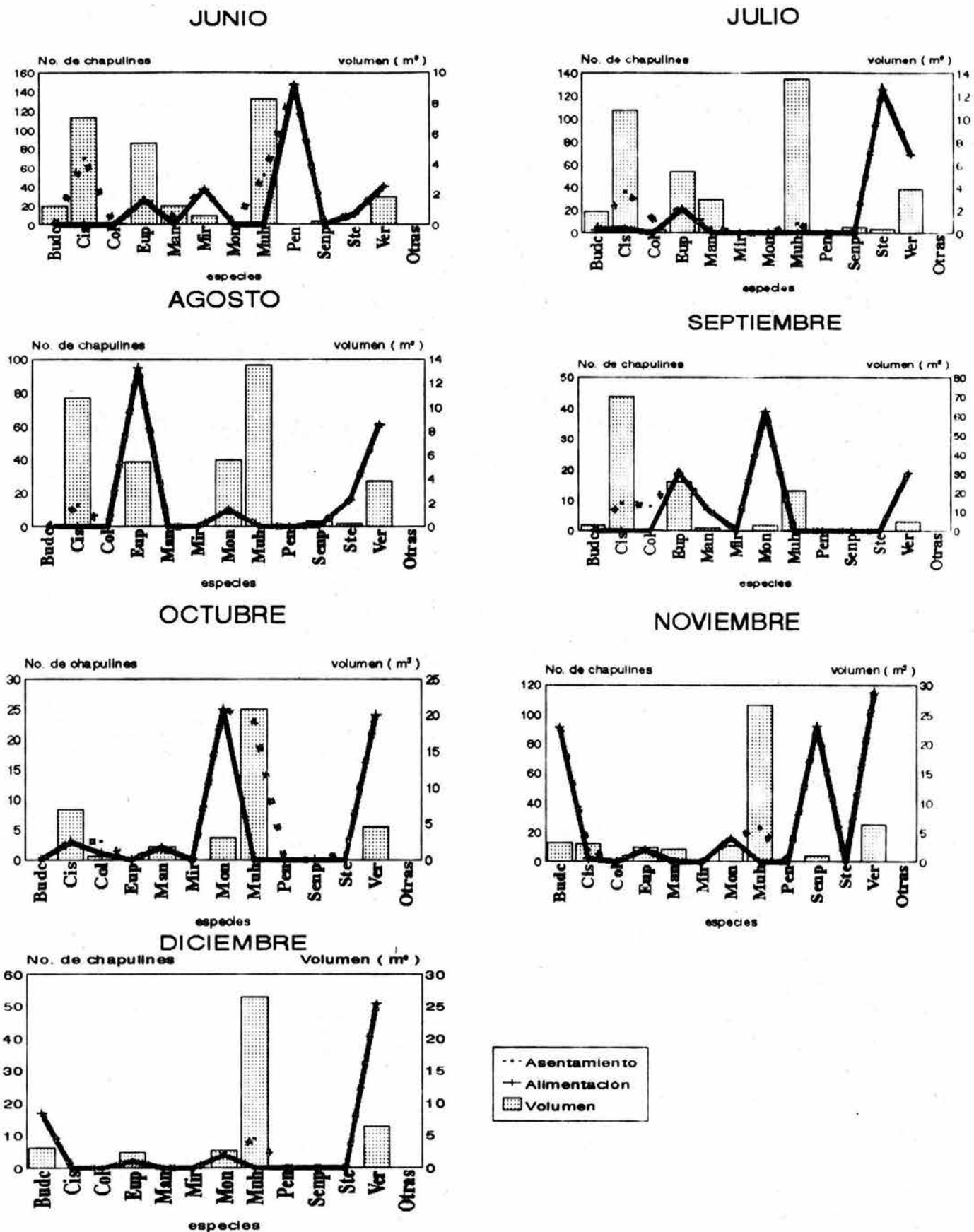
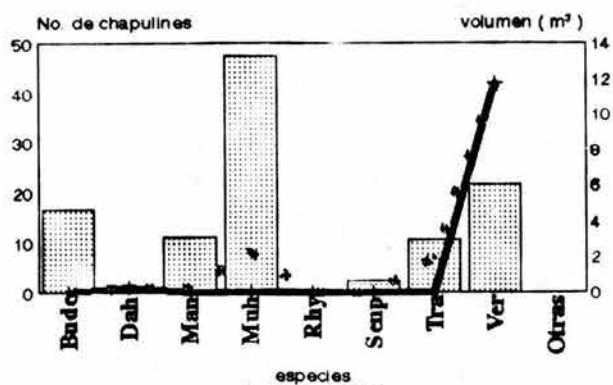
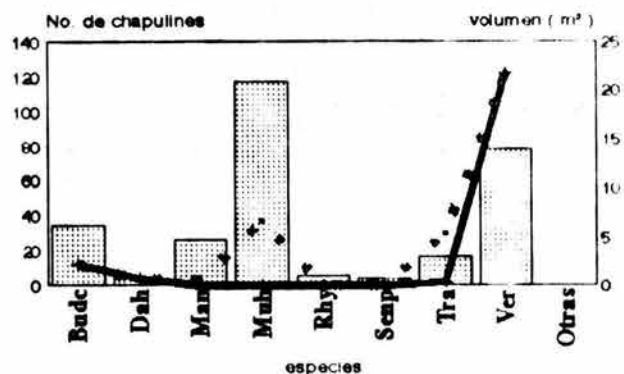


Figura 5.11. Variación temporal del uso que *Sphenarctium purpurascens* hace de las especies vegetales del sitio 5, en función del volumen de su follaje. Clave de las especies vegetales en el apéndice 3.

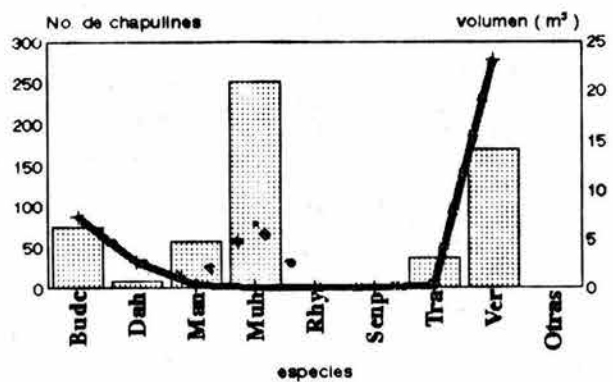
JUNIO



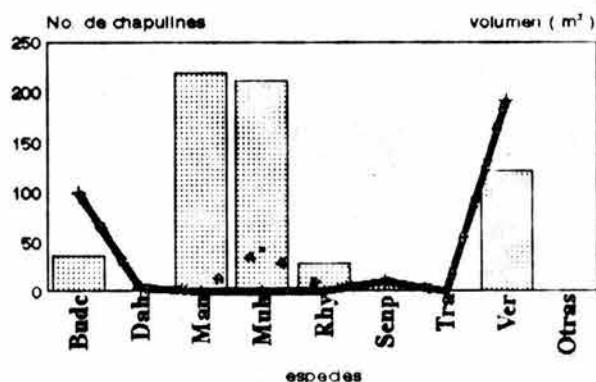
JULIO



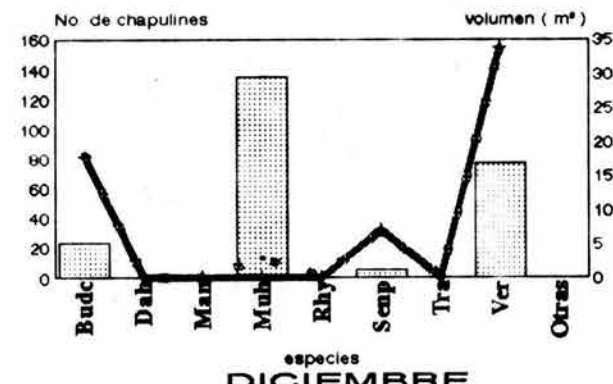
AGOSTO



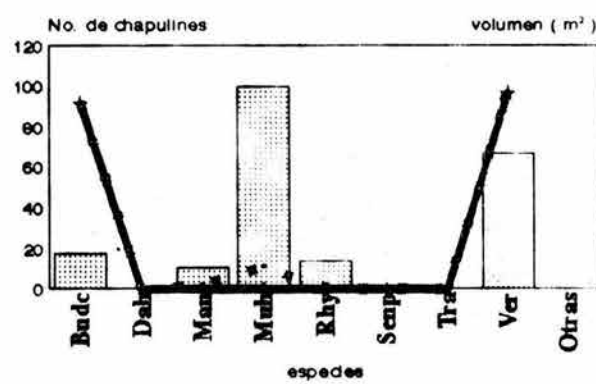
SEPTIEMBRE



OCTUBRE



NOVIEMBRE



DICIEMBRE

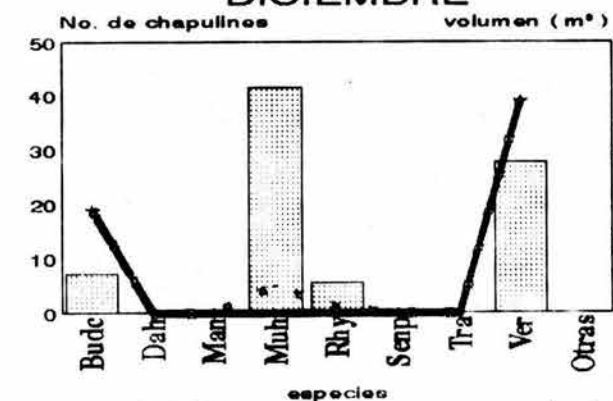


Figura 5.12. Variación temporal del uso que *Sphenarium purpurascens* hace de las especies vegetales del sitio 6, en función del volumen de su follaje. Clave de las especies vegetales en el apéndice 3.

sitio *S. purpurascens* utiliza como alimento a *Penstemon campanulatus*, *V. virgata*, *Mirabilis jalapa* y *E. petiolare*, en el mes de junio, pero en julio, utiliza a *Stevia* sp., *V. virgata* y *E. petiolare*.

5.6. Etapa de desarrollo y ámbito alimenticio

Al analizar el ámbito alimenticio de *S. purpurascens* (medido como el porcentaje de especies utilizadas por los chapulines como alimento) en función del tiempo (Tabla 5.8), se encontró que, en general, en todos los sitios fue menor en junio que en los demás meses. Asimismo, este factor aumentó gradualmente hasta agosto, mostrando fluctuaciones entre septiembre y noviembre, alcanzando generalmente los valores más altos en diciembre.

Al analizar el porcentaje global de especies utilizadas como alimento, el cual considera a los seis sitios como uno solo, se vio que éste se incrementa conforme avanza la temporada de crecimiento de los chapulines.

En las visitas realizadas al campo para determinar de qué especies se alimentaba *Sphenarium purpurascens*, se encontró que se alimentó de 43 especies de plantas entre vasculares y pteridofitas agrupadas en 24 familias (Tabla 5.9).

5.7. Dureza foliar.

La dureza foliar varió significativamente entre especies ($F=6.10$; $gl=41$; $p < 0.0001$) y edad foliar ($F=4.8$; $gl=2$; $p < 0.008$). También hubo un efecto significativo de la interacción especie x edad foliar ($F=10.6$; $gl=82$; $p = < 0.0001$; Tabla 5.10).

La prueba de Fisher (MDS) permitió discernir cuáles fueron las especies diferentes en términos de dureza. Las hojas de *Montanoa tomentosa* fueron las más suaves con una dureza de 520 KgF/cm^2 , mientras que las más duras fueron las de *Echeverria gibbiflora* con una dureza de 15417 KgF/cm^2 (Tabla 5.11). No se encontró un patrón claro sobre el hecho de que la dureza esté determinada por la edad de la hoja.

5.8. Preferencias alimenticias en el laboratorio.

Para todas las etapas de desarrollo, excepto para hembras, se encontraron diferencias significativas en los niveles de consumo foliar sobre diferentes especies vegetales (Tabla 5.12). Por otra parte, las especies vegetales preferidas por cada estadio de desarrollo son diferentes (Tabla

Tabla 5.8. Porcentaje de especies utilizadas por *Sphenarium purpurascens* como alimento en cada sitio de estudio de acuerdo con su disponibilidad durante 1991. Los datos globales indican el porcentaje de especies utilizadas en los 6 sitios sin tomar en cuenta diferencias espaciales.

Sitio	% de especies presentes utilizadas como alimento						
	Jun.	Jul.	Ago.	Sept.	Oct.	Nov.	Dic.
1	16.6	16.6	31.2	37.5	27.2	20.0	40.0
2	27.7	47.0	57.0	76.9	66.6	60.0	66.6
3	38.8	47.8	57.1	57.1	66.6	38.8	66.6
4	15.4	34.6	33.3	23.0	33.3	35.0	44.4
5	17.2	30.7	30.7	16.0	33.3	39.1	66.6
6	11.1	25.0	44.4	40.0	26.6	18.2	60.0
Global	27.3	43.8	47.7	51.2	54.5	57.6	63.2

Tabla 5.9. Familias y especies de plantas vasculares y pteridofitas de las que se alimentó *Sphenacanthus purpurascens* dentro de la Reserva del Podregal de San Angel durante 1991. La nomenclatura de las especies está basada en Rzedowski (1985) y Valiente-Banuet y De Luna (1990).

AMARANTHACEAE	HYDROPHYLLACEAE
<i>Iresine calca</i> Tuckerm.	<i>Wigandia urens</i> (Ruiz & Pavón) H.B.K.
<i>Iresine celostia</i> L.	
AMARYLLIDACEAE	LABIATAE
<i>Hypoxis decumbens</i> L.	<i>Salvia mexicana</i> L.
<i>Marfeda brachystachya</i> (Cav.) Rose	
ANACARDIACEAE	LEGUMINOSAE
<i>Schinus molle</i> L.	<i>Cologania</i> sp.
	<i>Eysenhardtia polystachya</i> (Ort.) Sarg.
	<i>Phaseolus heterophyllus</i> Willd.
BEGONIACEAE	LOASACEAE
<i>Begonia gracilis</i> H.B.K.	<i>Mentzelia hispida</i> Willd.
COMMELINACEAE	LOGANIACEAE
<i>Tradescantia crassifolia</i> Cav.	<i>Buddleia cortada</i> H.B.K.
	<i>Buddleia parviflora</i> H.B.K.
COMPOSITAE	NYCTAGINACEAE
<i>Baccharis ramulosa</i> (DC.) Gray	<i>Mitrabilis jalapa</i> L.
<i>Dahlia coccinea</i> Cav.	
<i>Eupatorium petiolare</i> Moc.	PLANTAGINACEAE
<i>Gnaphalium canescens</i> DC.	<i>Plantago major</i> L.
<i>Lagascea rigida</i> H.B.K.	
<i>Montanoa tomentosa</i> Cerv.	POLYGONACEA
<i>Senecio praecox</i> DC.	<i>Rumex obtusifolius</i> L.
<i>Stevia salicifolia</i> Cav.	
<i>Stevia ovata</i> Willd.	POLYPODIACEA
<i>Tagetes micrantha</i> Cav.	<i>Polypodium</i> sp.
<i>Verbesina virgata</i> Cav.	
<i>Piqueria trinervia</i> Cav.	RUBIACEAE
CRASSULACEAE	<i>Bouvardia ternifolia</i> Sohl.
<i>Echeverria gibbiflora</i> DC.	
DIOSCOREACEAE	SAPINDACEAE
<i>Dioscorea galeottiana</i> Kunth	<i>Cardiospermum halicacabum</i> L.
EUPHORBIACEAE	SCROPHOLARIACEAE
<i>Acalypha indica</i> var. <i>mexicana</i> (Muell. Arg.) Pax & Hoffm.	<i>Penstemon campanulcus</i> Willd.
GRAMINAE	SOLANACEAE
<i>Rhynchelytrum repens</i> (Willd.) C. E. Hubb.	<i>Solanum</i> sp.
<i>Tripsacum lanceolatum</i> Rupr.	<i>Physalis</i> sp.
	<i>Nicotiana glauca</i> Graham.
	VITACEAE
	<i>Cissus sicyoides</i> L.

Tabla 5.10. Análisis de varianza de dos vías para detectar el efecto de la especie vegetal y la edad de la hoja sobre la dureza foliar.

Fuente	S.C.	C.M.	g l	F	p
Especie	4.489×10^{10}	1.095×10^9	41	610	< 0.0001
Edad	1.733×10^7	8.665×10^6	2	4.8	< 0.008
Interacción	1.558×10^9	1.9×10^7	82	10.6	< 0.0001
Error	3.990×10^{10}	1.795×10^6	3529		
TOTAL	6.562×10^9		3654		

Tabla 5.11. Agrupamiento de las especies vegetales en función de sus diferencias en dureza (KgF/cm²), aplicando la prueba de mínima diferencia significativa de Fisher. Letras diferentes denotan diferencias significativas a $P < 0.05$.

Especie ¹	Dureza foliar (n=30)						Dureza (n=3)		Prueba de Fisher
	jóvenes		intermedias		maduras		promedio		
	x	e.e.	x	e.e.	x	e.e.	x	e.e.	
Mon	461	36	503	59	596	66	520	33	a
Oza	453	63	709	83	501	70	555	64	a b
Mlr	775	86	687	78	639	62	700	32	a b c
Car	717	54	701	84	818	89	745	30	a b c d
Sol	697	50	810	78	790	94	766	77	a b c d
Tra	819	61	919	93	1179	82	972	88	c d
Sai	1080	75	1005	93	1007	84	1031	20	c d e
Clc	874	96	892	90	1355	99	1040	129	c d e f
Gna	1285	85	1026	80	1014	100	1108	72	d e f g
Pha	988	71	1477	62	895	100	1120	148	d e f g h
Pan	1178	103	1070	75	1118	87	1122	25	d e f g h i
Eup	735	77	1324	95	1355	99	1138	165	d e f g h i j
Budc	1081	81	1440	70	1128	103	1216	92	d e f g h i j k
Sto	1405	71	1365	115	897	104	1222	133	e f g h i j k l
Soup	1432	61	1514	76	1316	180	1421	47	e f g h i j k l m
Acn	1347	93	1467	99	1509	85	1441	40	g h i j k l m n
Col	1355	102	1582	75	1401	80	1446	57	g h i j k l m n o
Dio	1109	92	1771	68	1630	84	1503	164	g h i j k l m n o p
Wlg	1838	205	1746	148	1119	161	1568	183	k l m n o p q
Pol	1482	120	1869	209	1584	207	1645	95	m n o p q r
Bac	1495	102	1582	99	1895	200	1657	99	m n o p q r s
Budp	2318	183	1326	148	1497	98	1714	250	m n o p q r s t
Phan	2503	227	1797	216	1335	107	1878	292	u v
Ran	2041	194	1925	177	2447	146	2138	129	u v w
Dah	1536	197	3492	240	1832	250	2287	457	u v w x
Bid	2287	174	2386	152	2748	185	2474	115	v w x y
Pin	2416	214	2324	170	2945	176	2562	158	w x y z
Ire	2060	200	2287	207	3585	220	2644	388	w x y z
Bro	3001	236	3480	157	2613	179	3031	205	z A
Sch	2835	201	3265	202	3001	245	3033	102	z A B
Stev	1580	63	1957	83	1583	70	1707	64	A B C
Var	3781	112	3886	185	2330	236	3333	410	A B C
Penb	2314	283	2445	309	2466	268	2408	71	D
Stes	5954	315	4586	385	4673	302	5064	356	E
Loe	5921	297	5669	326	4673	358	5421	321	F
Bou	9746	256	6555	315	4400	138	6900	1268	G
Lag	8621	260	7588	327	5743	286	7317	687	H
Rhy	6358	454	7372	562	10080	659	7937	907	I
Hyp	9641	333	9180	350	10029	536	9617	200	J
Man	8719	652	11867	699	12703	687	11096	990	K
Tri	14222	408	12107	504	10932	566	12420	786	L
Ech	15316	414	15648	383	15286	435	15417	95	

¹ Clave de las especies vegetales en el Apéndice 3.

Tabla 5.12. Análisis de varianza por estadio de *Sphenarium purpurascens* comparando las especies vegetales trabajadas en laboratorio en función de la preferencia alimenticia. En todos los casos g.l. = 11, 60

Estadio	F	p
1	9.386	< 0.0001
2	9.432	< 0.0001
3	4.153	< 0.0001
4	5.296	< 0.0001
5	2.323	< 0.02
Hembras	1.878	n.s.
Machos	4.761	< 0.0001

5.13). En los dos primeros estadios de desarrollo existe una tendencia de rechazo hacia *Manfreda brachystachya* y *Cissus sicyoides* y una gran aceptación hacia *Eupatorium petiolare*, *Senecio praecox* y *Dahlia coccinea*. El tercer estadio tiene una fuerte tendencia a alimentarse de *D. coccinea* y a rechazar fuertemente a *Manfreda*. Las ninfas del cuarto estadio experimentaron un rechazo hacia *Manfreda* y *C. sicyoides* y una aceptación hacia *E. petiolare* y *Wigandia urens*. La prueba de Tukey no detectó diferencias entre las preferencias que presentó el quinto estadio, aunque *D. coccinea* parece ser la de mayor preferencia y *M. tomentosa* la de menor. Por último, en los machos se observó una mayor preferencia hacia *S. praecox* siendo la especie menos preferida *M. brachystachya*. *Verbesina virgata* se mantuvo con una preferencia media para todos los estados de desarrollo.

Los tiempos de respuesta, es decir, el tiempo en que cada estadio de desarrollo terminó de alimentarse conforme al método establecido se muestran en la Tabla 5.14.

5.9. Preferencias, contenido de agua y dureza foliar.

Aunque en general se encontraron correlaciones negativas entre la dureza y la preferencia alimenticia y de asentamiento en el campo, éstas no fueron significativas (Tabla 5.15).

En cambio, en el laboratorio, para los dos primeros estadios de desarrollo se obtuvo una correlación negativa y significativa entre la preferencia alimenticia y la dureza, no así para los siguientes estadios ninfales y machos adultos, observándose una tendencia negativa. Para las hembras adultas la correlación resultó ser negativa y marginalmente significativa ($r=-0.211$, $gl=70$, $p<0.1$) (Tabla 5.16).

Se obtuvieron los valores de contenido absoluto de agua (CAA) para las especies vegetales más preferidas para alimentación (apéndice 5).

En ninguna fecha de muestreo se registró una correlación significativa entre la preferencia alimenticia o de asentamiento en el campo y el contenido de agua foliar promedio por especie (Tabla 5.17). Sin embargo, la mayoría de las correlaciones son negativas.

En el laboratorio se obtuvo una correlación negativa y significativa entre contenido de agua y preferencia para los estadios 1,3,4 y hembras adultas. (Tabla 5.18).

No se encontró una correlación entre la dureza y el contenido de agua foliar ($r= 0.219$, $gl= 26$, $P> 0.05$).

Tabla 5.13. Agrupamiento de las especies vegetales, según la Prueba de Tukey, en función de las preferencias alimenticias de ninfas y adultos de *S. purpurascens*. Cada columna de asteriscos une promedios que no difieren significativamente entre sí. Clave de las especies vegetales en el apéndice 3.

	Estadio # 1			Estadio # 2			Estadio # 3			Estadio # 4			Estadio # 5			Hembras			Machos		
	sp	Tukey	consumo (% ± e.e.)	sp	Tukey	consumo (% ± e.e.)	sp	Tukey	consumo (% ± e.e.)	sp	Tukey	consumo (% ± e.e.)	sp	Tukey	consumo (% ± e.e.)	sp	Tukey	consumo (% ± e.e.)	sp	Tukey	consumo (% ± e.e.)
(-) Cis	*		0.552 ± 0.50	Cis	*	3508 ± 1.52	Man	*	1694 ± 1.55	Man	*	0.000 ± 0	Man	*	0.000 ± 0	Man	*	0.000 ± 0	Man	*	0.922 ± 0.84
P	Man	**	3695 ± 1.12	Man	*	3685 ± 1.22	Dio	*	2375 ± 2.17	Cis	*	2013 ± 1.84	Exp	*	0.000 ± 0	Wig	*	6615 ± 3.83	Dio	*	1060 ± 0.97
R	Mir	***	6586 ± 3.34	Stu	**	6806 ± 0.49	Sal	*	3384 ± 2.35	Ver	**	3245 ± 2.96	Cis	*	0.000 ± 0	Budc	*	8318 ± 5.66	Mir	*	3459 ± 2.07
E	Stc	****	9149 ± 2.21	Mir	**	9270 ± 0.56	Stc	*	3744 ± 3.42	Stu	***	4636 ± 2.71	Mir	*	0.000 ± 0	Dio	*	8334 ± 5.60	Ver	*	9391 ± 4.45
F	Var	****	11463 ± 1.18	Ver	***	11960 ± 3.08	Mir	*	5125 ± 2.25	Mir	***	7666 ± 3.29	Ver	*	2727 ± 2.49	Var	*	10647 ± 3.78	Wig	*	12435 ± 3.79
E	Wig	****	13114 ± 3.03	Sal	***	12083 ± 5.0	Ver	*	5248 ± 2.25	Dio	***	7923 ± 4.71	Stc	*	6295 ± 2.19	Stu	*	11830 ± 5.24	Sal	*	12615 ± 7.81
R	Budc	****	14070 ± 1.22	Dio	****	16711 ± 3.86	Budc	**	13296 ± 4.10	Budc	***	12649 ± 5.35	Sal	*	7945 ± 3.45	Mir	*	12021 ± 4.51	Budc	*	13812 ± 6.81
E	Sal	****	16148 ± 2.14	Budc	****	16769 ± 2.47	Cis	**	13935 ± 5.06	Dah	****	15763 ± 6.53	Dio	*	9646 ± 4.35	Cis	*	15741 ± 8.66	Stu	*	17581 ± 6.91
N	Dio	****	16184 ± 2.78	Wig	****	19619 ± 2.30	Exp	**	16229 ± 7.49	Sal	****	15877 ± 4.58	Budc	*	10505 ± 5.13	Dah	*	25435 ± 11.40	Cis	**	20918 ± 6.18
C	Dah	***	21307 ± 1.83	Dah	***	24758 ± 2.98	Wig	**	23785 ± 7.31	Somp	***	33390 ± 10.60	Wig	*	11492 ± 4.99	Exp	*	28409 ± 13.63	Dah	**	33643 ± 7.75
I	Somp	**	24507 ± 3.73	Exp	**	27927 ± 3.30	Somp	**	27969 ± 0.75	Exp	**	35927 ± 12.0	Somp	*	21612 ± 13.82	Sal	*	36099 ± 13.49	Exp	**	36179 ± 10.50
A	(+) Exp	*	25921 ± 2.72	Somp	*	32329 ± 2.86	Dah	*	35276 ± 11.09	Wig	*	45683 ± 4.57	Dah	*	28078 ± 8.16	Somp	*	43420 ± 14.26	Somp	*	56146 ± 12.86

Tabla 5.14. Número de chapulines (N) por dispositivo y tiempo de respuesta (h) para cada estadio de desarrollo y sexo en adultos.

estadio	N	h
1	30	3
2	30	1
3	15	1
4	15	1,3
5	10	0,35
hembras	10	0,25
machos	10	0,29

Tabla 5.15. Coeficiente de correlación entre la dureza foliar promedio y las preferencias alimenticias y de asentamiento en el campo (n.s. = no significativa).

Fecha	Alimentación vs. Dureza			Asentamiento vs. Dureza		
	<i>r</i>	g.l.	<i>P</i>	<i>r</i>	g.l.	<i>P</i>
jun	-0.104	87	n.s.	-0.097	87	n.s.
jul	-0.163	84	n.s.	-0.161	84	n.s.
ago	-0.128	52	n.s.	-0.142	52	n.s.
sept	-0.032	71	n.s.	0.042	71	n.s.
oct	-0.208	38	n.s.	-0.162	38	n.s.
nov	0.102	60	n.s.	0.077	60	n.s.
dic	-0.207	28	n.s.	-0.211	26	n.s.

Tabla 5.16. Coeficiente de correlación entre preferencia alimenticia en laboratorio y dureza promedio de hojas intermedias (g.l. = 70, n.s. = no significativa).

Estadio / Sexo	<i>r</i>	<i>P</i>
1	-0.246	<0.05
2	-0.256	<0.05
3	-0.144	n.s.
4	-0.053	n.s.
5	-0.039	n.s.
hembras	-0.211	n.s. (<0.1)
machos	0.078	n.s.

Tabla 5.17. Coeficiente de correlación entre el contenido promedio de agua foliar y las preferencias alimenticias y de asentamiento en el campo (n.s. = no significativas).

Fecha	Alimentación vs. Agua			Asentamiento vs. Agua		
	<i>r</i>	g.l.	<i>P</i>	<i>r</i>	g.l.	<i>P</i>
jun	0.117	64	n.s.	-0.136	64	n.s.
jul	-0.215	66	n.s.	-0.199	66	n.s.
ago	-0.229	48	n.s.	-0.279	48	n.s.
sept	-0.051	59	n.s.	-0.047	59	n.s.
oct	-0.312	34	n.s.	-0.285	34	n.s.
nov	0.006	50	n.s.	0.037	50	n.s.
dic	-0.299	25	n.s.	0.293	25	n.s.

Tabla 5.18. Coeficiente de correlación entre preferencia alimenticia en laboratorio y contenido foliar promedio de agua (g.l. = 70, n.s. = diferencias no significativa).

Estadio / Sexo	<i>r</i>	<i>P</i>
1	-0.3079	<0.05
2	-0.1804	n.s.
3	-0.3869	<0.05
4	-0.5416	<0.05
5	-0.0674	n.s.
hembras	-0.3421	<0.05
machos	-0.1787	n.s.

5.10. Análisis microscópico de los restos fecales.

En las Tabla 5.19 se presentan las características anatómico-estructurales de las 19 especies vegetales utilizadas para la realización de las preparaciones patrón. Las estructuras que se pueden observar en dichas preparaciones son: tricomas, restos de epidermis, xilema, citoplasma, paredes celulósicas, cutina y lignina. En la Figura 5.13 se observan las estructuras vegetales representativas para cada especie de planta.

Con base en los datos obtenidos a partir de estas preparaciones fue posible llevar al cabo la identificación del régimen alimenticio de los chapulines en el campo. En algunos especies el nombre de la estructura vegetal es el mismo, pero existen características que permiten hacer la diferenciación como son: (1) tamaño, (2) número de segmentos, (3) ancho y largo de tricomas, (4) coloración y (5) forma. Por ejemplo, *Stevia* sp. (Figura 5.13.1) y *Montanoa tomentosa* (Figura 5.13.9) presentan epidermis con tricomas simples pluricelulares, pero mientras que la primera se tiñe de color rojo y el tricoma presenta 9 segmentos de tamaño pequeño, la segunda se tiñe de color azul y el tricoma presenta 3 segmentaciones de mayor longitud.

5.11. Régimen alimenticio de los chapulines adultos.

De las 100 preparaciones realizadas, y con base en las estructuras vegetales presentes en las preparaciones patrón, 89 de los 100 chapulines sí se alimentaron de la especie vegetal sobre la cual se posaban en el momento de la colecta, y 11 chapulines no lo hicieron. En la Gráfica 5.1, observamos las especies sobre las que se colectaron los chapulines con mayor frecuencia: *Verbesina virgata* 30%; *Eupatorium petiolare* y *Buddleia cordata* 14%; *Wigandia urens* 13% y el resto el 29%. El 11% de los chapulines no se alimentaron de la especie en que estaban posados, pero sí de las especies aledañas. Por ejemplo, sobre *V. virgata* se encontraron 30 chapulines de los cuales 4 no se alimentaron de ella. En la colecta que se realizó a través del Pedregal se excluyó a la gramínea *Muhlenbergia robusta*, *Opuntia* sp. y *Agave* sp. porque los chapulines no se alimentan de sus estructuras foliares y por lo tanto, no existen preparaciones patrón.

En la colecta dirigida a 7 especies vegetales, se obtuvo que el 100% de los chapulines colectados se alimentaron de la especie sobre la que se les encontró.

Tabla 5.19. Estructuras anatómicas vegetales obtenidas de los restos fecales de chapulines adultos de *Sphenarium purpurascens* en 19 especies de plantas del Pedregal de San Angel.

Figura	especie de planta	aumento	estructuras evidentes
1	<i>Stevia ovata</i>	6.3X	epidermis con tricomas simples pluricelulares
2	<i>Verbesina virgata</i>	6.3X	xilema
3	<i>Dioscorea galeottiana</i>	6.3X	epidermis con tricomas simples pluricelulares
4	<i>Manfreda brachystachya</i>	16X	xilema, epidermis y tricomas simples unicelulares y pluricelulares.
5	<i>Salvia mexicana</i>	6.3X	epidermis con tricomas simples pluricelulares
5	<i>Mirabilis jalapa</i>	6.3X	epidermis; tricomas simples pluricelulares rotos, estomas, se observan cuerpos de taninos libres por lo que no se puede saber de que tejido proceden
6	<i>Senecio praecox</i>	6.3X	epidermis con estomas y xilema
7	<i>Hypoxis documbens</i>	6.3X	epidermis con cuerpos de sílice
8	<i>Wigandia urens</i>	6.3X	epidermis con tricomas simples pluricelulares
9	<i>Montanoa tomentosa</i>	10X	epidermis con tricomas simples pluricelulares
10	<i>Eupatorium petiolare</i>	6.3X	epidermis con tricomas simples pluricelulares y xilema
11	<i>Iresine calea</i>	6.3X	epidermis con tricomas simples pluricelulares espinosos
12,13,14	<i>Dahlia coccinea</i>	6.3X	epidermis, xilema y tricomas simples unicelulares y pluricelulares
15	<i>Eysenhardtia polystachya</i>	6.3X	xilema y epidermis
16	<i>Buddleia cordata</i>	6.3X	epidermis con tricomas ramificados (tipo candelabroforme) fragmentados
17	<i>Bouvardia ternifolia</i>	6.3X	epidermis y xilema
18	<i>Cissus sicyoides</i>	6.3X	epidermis con inclusiones que parecen ser taninos
19	<i>Lagascea rigida</i>	10X	epidermis y xilema
20	<i>Baccharis ramulosa</i>	6.3X	epidermis con algunos tricomas fragmentados

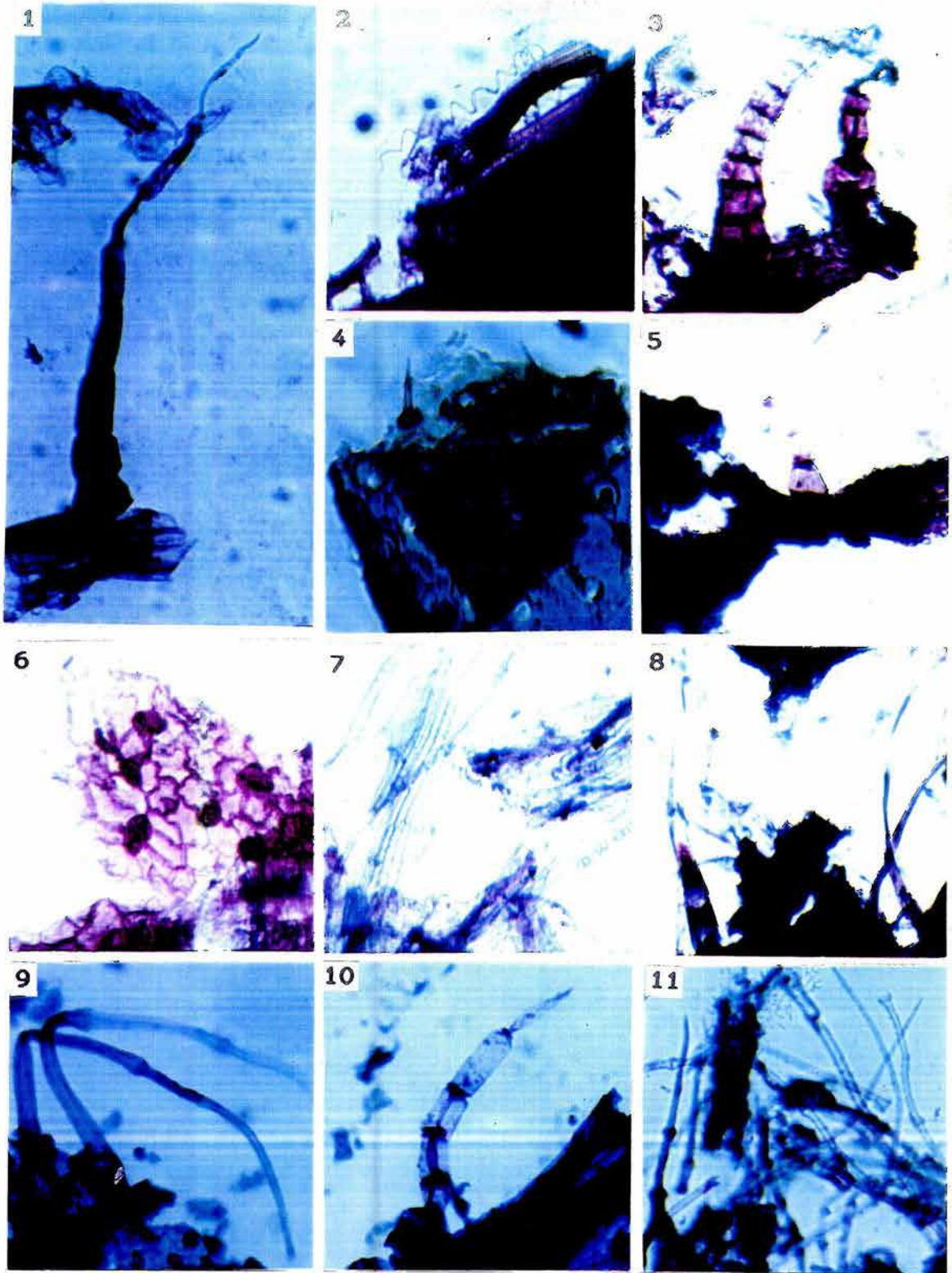


Figura 5.13. Estructuras vegetales de las hojas de 19 especies de plantas consumidas por *Sphenarium purpurascens* en la Reserva del Pedregal de San Angel. El núcleo y las paredes lignificadas se observan de color rojo. Las paredes celulósicas y el citoplasma se observa de color verde. Los núcleos en la epidermis vegetal tiñen de negro y el citoplasma de rosa o verde. Claves en la Tabla 5.20.

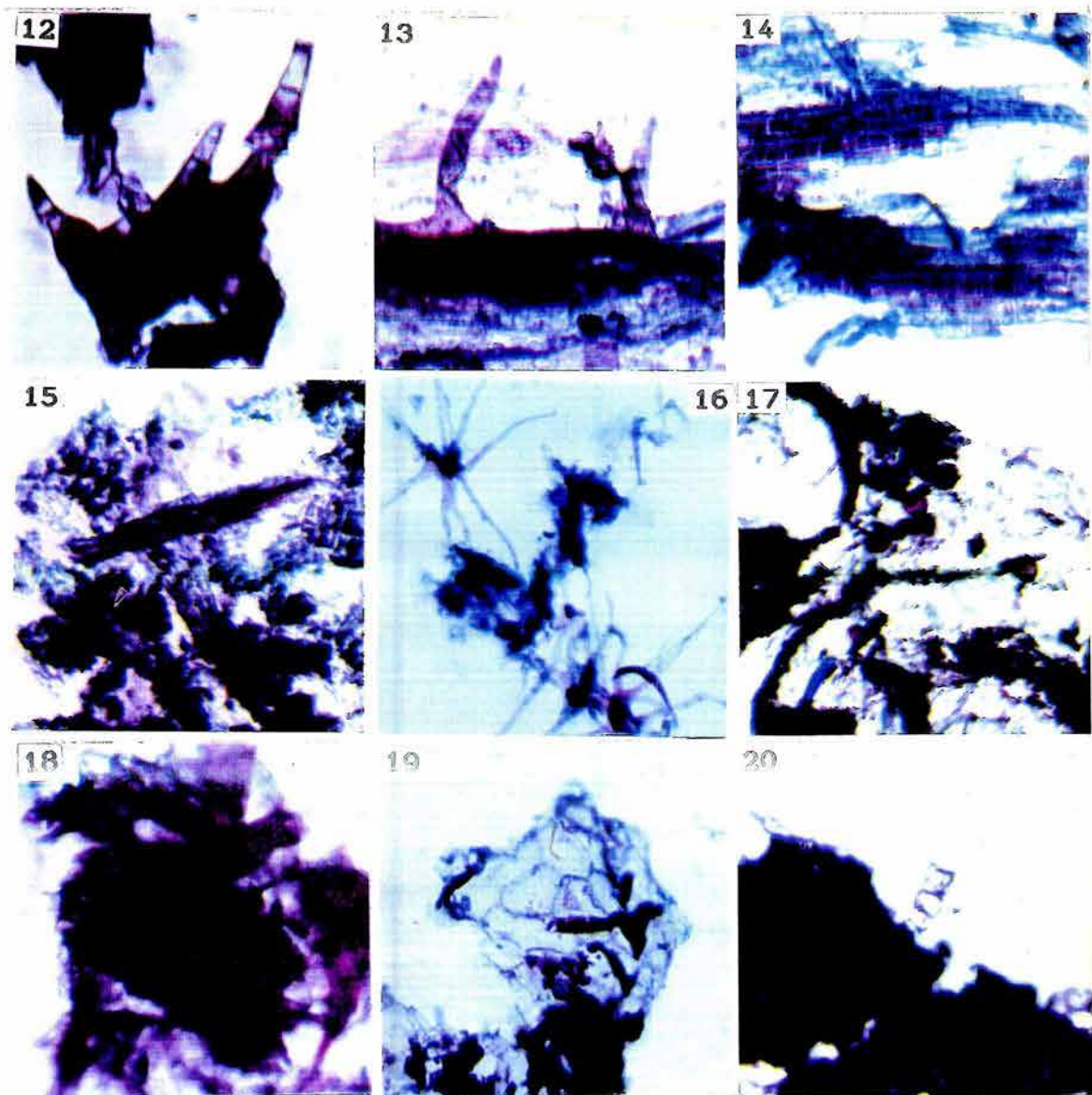
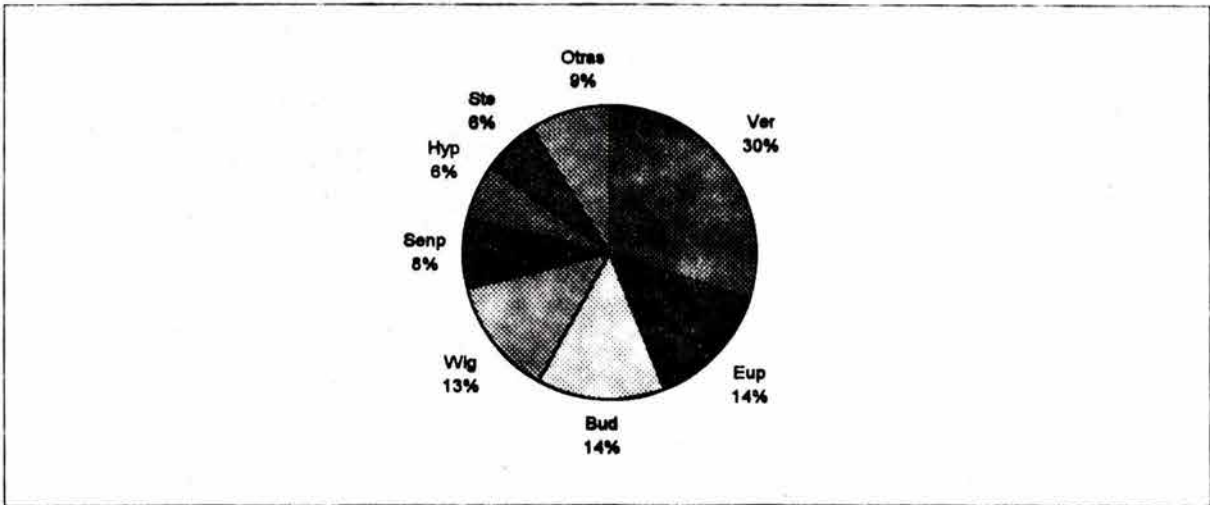


Figura 5.13. (Continuación)



BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGIA
UNAM



Gráfica 5.1. Porcentaje de chapulines alimentándose de la vegetación sobre la cual se encontraron asentados (N= 100). Ver en el apéndice 3 la clave de las especies vegetales.

VI. DISCUSION

6.1. Aspectos metodológicos.

Los estudios realizados en el campo se hicieron en seis sitios que fueron analizados independientemente, debido a que tanto los índices de diversidad y de similitud (Tabla 5.2, 5.3 y 5.4) mostraron diferencias significativas que reflejan que la composición vegetal cambia espacialmente. En este trabajo se decidió no realizar una prueba de t (Zar. 1984) para comparar entre índices de diversidad de los sitios de muestreo, porque nuestros valores de presencia de la especie no fue registrada en número de individuos, sino en volumen.

Se registraron dos tipos de conductas para *S. purpurascens*: la alimenticia y la de asentamiento. La primera era registrada cuando los chapulines presentes en la planta la utilizaban como alimento, lo cual se sustenta en las observaciones realizadas con anticipación acerca del tipo de daño ocasionado a las hojas por los chapulines. La conducta de asentamiento por otro lado, incluía a los organismos que utilizaban a la planta no sólo para alimentarse sino también para otros tipos de actividades como perchar, copular, protegerse o termorregular.

En el presente trabajo se utilizó el análisis microscópico de las excretas de los chapulines después de la técnica de tinción en lugar del análisis microhistológico del contenido estomacal, con lo cual se evitó hacer más de 100 disecciones de chapulines. A través de las preparaciones, es muy claro determinar las estructuras vegetales que distinguen a cada especie vegetal. El método de análisis de excretas es más rápido e igual de eficaz para la determinación del régimen alimenticio. Los datos de las preferencias de asentamiento y de alimentación, se trabajaron en dos formas, primero se analizó el uso (número de chapulines asentándose o alimentándose sobre cada especie vegetal) que *S. purpurascens* hace de las plantas y, posteriormente, se analizó el **índice de preferencia** alimenticia y de asentamiento para cada especie vegetal descrito en los métodos. El índice de preferencia es un parámetro muy confiable ya que pondera el número de chapulines sobre cada especie vegetal respecto al número total de chapulines por sitio de estudio, y a su vez el volumen de la especie vegetal respecto al volumen total del sitio.

6.2. Relación entre preferencia alimenticia y de asentamiento.

En el campo se observó que, a pesar de que *Muhlenbergia. robusta* presenta una alta densidad de chapulines asentados, sus hojas no son utilizadas como alimento. Quizá el alto contenido de sílice en las hojas de esta especie explique parcialmente la nula aceptabilidad, sin embargo, sí es consumida la parte reproductiva (el polen de la espiga) por los chapulines adultos (C. Mendoza & E. Tovar, obs. pers.). Aunque resultó ser una especie muy importante para el asentamiento, los chapulines la utilizaron en todos los sitios durante toda la temporada; observamos en el campo gran cantidad de chapulines sobre *M. robusta* alrededor de las 12 del día, posiblemente para termorregular; en algún momento pueden utilizarla como sitio de refugio ya que, por ejemplo, al intentar atrapar a los chapulines éstos se dejan caer y es muy difícil atraparlos en la base de las hojas de esta planta; además es común observar a los adultos en cópula o en resguardo sobre *M. robusta* (C. Mendoza & E. Tovar, obs. pers.).

Para la realización de las preparaciones patrón, se utilizaron únicamente organismos adultos porque son los que presentan las heces de mayor tamaño y la mandíbula ha alcanzado la talla máxima, y, por lo tanto, hay una mayor posibilidad de que el alimento presente un menor grado de maceración y los fragmentos que se encuentran en las heces sean de un mayor tamaño presentándose estructuras más completas.

La técnica de tinción utilizada tiene la ventaja de que contando con una clave de estructuras vegetales obtenida de los restos fecales, se pueden coleccionar numerosas muestras en diferentes años y ser preservadas para ser examinadas posteriormente.

Con el fin de evitar la contaminación de las preparaciones con estructuras ajenas a hojas (polen, tierra, etc.), se recomienda trabajar con plantas cultivadas en invernadero o limpiar las hojas antes de ofrecérselas a los organismos.

La realización de estas preparaciones se pueden extender a los estadios ninfales, ya que, si se pueden encontrar estructuras vegetales en sus heces, aunque con un mayor grado de maceración. Asimismo, se podría comparar el grado de maceración de las estructuras vegetales para los diferentes estadios de desarrollo, así como realizar colectas en el campo de los diferentes estadios con el fin de saber el uso que hacen de la planta sobre la que se posan.

6.3. Variabilidad espacial y temporal de la conducta de forrajeo de *Sphenarium purpurascens*.

Sphenarium purpurascens presenta un régimen alimenticio generalista, sin embargo, en los muestreos realizados en el campo y en los ensayos de laboratorio, se detectó su preferencia hacia algunas especies vegetales. La preferencia alimenticia varía de un sitio a otro dentro del Pedregal dependiendo de las características de la zona que se estudie, y también existe variación dependiendo del estadio de desarrollo (Figuras 5.1 a 5.6, Apéndice 4). Esta preferencia, no está relacionada con la abundancia relativa de las plantas en el campo (oferta del alimento). El número de especies vegetales utilizadas por *S. purpurascens* como alimento, es bajo en relación al total de especies vegetales del Pedregal, ya que el chapulín se alimenta de 43 especies de plantas pertenecientes a 23 familias (Tabla 5.9), de un total de 301 especies de angiospermas agrupadas en 61 familias en la Reserva del Pedregal de San Angel (Valiente-Banuet & De Luna, 1990). Por medio de las observaciones realizadas en el campo, podemos decir que *S. purpurascens*, se alimenta de algunas especies y rechaza totalmente otras, y que dentro de las especies que consume algunas las prefiere en pequeñas cantidades y otras en grandes cantidades (E. Tovar & C. Mendoza, *obs. pers.*).

El hecho de que *S. purpurascens* sea generalista radica probablemente en su capacidad de diluir compuestos secundarios (Freeland, 1975) y de optimizar el balance de nutrientes (Simpson & Simpson, 1990). También se ha demostrado que algunas especies de chapulines crecen más rápido cuando son capaces de seleccionar entre una gran variedad de alimentos (Lee, 1990).

La preferencia alimenticia de *S. purpurascens* es muy importante para la comunidad vegetal, ya que la selección del alimento podría afectar la composición, diversidad y estructura de la vegetación del Pedregal de San Angel, tal como se ha visto en otras comunidades vegetales (Chapman & Joern, 1990), en donde la diversidad vegetal se ve afectada por la presión de los herbívoros. Se sabe que los rasgos de las plantas que pueden determinar la selección del alimento se agrupan en químicos (contenido nutricional, metabolitos secundarios, contenido de agua) y físicos (tricomas, espinas, tamaño, grosor de la hoja, dureza). De ellos, en este trabajo se dio énfasis a dos características importantes: la dureza y el contenido foliar de agua. La selección del alimento puede verse influida también por aspectos propios de los chapulines como el estadio de desarrollo, factores genéticos y de aprendizaje.

Preferencia → química?

La variación **espacial** en las preferencias alimenticias de *S. purpurascens* dentro de la Reserva puede estar determinada por varios factores. En primer lugar, la Reserva del Pedregal de San Angel es un sitio espacialmente heterogéneo en cuanto a la estructura de la vegetación, la topografía, el microclima y la profundidad del suelo (Cano-Santana, 1994), lo cual afecta la distribución de plantas y animales. La heterogeneidad del sustrato afecta las propiedades físicas y químicas de las especies vegetales, y a su vez afecta la aceptabilidad de las plantas para los chapulines. La distribución diferencial de nutrientes para las plantas conduce a que en ciertos sitios los requerimientos nutricionales de *S. purpurascens* se vean afectados por lo que el chapulín utilizará aquellas plantas que cubran sus necesidades, evitando los compuestos tóxicos. Esto es, si el chapulín está deshidratado, evitará plantas secas, lo cual provocaría que el chapulín sea selectivo hacia plantas con mayor contenido de agua. Si por el contrario el chapulín se encuentra en un lugar donde existe acumulación de agua, el chapulín tenderá a rechazar plantas que contengan alto contenido de este líquido como lo observaron Lewis & Bernays (1985). Algunos chapulines se pueden desplazar hasta 9 m en un lugar (C. Mendoza & E. Tovar, obs. pers.) consumiendo una gran variedad de especies vegetales e ir seleccionando su alimento, lo cual puede estar relacionado con la capacidad de aceptar y rechazar el alimento con base en sus necesidades nutricionales. Algunos autores han comprobado que individuos de una misma población de chapulines presentan diferencias en las preferencias alimenticias (Howard & Bernays, 1991) debido a factores genéticos y de aprendizaje. Cada individuo puede presentar diferentes requerimientos nutricionales en un determinado momento, lo cual hace que la selección del alimento varíe individualmente, ya que si una planta contiene un mayor contenido nutricional necesario para el chapulín en cuestión, éste tenderá a seleccionarla. Los requerimientos nutricionales varían de un estadio de desarrollo a otro, en el campo observamos que existe una distribución diferencial de los estadios de desarrollo y que estos estadios se traslapan temporal y espacialmente (Cano-Santana, 1994; C. Mendoza & E. Tovar, obs. pers.). Lo anterior puede determinar las diferencias espaciales en las preferencias alimenticias de *S. purpurascens* porque si en un sitio nosotros encontráramos por ejemplo, estadios del primero al cuarto, en otro podríamos haber encontrado estadios del primero al tercero.

Por otro lado, la variabilidad en la selectividad **temporal** de *S. purpurascens* hacia ciertas especies de plantas puede deberse a que, en primer lugar, los huevos eclosionan en diferentes tiempos dentro del Pedregal y posiblemente encuentran diferentes tipos y densidades de plantas

durante su desarrollo, como lo indican Howard & Bernays (1991). En la Reserva del Pedregal de San Angel las ninfas de *S. purpurascens* comienzan a eclosionar a principios de la época de lluvia coincidiendo con el inicio del ciclo de la mayoría de las especies vegetales anuales como *Stevia* sp. y *Dahlia coccinea* que no escapan al ataque de los herbívoros, más aún, *S. purpurascens* prefiere alimentarse de algunas de ellas como vimos en los resultados de preferencia alimenticia (Tabla 5.7), lo anterior puede deberse a que las plantas anuales, en general, invierten poca de su energía en la producción de metabolitos secundarios durante su ciclo de vida (Cates & Orians, 1975; Rhoades & Cates, 1976), lo cual las hace más vulnerables al ataque de *S. purpurascens*.

Otra posible explicación de las variaciones temporales de las preferencias alimenticias es el hecho de que los requerimientos nutricionales y la capacidad para alimentarse son diferentes para los primeros estadios de desarrollo que para el quinto estadio y adultos, especialmente las hembras reproductivas o grávidas (Chapman & Joern, 1990). En este trabajo se encontró que todos los estadios ninfales de desarrollo, presentan preferencias alimenticias hacia determinadas especies vegetales, y en los adultos sólo las hembras de *S. purpurascens* no presentaron preferencias alimenticias (Tabla 5.16). Lo anterior puede deberse a que las hembras presentan ciertos requerimientos nutricionales, especialmente cuando son hembras grávidas y en algunos casos, se ha visto que si un chapulín se alimenta de una gran variedad de especies vegetales, puede satisfacer estos requerimientos nutricionales (Simpson *et al.*, 1988; Chapman & Joern, 1990; Lee, 1990) y, por lo tanto, al alimentarse de una gran variedad de especies vegetales, no se observan preferencias alimenticias. Esto puede deberse a que este estadio es crucial en la vida del insecto ya que deben abastecerse de los nutrientes necesarios para procrear su descendencia. Lo anterior se traduce en un gasto de energía muy grande para las hembras, algo similar esperaríamos que suceda en el quinto estadio de desarrollo, ya que al pasar al estado adulto tendrá que hacer uso de las reservas para madurar sexualmente lo cual requiere de un gran gasto de energía.

El ámbito alimenticio global de *S. purpurascens* va en aumento conforme avanza la temporada (Tabla 5.8), lo cual nos indica que, los individuos se tornan más generalistas conforme avanza su ciclo de vida. Esto puede deberse a: (1) que las características físicas de los chapulines van cambiando, en especial las características mandibulares, (2) conforme avanza la temporada hay una reducción en la riqueza y abundancia de especies vegetales y (3) posiblemente el hecho de que *S. purpurascens* esté en contacto con muchas especies vegetales durante su desarrollo ninfal

incrementa la aceptabilidad de nuevas especies vegetales durante su fase adulta (Howard & Bernays, 1991).

El ámbito alimenticio también juega un papel importante en la selección temporal del alimento. Se esperaría que estadios más desarrollados fueran más generalistas, y por lo tanto, no presentarían diferencias significativas en sus preferencias, ya que las características mandibulares les permiten tener acceso a plantas con mayor dureza y pubescencia y, además, cuando *S. purpurascens* alcanza estos últimos estadios coincide con una baja en la densidad de las especies anuales y una mayor presencia de especies perennes que probablemente presentan mayores defensas, tanto físicas como químicas, contra el ataque de herbívoros.

Los experimentos realizados en laboratorio muestran que los primeros 4 estadios ninfales y los machos sí presentan preferencias alimenticias (Tabla 5.15), pero en los dos primeros estadios de desarrollo existe una clara preferencia por las hojas de *Eupatorium petiolare* y *Senecio praecox*, y un rechazo hacia las hojas de *Cissus sicyoides* (Tabla 5.16). En contraste, en el quinto estadio y machos existe preferencia, pero es casi igual para todas las especies.

La dureza foliar y el contenido de agua en este trabajo no son factores que ayuden a explicar las preferencias alimenticias de los chapulines, aunque existe entre ellas una tendencia a estar correlacionadas positivamente.

Las correlaciones entre dureza y preferencias alimenticias en laboratorio muestran que los dos primeros estadios de desarrollo y probablemente las hembras de *S. purpurascens*, tienden a preferir las plantas suaves y a rechazar las duras. Por otro lado, en los demás estadios de desarrollo la preferencia no está correlacionada con la dureza, podemos decir que a partir del tercer estadio de desarrollo la dureza no parece ser importante para la selección del alimento, tal vez porque las mandíbulas de estos chapulines ya pueden masticar hojas que presentan una mayor dureza, y en el caso de las hembras puede deberse a que evitan problemas de carga de agua (Mordue & Hill, 1970 en Chapman & Joern, 1990).

En las correlaciones entre dureza foliar e índice de preferencia alimenticia en el campo obtuvimos correlaciones negativas, es decir, con una tendencia a alimentarse de hojas suaves que son las que presentan un menor contenido de agua, aunque son no significativas, esto puede deberse a que en 1991 de mayo a octubre la precipitación fue muy alta (Figura 2.2), y las plantas

presentaban un alto contenido de agua, provocando que al ingerirlas, los chapulines se hidraten y en su próxima toma de alimento el chapulín busque plantas con bajo contenido de agua y poca dureza.

Una característica importante en las plantas es el contenido foliar de agua, ya que es considerado como un elemento limitante para los herbívoros (Chapman, 1977; Bernays & Chapman, 1978; Lewis & Bernays, 1985). Algunos autores sugieren que la principal fuente de agua para los herbívoros radica en las especies vegetales de las que se alimentan. En el laboratorio se obtuvieron correlaciones significativas y negativas entre contenido de agua y preferencia alimenticia sólo para los estadios 1, 3, 4 y hembras, y en el campo no se obtuvieron correlaciones negativas significativas. Al parecer los primeros estadios de desarrollo y probablemente las hembras de *S. purpurascens* prefieren alimentarse de plantas con poco contenido de agua (Tablas 5.13 y 5.14), algo similar ocurre con la dureza como se analizó con anterioridad.

6.4. Preferencia de asentamiento de *Sphenarium purpurascens*.

Los lugares de asentamiento son muy importantes para la vida de los chapulines, ya que sobre éstos termorregulan, escapan de depredadores, se protegen, en el caso de los adultos, buscan pareja, copulan y se perchan. Algunas especies vegetales son utilizadas sobre todo como lugar de asentamiento, tal es el caso de *Muhlenbergia robusta*, *Opuntia* sp., y *Manfreda brachystachya* (Figuras 5.7 a 5.12). Estas preferencias varían espacial y temporalmente, lo cual puede deberse principalmente a la variación espacial y temporal de la estructura de la vegetación.

Las especies perennes juegan un papel importante en la alimentación y asentamiento de *S. purpurascens*, ya que en los últimos tres meses del año, cuando el número de plantas herbáceas se ha reducido y el ámbito alimenticio global del chapulín va en aumento, se incrementan los índices de preferencia hacia estas plantas. Observaciones realizadas en campo muestran agregaciones de chapulines adultos atacando las últimas plantas verdes, con un gran daño aparente para el follaje de la planta, como por ejemplo, *Senecio praecox* (C. Mendoza & E. Tovar, obs. pers.)

Simpson (1982a,b) encontró que las ninfas comen progresivamente más durante los días sucesivos hacia los estadios medios y mucho más en las fases adultas, lo anterior concuerda con nuestros resultados de preferencia alimenticia en el laboratorio.

Debido a los altos niveles de daño que causa *S. purpurascens* a la vegetación y por ser el principal herbívoro de la Reserva del Pedregal durante la temporada de lluvias, se puede considerar

como una especie clave dentro de la organización de esta comunidad, ya que si fuera eliminado de la Reserva se esperaría que la diversidad y la dominancia de las especies vegetales se viera afectada. Por esta razón, probablemente el siguiente nivel trófico también sería afectado. Por esto se considera necesario continuar evaluando el efecto que ejerce *S. purpurascens* sobre la comunidad vegetal.

VII. CONCLUSIONES

1. *Sphenarium purpurascens* es un herbívoro generalista que se alimenta de más de 43 especies de plantas agrupadas en 24 familias en la Reserva del Pedregal de San Angel.
2. Los chapulines no se distribuyen aleatoriamente sobre la vegetación. Existen preferencias de alimentación hacia el follaje de *Senecio praecox*, *Dahlia coccinea* y *Eupatorium petiolare* en laboratorio, y de *Verbesina virgata*, *D. coccinea*, *Stevia ovata* y *Buddleia cordata* en el campo.
3. Las preferencias y el ámbito alimenticio varían de acuerdo al estadio de desarrollo. El segundo se incrementa en función de la edad del chapulín
4. Aparentemente las hembras son menos selectivas que los machos adultos y que las ninfas.
5. El uso de la vegetación por parte de los chapulines como alimento o sitio de asentamiento varía espacial y temporalmente
6. La dureza está relacionada con las preferencias alimenticias de los chapulines de los dos primeros estadios ninfales, posiblemente debido a las características de las mandíbulas
7. Los chapulines prefirieron alimentarse de hojas que contenían un bajo contenido de agua.
8. El sitio de asentamiento es un indicador casi seguro de alimentación, pues el 95% de los chapulines adultos se alimentan de la especie vegetal sobre las que se les encuentra asentados, sin considerar a aquellos que se asientan sobre *Muhlenbergia robusta*, *Opuntia* sp. y *Agave* sp.

VIII. LITERATURA CITADA

- Abisgold, J.D. & S.J. Simpson. 1987. The physiology of compensation by locusts for changes in dietary protein. *J. Exp. Biol.* 129:329-346.
- Alvarez, F.J., J. Carabias, J. Meave, P. Moreno-Casasola, D. Nava, F. Rodríguez, C. Tovar & A. Valiente. 1982. *Proyecto para la creación de una reserva en el Pedregal de San Angel*. Laboratorio de Ecología, Facultad de Ciencias, UNAM, México. 49 p.
- Anderson, R.V., C.R. Tracy & Z. Abramsky. 1979. Habitat selection in two species of short-horned grasshoppers. The role of thermal and hydric stresses. *Oecologia* 38:359-374.
- Bazely, D.R. & R.L. Jeffries. 1986. Changes in composition and standing crop of salt marsh communities in response to removal of a grazer. *J. Ecol.* 74:693-706.
- Bell, J.W. 1991. *Searching behaviour. The Behavioural Ecology of Finding Resources*. Chapman and Hall, Londres. 358 p.
- Ben Halima, T., Y. Gillon & A. Louveaux. 1984. Utilisation des ressources trophiques par *Diciostaurus maroccanus* (Thunberg, 1815) (Orthoptera: Acrididae). Choix des espèces consommées en fonction de leur valeur nutritive. *Acta Oecol.: Oecol. Gen.* 5: 383-406.
- Ben Halima, T., Y. Gillon & A. Louveaux. 1985. Spécialisation Trophique individuelle dans une population de *Diciostaurus maroccanus* (Orthoptera: Acrididae). *Acta Oecol.: Oecol. Gen.* 6:17-24.
- Bernays, E.A. 1982. The insect on the plant a closer look. pp. 3-17. In: Visser J. H. & A.K. Minks (eds.). *Proceedings of the Fifth International Symposium on Insect-Plant Relationships*. Pudoe, Wageningen.
- Bernays, E.A. & K.L. Bright. 1991. Dietary mixing in grasshoppers: switching induced by nutritional imbalances in foods. *Entomol. Exp. Appl.* 61:247-253.
- Bernays, E.A. & R.F. Chapman. 1970a. Food selection by *Chorthippus parallelus* (Zett) (Orthoptera: Acrididae) in the field. *J. Anim. Ecol.* 39:383-394.
- Bernays, E.A. & R.F. Chapman. 1970b. Experiments to determine the basis of food selection by *Chorthippus parallelus* (Zett) (Orthoptera: Acrididae) in the field. *J. Anim. Ecol.* 39:761-776.
- Bernays, E.A. & R.F. Chapman. 1974. The regulation of food intake by acridids. pp. 48-59. In: Barton-Brown (ed.). *Experimental Analysis of Insects Behaviour*. Springer-Verlag, Nueva York.

- Bernays, E.A. y R.F. Chapman. 1978. Plant chemistry and acridoid feeding behaviour. pp. 99-141. In: Harborne, J.B. (ed.). *Biochemical Aspects of Plant and Animal Coevolution*. Academic Press, Nueva York.
- Bernays, E.A. y J. C. Lee. 1988. Food aversion learning in the polyphagous grasshopper *Schistocerca americana*. *Physiol. Entomol.* 13:131-137.
- Bernays, E.A. y A.C. Lewis. 1986. The effect of wilting on palatability of plants to *Schistocerca gregaria*, the desert locust. *Oecologia* 70:132-135.
- Bernays, E.A. y D. Raubenheimer. 1991. Associative learning in grasshoppers: changes in acceptability of different plant secondary compounds associated with low levels of dietary protein. *J. Insect Behav.*
- Bernays, E.A. y S.J. Simpson. 1982. Control of food intake. *Adv. Insect Physiol.* 16:59-118.
- Beutelspacher, C. 1972. La familia Sphingidae (Insecta: Lepidoptera) en el Pedregal de San Angel, D.F. México. *An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México.* 1:17-24.
- Blaney, W.M., C. Winstanley y M.S.J. Simmonds. 1985. Food selection by locusts: an analysis of rejection behaviour. *Entomol. Exp. Appl.* 38:35-40.
- Boys, H.A. 1981. Food selection by *Oedaleus senegalensis* (Orthoptera: Acrididae) in grassland and millet fields. *Entomol. Exp. Appl.* 24:78-86.
- Bower, W.S., T. Ohta, J.S. Cleere y P.A. Marsella. 1976. Discovery of insect antijvenile hormones in plants. *Science.* 193:542-547.
- Cain, M.L., W.P. Carson. y R.B. Root. 1991. Long-term suppression of insect herbivores increases the production and growth of *Solidago altissima* rhizomes. *Oecologia* 88: 251-257.
- Cano-Santana, Z. 1987. Ecología de la relación entre *Wigandia urens* (Hydrophyllaceae) y sus herbívoros en el Pedregal de San Angel, D.F. (México). Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 157 p.
- 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. Unidad Académica de los Ciclos Profesionales y Posgrado del CCH/Centro de Ecología, UNAM, México. 198 p.
- Cano-Santana, Z. y K. Oyama. 1992. Variation in leaf pubescence of *Wigandia urens* (Hydrophyllaceae) and its implications for herbivory. *Oecologia* 92:405-409.
- Cano-Santana, Z. y K. Oyama. 1994. Ambito de hospederos de tres especies de insectos herbívoros de *Wigandia urens* (Hydrophyllaceae). *Southwest. Entomol.* 19:167-172.

- Capinera, J.L. y T.S. Sechrist. 1982. Grasshopper (Acrididae)- just plant associations: response of grasshopper populations to cattle grazing intensity. *Can. Entomol* 114:1055-1062.
- Carpenter, R.C. 1986. Partitioning herbivory and its effects on coral reef algae. *Ecol. Monogr.* 56:345-363.
- Carpenter, S.R. y J.F. Kitchell. 1988. Consumer control of lake productivity. *BioScience* 38:764-769.
- Caswell, H. 1978. Predator-mediated coexistence. *Am. Nat.* 112:127-154.
- Cates, R.G. y G.H. Orians. 1975. Successional status and the palatability of plants to generalized herbivores. *Ecology* 56: 410-418.
- Cates, R.G. y D.F. Rhoades. 1977. *Prosopis* leaves as a resource for insects. pp. 61-83. In: Simpson, B.B. (de.). *Mesquite*. Dowden, Hurchinson and Ross, Stroudsberg, Pennsylvania.
- Champagne, D. y E.A. Bernays. 1991. Phytosterol unsuitability as a factor mediating food aversion learning in the grasshopper *Schistocerca americana*. *Physiol. Entomol.* 16:391-400.
- Chandra, S. y G. Williams. 1983. Frequency-dependent selection in the grazing behaviour of the desert locust *Schistocerca gregaria*. *Ecol. Entomol.* 3:13-21.
- Chapman, R.F. 1974. The chemical inhibition of feeding by phytophagous insects: A review. *Bull. Ent. Res.* 64:339-363.
- Chapman, R.F. 1977. The role of the leaf surface in food selection by acridids and other insects. *Coll. Inter. C.N.R.S.* 265:133-149.
- Chapman, R.F. y A. Joern. 1990. *Biology of Grasshoppers*. John Wiley y Sons, Nueva York. 562 p.
- Chappell, M.A. 1983. Metabolism and thermoregulation in desert and montane grasshoppers. *Oecologia* 56:126-131.
- Chesson, P. 1985. Coexistence of competitors in spatially and temporally varying environments: a look at the combined effects of different sorts of variability. *Theor. Popul. Biol.* 28:263-287.
- Chesson, P. y Huntly, N. 1988. Community consequences of life history traits in a variable environment. *Ann. Zool. Fenn.* 25:5-16.
- Clark, E.J. 1948. Studies in the ecology of British grasshopper. *Trans. R. Ent. Soc. Lond.* 99:173-222.

- Coley, P.D. 1980. Effects of leaf age and plant life history patterns on herbivory. *Nature* 284:545-546.
- Coley, P.D. 1983. Herbivore and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecol. Monogr.* 53:209-233.
- Coley, P. D., J.P. Bryant y F.S. Chapin III. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230:895-899.
- Cottam, D.A. 1985. Frequency-dependent grazing by slugs and grasshoppers. *J. Ecol.* 73:925-933.
- Crawley, M.J. 1983. *Herbivory. The Dynamics of Animal-Plant Interaction.* Studies in Ecology No. 10. Blackwell Sci. Pub., Oxford. 437 p.
- Crawley, M.J. 1989. The relative importance of vertebrate and invertebrate herbivores. pp.: 45-71. In: Bernays, E.A. (ed.). *Insect- Plant Interactions.* Vol. I. DRT Boca Raton.
- Cueva-Del Castillo, R. 1994. Protandria y Conducta de Apareamiento en *Sphenarium purpurascens*. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 56 p.
- Dadd, R.H. 1985. Nutrition: organisms. pp.: 313-390. In: Kerkut, G.A. y L. Gilbert (eds.). *Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology.* Pergamon, Oxford.
- Day, T.A. y J.K. Detling. 1990. Grassland patch dynamics and herbivore grazing preference following urine deposition. *Ecology* 71:1068-1077.
- Dayton, P.K. 1971. Competition, disturbance, and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecol. Monogr.* 41:351-389.
- Denno, F.R. y S.M. McClure. 1983. *Variable Plants and Herbivores in natural and managed systems.* Academic Press. U.S.A. 717 p.
- Dirzo, R. 1984. Herbivory: a phytocentric overview. Págs.: 141-165. In: Dirzo, R y J. Sarukhán (eds.). *Perspectives on Plant Population Ecology.* Sinauer, Sunderland, Massachussets.
- Dixon, A.F.G. 1970. pp.: 135-175. Watson (ed.). In: *Animal Population in Relation to Their Food Resources.* Br. Ecol. Soc., London.
- Dolinger, P.M., P.R. Ehrlich, W.L. Fitch y D.E. Breedlove 1973. Alkaloid and predation patterns in Colorado lupine populations. *Oecologia* 13:191-204.
- van Emden, H.F. 1973. *Insect plant relationships.* Halstead Press. New. York. 213.p.

- Esau, K. 1985. *Anatomía vegetal*. Omega, Barcelona. 779 p.
- Feeley, P. 1970. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology* 51: 565-581.
- Feeny, P. 1976. Plant apparency and chemical defense. *Recent Adv. Phytochem.* 10:1-40.
- Fletcher, W.J. 1987. Interactions among subtidal Australian sea urchins, gastropods and algae: effects of experimental removals. *Ecol. Monogr.* 57:89-109.
- Freeland, W.J. 1975. Feeding behavior of the Australian acridid *Valanga irregularis*. *Entomol. exp. appl.* 18:281-289.
- Fritz, S. R. y L.E. Simms. 1992. *Plant Resistance to Herbivores and Pathogens. Ecology, Evolution and Genetics*. University of Chicago Press. Chicago. 590 p.
- Gangwere, S.K. 1961. A monograph on food selection in Orthoptera. *Trans. Amer. Ent. Soc.* 87:67-230.
- García, E. 1964. *Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana)*. Instituto de Geografía, UNAM, México. 71 p.
- Gibson, D.J., C.C. Freeman y L.C. Hulbert. 1990. Effects of small mammal and invertebrate herbivory on plant species richness and abundance in tallgrass prairie. *Oecologia* 84:169-175.
- Gibson, R.W. 1971. Glandular hairs providing resistance to aphids in certain wild potato species. *Annals of Applied Biology.* 68: 113-119.
- Gordon, M.J., R.M. Crawley y M.P. Hassell. 1982. Variability in the abundance of animal and plant species. *Nature* 269: 245-248.
- Harper, J.L. 1969. The role of predation in vegetational diversity. *Brookhaven Symposia in Biology of Plants* 22:48-62.
- Hay, M.E. 1985. Spatial patterns of herbivore impact and their importance in maintaining algal species richness. *Proc. Fifth. Intl. Coral Resef Cong.* 4:29-34.
- Heidorn, T.J. y A. Joern. 1987. Feeding preference and spatial distribution of grasshopper (Acrididae) in response to nitrogen fertilization of *Calamovilfa longifolia*. *Funct. Ecol.* 1:369-376.
- Hellmuth, E.O. 1970. Measurement of leaf water deficit with particular reference to the whole leaf method. *J. Ecol.* 58: 409-417.

- Herrera, L. 1983. Síntesis ecológica de la Cuenca de México. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 138 p.
- Holt, R.D. 1977. Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. *Theor. Popul. Biol.* 12:197-229.
- Holt, R.D. 1984. Spatial heterogeneity, indirect interactions, and the coexistence of prey species. *Am. Nat.* 124:377-406.
- Howard, J.J. y A.E. Bernays. 1991. Effects of experience on palatability hierarchies of novel plants in the polyphagous grasshopper *Schistocerca americana*. *Oecologia* 87:424-428.
- Huntly, N.J. 1987. Effects of refuging consumers on subalpine vegetation. *Ecology* 68:274-283.
- Huntly, N.J. 1991. Herbivores and the dynamics of communities and ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 22:477-503.
- Isely, F.B. 1938a. The relations of Texas Acrididae to plants and soils. *Ecol. Monogr.* 8: 551-604.
- Isely, F.B. 1938b. Survival value of acridian protective coloration. *Ecology* 19: 370-389.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Am. Nat.* 104:501-527.
- Joern, A. 1979a. Feeding patterns in Grasshoppers (Orthoptera: Acrididae): Factors influencing diet specialization. *Oecologia* 38:325-347.
- Joern, A. 1979b. Resource utilization and community structure in assemblages of arid grassland grasshoppers (Orthoptera: Acrididae). *Trans. Am. Entomol. Soc.* 105: 253-300.
- Joern, A. 1982. Distribution, densities, and relative abundances of grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) in a Nebraska sandhills prairie. *J. Range Manage.* 36: 793-797.
- Joern, A., R. Mitschler y H. O. Leary. 1986. Activity and time budgets of three grasshopper species (Orthoptera: Acrididae) from a sandhills grassland. *J. Kans. Entomol. Soc.* 59: 1-6.
- Karban, R. y J.H. Myers. 1989. Induced plant responses to herbivory. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 20:331-348.
- Kaufmann, T. 1965. Biological studies on some Bavarian Acridoidea (Orthoptera) with special reference to their feeding habits. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 37:47-67.

- Kevan, D.K. 1977. The american Pyrgomorphidae. *Rev. Soc. Ent. Argentina* 36: 3-28.
- Krebs, C.J. 1978. *Ecology. The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. Harper and Row, Nueva York. 678 p.
- Kulman, H.M. 1971. Effects of insects defoliation on growth and mortality of trees. *Annu. Rev. Entomol.* 16: 289-324.
- Landa, K. y D. Rabinowitz. 1983. Relative preference of *Arphia sulphurea* (Orthoptera: Acrididae) for sparse and common prairie grasses. *Ecology* 64:392-395.
- Lee, J.C. 1990. Processes involved in dietary mixing by the grasshopper *Schistocerca americana*. Ph D. Thesis. Department of Entomology, University of California, Berkeley.
- Lee, J.C. y E.A. Bernays. 1988. Declining acceptability of a food plant for the polyphagous grasshopper *Schistocerca americana* (Drury)(Orthoptera: Acrididae): the role of food aversion learning. *Physiol. Entomol.* 13:291-301.
- Lee, J.C. y E.A. Bernays. 1990. Food tastes and toxic effects: associative learning by the polyphagous grasshopper *Schistocerca americana* Drury (Orthoptera: Acrididae). *Anim. Behav.* 39:163-178.
- Levin, D.A. 1971. Plant phenolics: an ecological perspective. *Am. Nat.* 105:157-181
- Lewis, A.C. 1982. Leaf wilting alters a plant species ranking by the grasshopper *Melanoplus differentialis*. *Ecol. Entomol.* 7:391-395.
- Lewis, A.C. 1984. Plant quality and grasshopper feeding: effect of sunflowers condition on preference and performance in *Melanoplus differentialis*. *Ecology* 65:836-843.
- Lewis, A.C. y E.A. Bernays. 1985. Feeding behavior: selection of both wet and dry food for increased growth in *Schistocerca gregaria* nymphs. *Entomol. exp. appl.* 37:105-112.
- Lewis, S.M., J.N. Norris y R.B. Searles. 1987. The regulation of morphological plasticity in tropical reef algae by herbivores. *Ecology* 68:636-641.
- Locquin, M. y M. Langeron. 1985. *Manual de Microscopía*. Labor, Barcelona. 373 p.
- Lubchenco, J. 1978. Plant species diversity in a marine intertidal community: importance of herbivore food preference and algal competitive abilities. *Am. Nat.* 64:1116-1123.
- Magurran, A.E. 1988. *Ecological Diversity and its Measurement*. Princeton University Press, Nueva Jersey. 179 pp.
- Martin, M.M. 1983. Cellulose digestion in insects. *Comp. Biochem. Physiol.* 75A:313-324.
- Martínez, P.E.Z., 1994. *Manual General de Técnicas Histológicas y Citoquímicas*. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 127 p.

- Mattson, J.W. y D. N. Addy. 1975. Phytophagous insects regulators of forest primary production. *Science* 190:515-522.
- Maugh II, T.H. 1982. Exploring plant resistance to insects. *Science* 216:722-723.
- McFarlane, J.H. y A.J. Thorsteinson. 1980. Development and survival of the two striped grasshopper, *Melanoplus bivittatus* (Say)(Orthoptera: Acrididae) on various single and multiple plant diets. *Acrida* 9:63-76.
- McKey, D., P.G. Waterman, C.N. Mbi, J.S. Gartlan y T.T. Struhsaker. 1978. Phenolic content of vegetation in two african rain forest: ecological implications. *Science* 202:61-64.
- McKinlay, K.S. 1981. The importance of dry plant material in the diet of the grasshopper *Melanoplus sanguinipes* (Orthoptera: Acrididae). *Can. Entomol* 113:5-8
- McNaughton, S.J. 1983. Serengeti grassland ecology: the role of composite environmental factors and contingency in community organization. *Ecol. Monogr.* 53:291-320.
- McNaughton, S.J. 1985. Ecology of a grazing ecosystem: the Serengeti. *Ecol. Monogr.* 55:259-294.
- Méndez, D.R. y J. Montoya. 1993. "Los chapulineros": colecta, preparación, y consumo del chapulín *Sphenarium purpurascens* Charpentier (Orthoptera: Acrididae). Págs.: 38-39. In: J. Valenzuela y L. Delgado (eds.). *Resúmenes. XXVIII Congreso Nacional de Entomología*, Cholula, Puebla, México.
- Miller, R.J. y A.T. Miller. 1986 *Insect-plant interactions*. Springer-Verlag, Nueva York, 342 p.
- Milton, K. 1979. Factors influencing leaf choice by howler monkeys: a test of some hypothesis of food selection by generalist herbivores. *Am. Nat.* 114: 362-378.
- Mulkern, G.B. 1967. Food selection by grasshopper. *Annu. Rev. Entomol.* 12:59-78.
- Mulkern, G.B. 1972. The effects of preferred food plants of distribution and numbers of grasshoppers. Págs.:215- 218. In: Hemming, C.F. y T.H. Taylor (eds.). *Proceedings of the International Study Conference on the Current and Future Problems of Acridology*. Center for Overseas Pest Research, Londres.
- Mulkern, G.B., D.R. Toczek y M.A. Brusven. 1964. *Biology and ecology of North Dakota grasshoppers. II. Food habits and preference of grasshoppers associated with the sand hill prairie*. North Dakota Agricultural Experiment Station Research Report II, Fargo.

- Mulkern, G.B., K.P. Pruess, H. Knutson, A.F. Hagen, J.B. Campbell, y J.D. Lambley. 1969. Food habits and preferences of grassland grasshopper of the North Central Great Plains. *Bull. N.D. Agr. Exp. Sta. Bull.* 481.
- Noy-Mier, I. 1981. Theoretical dynamics of competitors under predation. *Oecologia* 50:277-284.
- Otte, D. 1976. Species richness patterns of New World desert grasshoppers in relation to plant diversity. *J. Biogeogr.* 3:197-209.
- Otte, D. y A. Joern. 1977. On feeding patterns in desert grasshoppers and the evolution of specialized diets. *Proc. Acad. Nat. Sci. Phil.* 128:89-126.
- Oyama, K., Z. Cano-Santana y S. Careaga. 1994. Estudios sobre la interacción herbívoro-planta en el Pedregal de San Angel, D.F. In: Rojo, A. (comp.). *Reserva Ecológica "El Pedregal" de San Angel: Ecología, Historia Natural y Manejo*. U.N.A.M., México.
- Papaj, D.R. y R.J. Prokopy. 1989. Ecological and evolutionary aspects of learning in phytophagous insects. *Annu. Rev. Entomol.* 34:315-350.
- Parker, M. A. 1984. Local food depletion and the foraging behaviour of a specialist grasshopper, *Hesperotettix viridis*. *Ecology* 65:824-835.
- Parker, M.A. y R.B. Root. 1981. Insect herbivores limit habitat distribution of a native composite, *Machaeranthea canescens*. *Ecology* 62:1390-1392.
- Power, M.E., A.J. Stewart y W.J. Matthews. 1988. Grazer control of algae in an Ozark mountain stream: effects of short-term exclusion. *Ecology* 69:1894-1898.
- Price, P.W., C.E. Bouton, P. Gross, B.A. McPheron y J.N. Thompson. 1980. Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 11:41-65.
- Quinn, A.M. y D.D. Walgenbach. 1990. Influence of grazing history on the community structure of grasshopper of a mixed-grass prairie. *Environ. Entomol.* 19:1756-1766.
- Raupp, M.J. y R.F. Denno. 1983. Leaf age as a predictor of herbivore distribution and abundance. Págs.: 91-142. In: Denno, R.F. y McClure (eds.). *Variable Plants and Herbivores in Natural and Managed Systems*. Academic Press, Nueva York.
- Reichle, D.E., R.I. Goldstein, Van Hook, Jr. y G.J. Dadson. 1973. *Ecology* 54: 1076.
- Rhoades, D.F. 1979. Evolution of plant chemical defence against herbivores. Págs.: 3-54. In: Rosenthal, G.A. y D.H. Janzen (eds.). *Herbivores. Their Interaction with Secondary Plant Metabolites*. Academic Press, Nueva York.

- Rhoades, D.F. y R.G. Cates. 1976. Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry. *Recent Adv. Phytochem.* 10:168-213.
- Rice, K.J. 1987. Interactions of disturbance, patch size and herbivory in *Erodium* colonization. *Ecology* 68:1113- 1115.
- Rios-Casanova, L. 1993. Análisis espacial y temporal de la comunidad de artrópodos epífitos del Pedregal de San Angel, D.F. (México). Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 73 p.
- Rivera, G.E. 1991. Métodos y técnicas para determinar el régimen alimenticio en insectos herbívoros. *Bol. Soc. Mex. Entomol.* 8:27-33.
- Roessingh, P., E.A. Bernays y A.C. Lewis. 1985. Physiological factors influencing preference for wet and dry food in *Schistocerca gregaria* nymphs. *Entomol. exp. appl.* 37:89-94.
- Rockwood, L.L. 1973. The effect of defoliation on seed production of six Costa Rican tree species. *Ecology* 54:1363-1369.
- Rojo, A. (comp.). 1994. *Reserva Ecológica "El Pedregal" de San Angel: Ecología, Historia Natural y Manejo*. UNAM, México. 410 p.
- Rollins, R.C. 1944. Evidence for natural hybridity between guayule (*Parthenium argentatum*). *Amer. Jour. Bot.* 31:93-99.
- Rowell, C.H. 1985a. The feeding biology of a species-rich genus of rainforest grasshoppers. (*Rachicreagra*, Orthoptera: Acrididae). I. Food plant use and food plant acceptance. *Oecologia* 68:87-98.
- Rowell, C.H. 1985b. The feeding biology of a species-rich genus of rainforest grasshoppers. (*Rachicreagra*, Orthoptera: Acrididae) II. Food plant preference and its relation to speciation. *Oecologia* 68:99-104.
- Rzedowski, J. 1954. Vegetación del Pedregal de San Angel (D.F. México). *An. Esc. Cien. Biol. I.P.N. Méx.* 8:59-129.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México. 432 pp.
- Rzedowski, J. y G.C. Rzedowski. 1979. *Flora Fanerogámica del Valle de México*. Vol. I. Continental, México. 403 p.
- Sánchez, N.E. y M.L. de Wysiecki. 1990. Quantitative evaluation of feeding activity of the grasshopper *Dichroplus pratensis* (Orthoptera: Acrididae) in a natural grassland of La Pampa, Argentina. *Environ. Entomol.* 19:1392-1395.
- Schultz, J.C., P.J. Nothnagle y I.T. Baldwin. 1982. Seasonal and individual variation in leaf quality of two northern hardwoods tree species. *Am. J. Bot.* 69:753-759.

- Scriber, J.M. y Slansky. 1981. The nutritional ecology of immature insects. *Rev. Entomol.* 26:183.
- Serrano-Limón, G. y J. Ramos-Elorduy. 1989. Biología de *Sphenarium purpurascens* Charpentier y algunos aspectos de su comportamiento (Orthoptera: Acrididae). *An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México, Ser. Zool.* 59:139-152.
- Schoonhoven, L.M. 1972. Secondary plant substances . pp.: 197-224. In: Runeckles, V.C., y T.C. Tso. (eds.). Structural and functional aspects of phytochemistry. *Rec. Adv. Phytochem.*, Vol. 5.
- Sheldon, J.K. y L.E. Rogers. 1978. Grasshopper food habitats within a shrub-steppe community. *Oecologia* 32:85-92.
- Simpson, S.J. 1982a. Patterns in feeding: A behavioural analysis using *Locusta migratoria* nymphs. *Physiol. Entomol.* 7:325-336.
- Simpson, S.J. 1982b. The control of food intake in fifth-instar *Locusta migratoria* L. nymphs. Ph.D. Thesis, University of London.
- Simpson, S.J. y J.D. Abisgold. 1985. Compensation by locusts for changes in dietary nutrients: behavioural mechanisms. *Physiol. Entomol.* 10:443-452
- Simpson, S.J. y C.L. Simpson. 1990. The mechanisms of nutritional compensation by phytophagous insects. Págs.: 11-160. In: Bernays, E.A. (ed.). *Insect-Plant Interactions*. vol. II CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Simpson, S.J. y P. White. 1990. Associative learning and locust feeding: evidence for a "learned hunger" for protein. *Anim. Behav.* 40:506-513.
- Simpson, C.L., S. Chyb y S.J. Simpson. 1990. Changes in chemoreceptor sensitivity in relation to dietary selection by adult *Locusta migratoria*. *Entomol. exp. appl.* 56:259-268.
- Simpson, S.J., M.S. Simmonds y W.M. Blaney. 1988. A comparison of dietary selection behaviour in larval *Locusta migratoria* and *Spodoptera littoralis*. *Physiol. Entomol.* 13:225-238.
- Slansky, F. y J.G. Rodríguez. 1987. *Nutritional Ecology of Insects, Mites, Spiders and Related Invertebrates*. Wiley and Sons, Nueva York, U.S.A. pp 1-69.
- Soberón, M., R.M. Cruz y G.C. Jiménez. 1991. Ecología hipotética de la Reserva del Pedregal de San Angel. *Ciencia y Desarrollo.* 17:25-38.
- Strong, D.R., J.H. Lawton y T.R.E. Southwood. 1984. *Insects on Plants*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. 313 p.

- Tilman, D. 1988. *Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities*. Princeton University. Press, Princeton. p.
- Ueckert, D.N. y R.M. Hansen. 1971. Dietary overlap of grasshopper on sandhill rangeland in northeastern Colorado. *Oecologia* 8:276-295.
- Ueckert, D.N., R. N. Hansen y K.C. Terwilliger. 1972. Influence of plant frequency and certain morfological variations on diets of rangeland grasshoppers. *J. Range Manage.* 25:61-65.
- Uvarov, B. 1977. *Grasshopper and Locusts: A Handbook of General Acridology*. Vol. 2. Centre of Overseas Pest Research, Londres. 613 p.
- Valiente-Banuet, A y E. De Luna. 1990. Una lista florística actualizada para la Reserva del Pedregal de San Angel. México, D.F. *Acta Bot. Méx.* 9:13-30.
- Veblen, T.T., K.S. Hadley, M.S. Reid y A.J. Rebertus. 1991. The response of subalpine forests to spruce beetle outbreak in Colorado. *Ecology* 72:213-231.
- Whitham, T.G. 1981. Individual trees as heterogeneous environments. Adaptation to herbivory or epigenetic noise?. Pags. 9-27. In: Denno, R.F. y Dingle (eds.). *Insect Life History Patterns: Habitat and Geografic Variation*. Springer-Verlang, Berlin/ Nueva York.
- Whitman, D.W. 1987. Thermoregulation and daily activity patterns in a black desert grasshopper, *Taeniopoda eques*. *Anim. Behav.* 35:1814-1828.
- Whittaker, J.B. 1979. Invertebrate grazing: Competition and plant dynamics. Págs.: 207-222. In: Anderson, R.M., B.D. Turner y L.R. Taylor (eds.). *Population Dynamics*. Blackwell, Oxford.
- Young, T.P. 1987. Increased thorn length in *Acacia depranolobium* an induced response to browsing. *Oecologia* 71:436-438.
- Zar, J.H. 1984. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, Nueva Jersey. 718 p.

Apéndice 1. Intervalo de longitud de la cabeza de los chapulines de cada estadio de desarrollo de *Sphenarium purpurascens*. (tomado de Cano-Santana, 1994).

=====

Estadio de desarrollo	Longitud de la cabeza (mm)
Primero	2.0-2.4
Segundo	2.5-3.1
Tercero	3.2-4.1
Cuarto	4.4-5.0
Quinto	5.1-5.9
Adultos	6.0-7.9

**Apéndice 2. Técnica de tinción Fastgreen-zafranina, basada en
Locquin y Langeron (1985).**

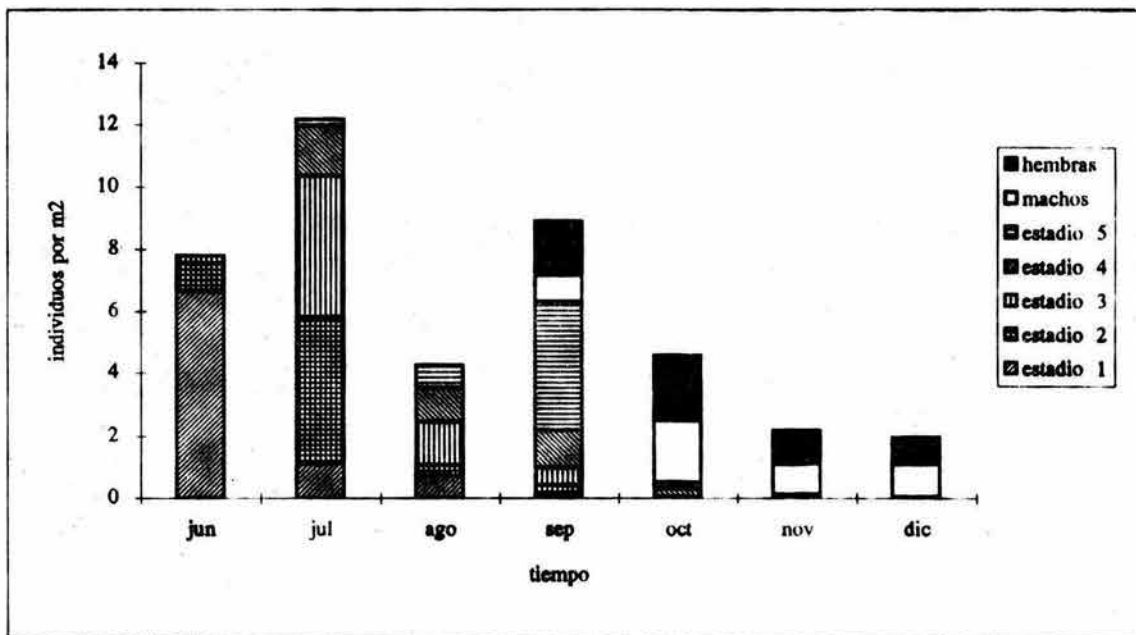
Las heces frescas se colocan en un porta objetos y se les aplica la técnica de *squash*, posteriormente se someten al tren de tinción de la siguiente manera: xilol (20 min), alcohol absoluto (15 min), alcohol al 96% (5 min), alcohol al 70% (5 min), alcohol al 50% (5 min), agua destilada (5 min), zafranina (25 min), agua destilada (5 min), alcohol al 50% (5 min), alcohol al 70% (5 min), alcohol 96% (5 min), fastgreen hasta que vire a morado, alcohol absoluto (5 min), xilol (5 min) Finalmente se montan con bálsamo de canada.

Las paredes celulósicas y el citoplasma, se teñirán con fastgreen y las paredes lignificadas y cutinizadas con safranina. De este modo, el núcleo y las paredes lignificadas tiñen de rojo, mientras que las paredes celulósicas y el citoplasma de verde. Cuando se tiñe epidermis vegetal los núcleos tiñen de negro, mientras que el citoplasma de rosa o verde (Martínez, 1994).

Apéndice 3. Claves del listado de especies vegetales. La nomenclatura está basada en Rzedowski (1954) y Valiente-Banuet y De Luna (1990)

- Aca = *Acalypha indica* var. *mexicana* (Muell. Arg.) Pax & Hoffm.
Aga = *Agave* sp.
Arr = *Arracacia toluensis* var. *multifida* Math. & Const.
Bac = *Baccharis ramulosa* (DC.) Gray
Beg = *Begonia gracilis* H.B.K.
Bid = *Bidens anthemoides* (DC.) Gray
Ble = *Blettia urbana* Dressler
Bou = *Bouvardia ternifolia* Schl.
Bro = *Brongniartia intermedia*
Budc = *Buddleia cordata* H.B.K.
Budp = *Buddleia parviflora* H.B.K.
Cal = *Calliandra grandifolia* (L'Hér) Benth
Car = *Cardiospermum halicacabum* L.
Che = *Cheilantes*
Cis = *Cissus sicyoides* L.
Col = *Cologania* sp.
Cup = *Cuphea* sp.
Cyn = *Cynanchum kunthii* (Standley)
Dah = *Dahlia coccinea* Cav.
Dio = *Dioscorea galeottiana* Kunth
Ech = *Echeverria gibbiflora* DC.
Eis = *Eisenhartia polystachya* (Ort.) Sarg
Eup = *Eupatorium petiolare* Moc.
Eupd = *Euphorbia dentata* Michx
Gna = *Gnaphalium canescens* DC.
Hyp = *Hypoxis decumbens* L.
Ire = *Iresine calea* (Ibañez)
Lag = *Lagascea rigida* H.B.K.
Loe = *Loeselia mexicana* Brand
Man = *Manfreda brachystachya* (Cav.) Rose
Mir = *Mirabilis jalapa* L.
Mon = *Montanoa tomentosa* (Cerv.)
Muh = *Muhlenbergia robusta* Hitchc
Not = *Notholaena bonaerensis*
Opu = *Opuntia* sp.
Oxa = *Oxalis* sp.
Penb = *Penstemon barbatus* Nutt.
Pen = *Penstemon campanulatus* Willd.
Pep = *Peperonia* sp.
Phaa = *Phaseolus anisotrichos* Schl.
Pha = *Phaseolus heterophyllus* Willd.

Pla = *Plantago major* L.
Plu = *Plumbago pulchella* Boiss.
Pol = *Polypodium* sp.
Res = *Reseda luteola* L.
Rhy = *Rhynchelytrum repens* (Willd.) C.E.Hubb.
Sal = *Salvia mexicana* L.
Sch = *Schinus molle* L.
Senp = *Senecio praecox* DC.
Sens = *Senecio salignus* DC.
Sol = *Solanum* sp.
Ste = *Stevia ovata* Willd.
Stev = *Stevia* sp.
Stes = *Stevia salicifolia* Cav.
Tag = *Tagetes micrantha* Cav.
Tra = *Tradescantia crassifolia* Cav.
Tri = *Tripsacum lanceolatum* Rupr.
Ver = *Verbesina virgata* Cav.
Wig = *Wigandia urens* (Ruiz & Pavón) H.B.K.



Apéndice 4. Densidad promedio (individuos por m²) de cada estadio y sexo en adultos de *S. purpurascens* durante 1991.

Apéndice 5. Contenido absoluto de agua (CAA) de las principales especies vegetales sobre las que se asienta y/o alimenta *Sphenarium purpurascens* dentro de la Reserva.

Espece	CAA
Budp	63
Tri	64
Budc	66
Lag	67
Stes	68
Pha	71
Pol	71
Gna	73
Mon	74
Ver	75
Ste	76
Eupd	77
Ire	77
Eup	78
Bou	79
Dha	79
Rhy	79
Plu	80
Sal	80
Bid	82
Res	82
Dio	83
Hyp	83
Senp	87
Mir	88
Wig	88
Plu	90
Cis	91
Man	93
Ech	100

Nota: Clave de las especies vegetales en el Apéndice 3