

37



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

ECOLOGÍA DE LA OVIPOSICIÓN DE *Sphenarium
purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae) EN LA
RESERVA DEL PEDREGAL DE SAN ÁNGEL, MÉXICO, D.F.

295519

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
B I O L O G O

P R E S E N T A :

IVÁN ISRAEL CASTELLANOS VARGAS

DIRECTOR DE TESIS: DR. ZENÓN CANO SANTANA



MÉXICO, D.F.



2001

FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

MAT. MARGARITA ELVIRA CHÁVEZ CANO
Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis: "Ecología de la oviposición de Sphenarium purpurascens (Orthoptera: Pyrgomorphidae) en la reserva del Pedregal de San Ángel, México, D.F."

realizado por Castellanos Vargas Iván Israel

con número de cuenta 9550354-7, pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis
Propietario

Dr. Zenón Cano Santana

Propietario

Dra. Norma Eugenia García Calderon

Propietario

M. en C. Alicia Callejas Chavero

Suplente

M. en C. Efraín Tovar Sánchez

Suplente

M. en C. Rosalía Ramos Bello

FACULTAD DE CIENCIAS
U.N.A.M.

Consejo Departamental de Biología

Luisa

Dra. Luisa Alvarina Alba Lois



DEPARTAMENTO
DE BIOLOGÍA

...que en el camino por tener lo que hoy podré
diste la vida con inquebrantable fe
se trata entonces que podamos ejercer
la libertad de ser actor y proponer
sobre el camino que queramos emprender
para que el hombre libre pueda florecer...

A. Márquez

La originalidad surge de la observación y
del contacto directo del hombre con la naturaleza...

J. M. Rodríguez

Para hacer las cosas "bien" hay que ser constante
para hacerlas EXCELENTES hay que tener:

Deseo,
Decisión,
Dedicación,
Devoción y
Disciplina

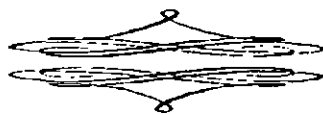
I.C.V.

Dedicatoria

Con gran cariño, amor, admiración y respeto dedico mi trabajo de tesis de licenciatura a la Sra. Carmen González Galicia, mi abuela; digno ejemplo de lucha en la vida, incansable trabajadora que me brindó los mejores años de su vida (¡y que lo sigue haciendo!). Admiradora y amante de la vida misma, apreciadora inigualable de las aves y de sus cantos; así como del amor de las flores a la tierra mojada.

Las manos de mi abuela parecen pájaros en el aire, historias de cocina entre sus alas hendidas de hambre. Las manos de mi abuela saben que ocurre por las mañanas, cuando amasa la vida, horno de barro, pan de esperanza. Las manos de mi abuela llegan al patio desde temprano, todo se vuelve fiesta cuando ellas juegan junto a otros pájaros, junto a los pájaros que aman la vida y la construye con los trabajos arde la leña, harina y barro lo cotidiano se vuelve mágico, se vuelve mágico. Las manos de mi abuela me representan un cielo abierto... Ellas se brindan cálidas, nobles, sinceras, limpias de todo ¿cómo serán las manos del que las mueve gracias al odio?

Cuando percibes lo que nadie puede ver, cuando entiendes lo que nadie puede expresar, cuando logras lo que nadie puede conseguir, cuando guardas lo que nadie puede retener, cuando descubres lo que nadie conoce, cuando la razón argumenta, la conciencia avisa y la inteligencia planea... Pero a ti algo vivo te inunda, te estremece y te abarca con fuego el corazón... es que dentro te ha nacido una rosa... ¡Y has conocido el amor!



Agradecimientos

Deseo expresar mi más sincero agradecimiento a mi director de tesis, el Dr. Zenón Cano Santana del Laboratorio de Ecología, por haber confiado y creído en mi y en mis capacidades, por todas las pláticas y discusiones que sostuvimos durante las diferentes etapas de este trabajo. Muchas gracias por los consejos para la preparación de la versión final, gracias por ser un amigo.

Al jurado de mi examen profesional. A la Dra. Norma Eugenia García Calderón del Laboratorio de Edafología "Nicolás Aguilera Herrera" por sus comentarios, valiosas críticas a mi trabajo y por haberme facilitado el acceso a su laboratorio, en donde se desarrolló una de las partes más importantes de esta tesis. A la M. en C. Alicia Callejas Chavero y al M. en C. Efraín Tovar Sánchez del Instituto de Ecología de la UNAM, por hacerme extensivas sus atinadas sugerencias, observaciones y comentarios que colaboraron sustancialmente a mejorar este trabajo. A la M. en C. Rosalía Ramos Bello del Laboratorio de Edafología "Nicolás Aguilera Herrera", quien amablemente me ayudó a realizar las técnicas de análisis de suelo y a resolver mis dudas en el laboratorio.

Al Biól. Edgar Camacho Castillo del Laboratorio de Ecología, por haber revisado el manuscrito a pesar de tener una agenda muy apretada. ¡Gracias por enseñarme qué era una ooteca!

Doy un agradecimiento especial a mi maestro de Biología el Biól. Ángel Francisco Verdi Lara, por ser un incansable investigador y excelente maestro, él fue el responsable de haber despertado en mi la inquietud por la Biología y las Ciencias Naturales. ¡Gracias Maestro!

Deseo expresar un agradecimiento muy especial para la Sra. Carmen González Galicia (mi abue). Gracias por cuidarme desde los dos meses de edad, gracias por seguirme cuidando, gracias por ser tan importante en mi vida, gracias por enseñarme a apreciar la vida, gracias por contagiarme con tus ganas y deseos de vivir. Tu ejemplo de lucha, esfuerzo, sacrificio y trabajo es digno modelo de superación y es mi inspiración, siempre estarás en mi corazón y no pude hacer otra cosa que esta tesis de licenciatura para demostrártelo. Simplemente gracias por ser parte de mi vida, gracias por ser parte de esta historia (mi historia).

Estoy en deuda con el Arq. Héctor Arreola Velasco pues gracias a su acertada intervención con el manejo de AutoCad 14[®], el aspecto del Apéndice 1 es digno de esta tesis. Gracias por hermanarte conmigo y mi trabajo, gracias por tomar tan en serio este trabajo como si fuera tuyo. Gracias por regalarme desinteresadamente todos aquellos domingos en la madrugada para trabajar en tu casa. Gracias por haberme escuchado cada vez que necesitaba platicar con un amigo. Gracias por compartir tantos momentos escuchando "buena música". Gracias por haberme permitido conocer lo maravilloso que eres como persona, amigo y como hermano. A ti Héctor, simplemente gracias por enseñarme el verdadero significado de la palabra amistad. Algún día llegarás a ser un excelente Arquitecto y estaremos juntos para triunfar y seguir siendo amigos.

Deseo expresar un agradecimiento especial a la Secretaría de Becas y Servicio Social de la Facultad de Ciencias por haberme otorgado a través del Programa de Becas-Tesis de Licenciatura, el apoyo para desarrollar una buena parte de este trabajo.

Gracias al Laboratorio de Ecología de la Facultad de Ciencias de la UNAM y a todo su personal, que en gran medida colaboraron mediante los seminarios a la mejora de éste trabajo desde sus fases iniciales.

Agradezco los comentarios y las charlas con el M. en C. Eduardo Rivera en la primera etapa de este trabajo pues gracias a su orientación y experiencia en la investigación con chapulines, pude obtener las bases para la realización de este trabajo. Gracias por interesarte en mi trabajo.

Gracias al Biól. Ricardo León por ayudarme a tomar algunas fotografías del chapulín, también agradezco la colaboración del Biól. Carlos Anaya en los primeros análisis estadísticos de este trabajo.

Agradezco a Victor López y a Camina Martínez por su ayuda eventual en el trabajo de campo.

No quiero dejar pasar la oportunidad de agradecer sinceramente la ayuda desinteresada que recibí de todo el personal del Laboratorio de Edafología "Nicolás Aguilera Herrera" durante la realización de una parte de la tesis, gracias a la Dra. Norma García, a la M. en C. Rosalía Ramos, a la M. en C. María del Socorro Galicia, a Abel, a Laura, a Italia, a Elizabeth, a Ángel, a Rubén, a Iván y a Chelito por prestarme tan amablemente el material, a todos ustedes gracias por ser excelentes profesionistas y por interesarse en mi trabajo.

Gracias al Pedregal de San Ángel, por envolverme con su magia y permitirme descubrir una pequeña parte de los encantos que alberga.

También quiero agradecer a *Sphenarium purpurascens* por ser un modelo tan manejable, por permitirme describir una parte tan íntima de su ciclo de vida y de su historia natural. ¡Su sacrificio no fue en vano!

Extiendo un agradecimiento anónimo a todas las personas que aparecen en la *Literatura citada* pues a través de sus trabajos se enriqueció en gran medida el mío. ¡Gracias por sus ideas amigos!

De igual forma deseo agradecer a todas aquellas personas que de una forma u otra han influido en mi formación personal y profesional. Agradezco a todos los amigos y compañeros (que no escribo sus nombres por falta de espacio y por el temor de olvidar a alguno), que a lo largo de la carrera me permitieron trabajar en sus equipos y cumplir con una parte importante de mi formación, a todos ellos ¡gracias!

Va un agradecimiento especial a mi "poderosa" computadora *Acer Aspire 7100* por haberme dado completa independencia en el manejo de la información, procesamiento estadístico de los resultados y por haberme permitido hacer en ella toda la captura de esta tesis.

Finalmente y porque no pueden quedar fuera, doy un agradecimiento a la Enf. Carmen Vargas (mi mamá), al Dr. Francisco Castellanos (mi papá), a Hayde Castellanos y a María Elena Valencia (mi tía). A ustedes les debo todo su apoyo moral, sentimental y económico, a todos y cada uno de ustedes gracias por existir y por ser como son, gracias por ser parte de mi vida y por ser parte de esta historia (mi historia).

ÍNDICE

Resumen

I

I. INTRODUCCIÓN

1.1.	Oviposición y selección del sitio en los insectos	1
1.2.	Factores que afectan la selección del sitio de oviposición en chapulines	1
1.3.	Propiedades del suelo	5
1.4.	Etapas de desarrollo de los huevos de los chapulines	8
1.5.	Conducta de oviposición de los chapulines	9
1.6.	Estrategias de sobrevivencia de los huevos	9
1.7.	La heterogeneidad espacial en el Pedregal de San Ángel	13
1.8.	El papel de <i>Sphenarium purpurascens</i> en el Pedregal	14

II. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

16

III. HISTORIA NATURAL DE *SPHENARIUM PURPURASCENS*

3.1.	Distribución geográfica y morfología	18
3.2.	Ecología y comportamiento	19
3.3.	Ciclo de vida	20

IV. SITIO DE ESTUDIO

4.1.	Localización	22
4.2.	Clima y estacionalidad	22
4.3.	Geología y suelo	24
4.4.	Topografía	24
4.5.	Vegetación	25

V. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1.	Topografía, vegetación y densidad de huevos	26
5.2.	Patrones de distribución espacial	28
5.3.	Análisis edáfico	29
5.4.	Factores que afectan la oviposición	30
5.5.	Actividad de oviposición en laboratorio	33
5.6.	Desarrollo y fenología de los huevos	33
5.7.	Variación morfológica de las ootecas	34

VI. RESULTADOS

6.1.	Densidad de ootecas por sitio	35
6.2.	Variación de las características de las ootecas y huevos entre sitios	35
6.3.	Patrón de distribución espacial de ootecas	36
6.4.	Índice de asociación entre ootecas y vegetación perenne	38
6.5.	Factores que afectan la selección del sitio de oviposición	38
6.6.	Factores que afectan las características de ootecas y huevos	39
6.7.	Actividad y conducta de oviposición	41
6.8.	Etapas de desarrollo del aparato reproductor y de los huevos	44
6.9.	Variación morfológica de las ootecas <i>in vitro</i> en función del tiempo	46
6.10.	Análisis edáfico	47

VII. DISCUSIÓN	
7.1. Factores que afectan la selección del sitio de oviposición	54
7.2. El sitio y el tamaño de ootecas y huevos	58
7.3. Abundancia de ootecas en los ambientes de la reserva del Pedregal	61
7.4. Correlaciones entre las ootecas y huevos	63
7.5. Patrón de distribución espacial de las ootecas	63
7.6. El desarrollo de los huevos	66
7.7. La conducta de oviposición	68
7.8. Variación morfológica de las ootecas	71
VIII. CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS	73
Literatura citada	76
Apéndice 1 Mapas de la distribución espacial de las ootecas y huevos de <i>Sphenarium purpurascens</i> en parcelas de 100 m ² con presencia de <i>Muhlenbergia robusta</i> y <i>Pennisetum clandestinum</i> .	91
Apéndice 2 Listado de la vegetación perenne >50 cm de alto presente en los mapas de distribución de ootecas y huevos.	108
Apéndice 3 Técnicas edáficas empleadas en la caracterización fisicoquímica de las muestras con y sin ootecas de <i>Sphenarium purpurascens</i> .	109
Apéndice 4 Cuadros de los análisis edáficos de las muestras procedentes de sitios contrastantes de la reserva del Pedregal con y sin ootecas de <i>Sphenarium purpurascens</i> .	112

Resumen

En este trabajo se evaluaron los siguientes aspectos sobre la ecología de oviposición del chapulín *Sphenarium purpurascens*: (1) la densidad de sus ootecas entre sitios contrastantes de la reserva del Pedregal, así como las variaciones de las características de las ootecas y huevos, (2) el patrón de distribución espacial de sus ootecas en sitios perturbados y no perturbados, (3) el índice de asociación entre las ootecas y la vegetación perenne > 50 cm de altura, (4) las preferencias de oviposición en función de la humedad y el diámetro de las partículas del suelo, (5) el efecto del área disponible para ovipositar y la presencia del pasto *Pennisetum clandestinum* sobre el tamaño de las ootecas y los huevos, (6) la conducta de oviposición de las hembras, (7) el patrón de desarrollo de los huevos en el cuerpo de las hembras, y (8) el papel de las propiedades edáficas (color, densidad aparente, densidad real, porosidad, textura, estructura, compactación, humedad, pH y materia orgánica) sobre la selección del sitio de oviposición. Se encontró que los sitios con las mayores densidades de ootecas, así como las ootecas con los mayores pesos, volúmenes y mayores cantidades de huevos, fueron aquellas de los sitios planos dominados por *Muhlenbergia robusta* y *Pennisetum clandestinum*. De manera consistente, los huevos de mayor longitud fueron aquellos de los sitios planos perturbados con presencia de *P. clandestinum*. En las parcelas donde predominaba *M. robusta* el patrón de distribución espacial de las ootecas fue preponderantemente aleatorio, mientras que en las parcelas en donde predominaba *P. clandestinum* fue predominantemente agregado. No se encontró asociación alguna entre la vegetación perenne > 50 cm de altura y las ootecas de *Sphenarium purpurascens*. Bajo condiciones de laboratorio se encontró que esta especie prefirió ovipositar en partículas de suelo cuyo diámetro osciló entre 0.07 a 0.2 mm, lo cual corresponde a arenas finas y evadió las arcillas y también prefirió suelos donde la humedad osciló entre 0 y 30%. Se encontró que el área y la presencia de *P. clandestinum* poseen un efecto significativo sobre el promedio de huevos por ooteca y sobre la longitud de los huevos. La mayor cantidad de huevos por ooteca y los huevos con mayor longitud se encontraron en los lotes con *P. clandestinum* y también en los lotes con un área grande disponible para ovipositar (cajas de 800 cm²). Se describieron seis conductas relacionadas con los procesos de oviposición de *Sphenarium purpurascens* (indagatoria, palpatoria con antenas y ovipositor, movimientos del ovipositor, conducta ovipositora e intentos de oviposición) y seis etapas en el desarrollo de sus huevos (oviductos inmaduros, oviductos previtelogénicos, huevos en vitelogénesis temprana y tardía, huevos terminales y huevos ovipositables). La característica edáfica como mejor predictor del uso del suelo para la oviposición fue el %Arcilla, seguida por la compactación y el %Arena. Se encontró que el %Arcilla estuvo correlacionado significativa y positivamente con la compactación, con la humedad, y con la materia orgánica y además estuvo correlacionada significativa y negativamente con el uso del suelo por las hembras para ovipositar. En general, las hembras de *S. purpurascens* seleccionan sitios para ovipositar con alta porosidad, con predominancia de arenas, baja humedad y baja compactación. Además, evaden la presencia de las arcillas, así como altos niveles de humedad, materia orgánica y compactación, razones por las cuales encuentran sitios de oviposición más favorables en los sitios planos abiertos de la reserva del Pedregal.

I. INTRODUCCIÓN

1.1. Oviposición y selección del sitio en los insectos

La oviposición es una actividad que realiza una hembra preñada para expulsar un conjunto de huevos con la finalidad de completar el desarrollo embrionario de los productos fuera de su cuerpo (Eckert *et al.*, 1990). Con la oviposición las hembras cumplen una parte importante de su ciclo de vida ya que mediante este proceso se permite la existencia, permanencia y preservación de su descendencia en el medio (Brusca y Brusca, 1990). En los insectos esta actividad tiene lugar en cuerpos de agua, materia orgánica, grietas, rocas, hojas, raíces, tallos de plantas y el suelo (Barnes, 1989). Se ha sugerido que la selección del sitio de oviposición en los insectos se realiza mediante los órganos de los sentidos y esta selección garantizará la sobrevivencia de los huevos, así como un adecuado proceso de eclosión y la sobrevivencia de las ninfas o larvas (Lees, 1955; Monk, 1985). Por ejemplo, los hemípteros de la familia Miridae realizan la selección con base a la dureza y humedad de las maderas, prefiriendo maderas blandas y jóvenes (Sanford, 1964). Por su parte, los homópteros que atacan el algodón ovipositan en las nervaduras principales de las hojas debido a que éstas ofrecen mayor volumen para que sus oviposidores penetren (Agarwal y Krishnananda, 1976). Por otro lado, los coleópteros de la familia Curculionidae seleccionan diversos patrones de color, consistencia en pétalos y cabezuelas de amapolas (Sáringer, 1976).

1.2. Factores que afectan la selección del sitio de oviposición en chapulines

El término "saltamontes" es equivalente a "chapulín" y ambos términos se refieren a ortópteros diurnos, herbívoros, de hábitos solitarios, los cuales a lo largo de su ciclo de vida no presentan cambios a una fase gregaria y cuyo desplazamiento es mediante saltos en un 95% (Essig, 1942; Vázquez, 1987). Actualmente el término "chapulín" se refiere a algunas de las especies de las familias Acrididae, Romaleidae y Pyrgomorphidae, las cuales pertenecen a la Superfamilia Acridoidea (Pfadt, 1994). Este trabajo se basa en la clasificación propuesta por Pfadt (1994) ya que es una de las más recientes, sencillas y la que mejor se ajusta a esta tesis

donde se usarán como ejemplos algunas especies de chapulines y langostas pues la mayoría ovipositan en el suelo y también grillos (familia Gryllidae) que lo hacen en este medio.

La selección de los sitios de oviposición posee un papel muy importante en el ciclo de vida de los chapulines, pues este proceso es determinante para el éxito de la descendencia (Chapman y Joern, 1990), sobre todo para aquellas especies que habitan en localidades de estacionalidad marcada (Chopard, 1938; Uvarov, 1966, 1977; Chapman, 1976; Chapman y Joern, 1990; Grant *et al.*, 1993). En este último caso, los chapulines garantizan su supervivencia al dejar sus huevos en sitios donde éstos puedan eclosionar y donde las ninfas no sean depredadas (Chopard, 1938). Para langostas como *Schistocerca gregaria*, *S. migratoria* y *Melanoplus sanguinipes* la selección del sitio de oviposición es importante para la supervivencia de los huevos pues deben soportar la desecación severa y las temperaturas extremosas de los suelos de los desiertos donde habitan (Chapman, 1976; Uvarov, 1977; Hilbert *et al.*, 1985; Sánchez y Onsager, 1988).

Los factores que intervienen en la selección del sitio de oviposición son los recursos, las condiciones y las interacciones competitivas y de depredación que ofrece un hábitat particular (Norris, 1963; Page y McCaffery, 1979; Brown, 1990; Dysart, 1995; Baker *et al.*, 1996; Begon *et al.*, 1996; Islam *et al.*, 1996). Las condiciones particulares que afectan esta selección son: la humedad y la temperatura del aire, la dirección del viento, la cantidad de luz y las cualidades físicas y químicas del suelo (humedad, textura, porosidad, temperatura, compactación, salinidad, pH y cantidad de materia orgánica) (Parker, 1930; Hamilton, 1936; Popov, 1958; Woodrow, 1965b; Norris, 1970; Bhatnagar y Pfadt, 1973; Uvarov, 1977; Chapman y Joern, 1990).

1.2.1. *La temperatura.* La temperatura es uno de los principales factores determinantes para el desarrollo embrionario y la postura de los huevos de los chapulines (Parker, 1930; Uvarov, 1966; Pickford, 1972; Rodell, 1977). Por ejemplo, Parker (1930) registró en bosques templados que la máxima producción en peso de huevos de *Melanoplus mexicanus* y *Camnula pellucida* se presentó a los 25°C, en tanto que la de *Chorthippus brunneus* en bosques mesófilos se

presentó a 30°C (Grant *et al.*, 1993). La temperatura también posee un papel determinante sobre la viabilidad de los huevos. Uvarov (1966) encontró que la viabilidad de los huevos de *Locusta migratoria* sometidos a -20°C decrece, en tanto que aquellos sometidos a -30°C y que no están en diapausa alcanzaron una mortalidad del 100% (Uvarov, 1966).

El efecto que tiene la temperatura sobre el desempeño de los embriones, puede estar ligado con la selección del sitio de oviposición. Uvarov (1966, 1977) reportó que *Locusta migratoria* prefiere ovipositar en sitios localizados bajo la sombra de las plantas, donde la radiación y la temperatura diurna son más bajas que en los sitios abiertos. En particular, la temperatura diurna en éstos últimos es 3°C más alta que a la sombra.

Se ha propuesto que la temperatura del suelo es uno de los factores principales que le indican a la hembra el sitio con las características óptimas para la incubación adecuada de los huevos (Uvarov, 1977; McCaffery y Page, 1982; Chapman y Joern, 1990). A lo largo de gradientes altitudinales también existen gradientes de temperaturas que afectan las características de ootecas y huevos, según se ejemplifica a continuación: en chapulines australianos como *Praxibulus laminatus*, *Kosciuscola usitatus* y *K. cognatus* de 0 a 100 m s.n.m. los huevos miden de 3 a 4 mm y se colocan hasta 55 por ooteca, mientras que a altitudes superiores a los 100 m los huevos miden de 4.5 a 5 mm y se depositan 36 por ooteca (Deam, 1977).

1.2.2. Los estímulos químicos. Los estímulos químicos que afectan la oviposición de *Zonocerus variegatus* (Pyrgomorphidae) pueden ser de dos tipos: (1) feromonas producidas por los machos, las cuales generan reacciones olfativas en las hembras y culminan con la maduración de los huevos y la oviposición, o bien (2) sustancias odoríferas emanadas de la vegetación cercana o del suelo húmedo que inducen la oviposición de las hembras (Norris, 1970; Uvarov, 1977; McCaffery y Page, 1982; Lange y Loughton, 1985; Chapman y Joern, 1990; Szentesi *et al.*, 1996).

1.2.3. Las características del suelo. El suelo es un cuerpo natural tridimensional, dinámico, constituido por la acumulación de materiales minerales de diverso

origen y una gran cantidad de organismos que están estrechamente relacionados con el funcionamiento del mismo (Grombridge, 1992; Porta *et al.*, 1994). En este medio diversos organismos realizan al menos una parte de su ciclo de vida por lo que resulta necesario caracterizar este sistema para comprender algunos aspectos de la historia natural de ellos (Eisenbeis y Wichard, 1985).

Las características del suelo relevantes en los estudios de la selección de los sitios de oviposición de chapulines y langostas son:

- (1) *El color*, pues si el sustrato es de color críptico los huevos no podrán ser encontrados por depredadores, entre los que se encuentran principalmente las aves (Woodrow, 1965b).
- (2) *La porosidad*, ya que ésta favorece la oxigenación y la respiración de los huevos (Eisenbeis y Wichard, 1985).
- (3) *La textura*. Un balance adecuado de arenas, limos y arcillas favorece la formación de las paredes de las ootecas (Pickford, 1966a, 1972). Uvarov (1966, 1977) encontró que los suelos en donde los chapulines prefieren ovipositar se caracterizan por poseer una consistencia firme y una estructura desarrollada, es decir que se altera poco por las fuerzas de ruptura entre los agregados. Especies de chapulines como *Taeniopoda eques*, *Sphingonotus carinatus* y *Aiolopus thalassinus* en ambientes áridos seleccionan suelos arenosos para ovipositar, lo cual favorece la penetración del ovipositor y facilita la salida de las ninfas del suelo (Shulov, 1952; Popov, 1959; Hunter-Jones y Lambert, 1961; Hafez e Ibrahim, 1965a, b, c; Whitman y Orsak, 1985; Chapman y Joern, 1990; Joern y Gaines, 1990). Parker (1930) y Rivera-García (1989), por su parte, han sugerido que la composición granulométrica que presentan los suelos donde ovipositan algunos ortópteros de zonas áridas en México es, en gran medida, responsable de la cantidad de humedad que llega a los huevos. De esta forma, si predominan las arenas, el suelo no retiene agua por mucho tiempo; en cambio, si predominan las arcillas, el suelo estaría la mayor parte del tiempo a capacidad de campo y probablemente los huevos morirían por ataque de hongos o bacterias. Por ello, sugieren que las diferencias en la pedregosidad (cualidad que considera la cantidad, tamaño, clase y forma de las piedras de los suelos) y el drenaje del

medio pueden influir en la cantidad de agua que humedece a los huevos y, con base en ello, definir el momento de la aparición de diferentes especies en una comunidad de ortópteros.

(4) *La estructura* es una propiedad edáfica que brindará protección mecánica a los huevos una vez que estén en el suelo (Uvarov, 1977).

(5) *La compactación* es una propiedad que suele interpretarse como la resistencia que opone el suelo a ser penetrado por la hembra, por ello se espera que éstas seleccionen sitios en donde sus oviposidores puedan penetrar con facilidad (Uvarov, 1977).

(6) *La humedad* es un factor que permitirá la hidratación de los huevos, lo cual determina la eclosión (Iheagwam, 1983, 1985; Ando y Yamashiro, 1993). Las hembras grávidas de *Dociostaurus maroccanus*, por ejemplo, ovipositan en suelos con 10% de humedad en tanto que las hembras de *Schistocerca gregaria*, *Locusta migratoria* y *Oedipodia* sp. prefieren ovipositar en suelos con sólo el 5% (Uvarov, 1977).

(7) *El pH* se ha propuesto que cumple una función antibiótica, pues no permite el ataque de bacterias y hongos, y podría reducir un ataque por nemátodos, pues éstos son muy sensibles a las variaciones del pH (Stock y Camino, 1992).

(8) *La salinidad* puede ser un factor capaz de poner en estrés hídrico al huevo y provocarle un desbalance osmótico manifestándose con la pérdida de agua lo cual conduciría a su desecación (Woodrow, 1965b). Las hembras de *Nomadacris septemfasciata* y *Locusta migratoria migratorioides* reconocen niveles del 15% de humedad, pH 6 y 2.5 mmhos/cm de salinidad en el suelo (Hafez e Ibrahim, 1965c; Woodrow, 1965b; Norris, 1970).

1.3. Propiedades del suelo

La descripción de cada característica del suelo que se evaluará en este trabajo se dará a continuación. Tales descripciones se basan en Bouyoucos (1927), Walkley y Black (1934), Kohnke (1968), Redondo-Arámburo (1988), Cuanalo de la Cerda (1990), Gandoy-Bernasconi (1991), León-Arteta (1991), Munsell (1992) y Flamand-Rodríguez (1995).

1.3.1. *Color*. El color denota tres variables continuas: el *matiz*, la *intensidad* y la *brillantez*. El *matiz* es la longitud de onda reflejada y proporciona el promedio de las tonalidades; la *intensidad* permite conocer el porcentaje de brillo o pureza y la *brillantez* proporciona la intensidad de la longitud de onda dominante de la muestra de suelo. El color es una propiedad física que se emplea en la clasificación de los suelos, también se emplea para conocer algunos procesos redox, determinar el clima actual en alguna localidad, el clima fósil, el material parental y la cantidad de materia orgánica que lo conforma. Para su valoración se emplean las cartas de color de Munsell (1992), pues constituyen un patrón universal para la comparación de los colores.

1.3.2. *Densidad aparente (D.A.)*. Esta propiedad permite conocer cuál es el peso del suelo cuando ocupa un volumen constante, considerando la presencia de poros llenos de aire entre las partículas. Ésta es una propiedad importante para la generación de la resistencia del crecimiento de las raíces.

1.3.3. *Densidad real (D.R.)*. Esta característica se refiere a la masa sólida real que existe por unidad de volumen. A diferencia de la *D.A.* no considera la presencia de los poros del suelo. Para su determinación se emplea el método del picnómetro, en el cual los poros se saturan con agua, cuyo peso es conocido. Este parámetro es útil para la determinación precisa de la porosidad total.

1.3.4. *Porosidad*. Es el porcentaje de volumen representado por poros o espacios del suelo capaces de llenarse de aire y/o agua. Es una característica que está en función directa de la densidad de las partículas que conforman al suelo y, además, se relaciona con otras características importantes de este medio como la compactación, la aireación, la velocidad de infiltración y la velocidad de lixiviación.

1.3.5. *Textura*. Los suelos, bajo condiciones generales, se caracterizan por estar compuestos de un 50% de sólido, un 20% de fase líquida y 30% de fase gaseosa (Aguilera, 1989). La fase sólida se caracteriza principalmente por ser inorgánica, aun que está estrechamente asociada con sustancias orgánicas (Porta *et al.*, 1994). El tamaño de las partículas sólidas puede variar desde fracciones coloidales hasta fragmentos rocosos de cuyo arreglo depende la porosidad, la estructura y la densidad aparente (Buol *et al.*, 1981; León-Arteta, 1991; Porta *et*

al., 1994). Las partículas grandes (>2 mm), tales como gravas, arenas y limos gruesos, constituyen el almacén o matriz de los suelos, en tanto que las partículas pequeñas (<0.002 mm), tales como limos finos, arcillas y humus, poseen una gran actividad física y química debido a que poseen una mayor superficie de contacto (León-Arteta, 1991; Flamand-Rodríguez, 1995). A la proporción relativa en que se encuentran las distintas partículas primarias del suelo, se le conoce como textura (León-Arteta, 1991; Porta *et al.*, 1994). En este sentido, cuando se realiza la interpretación de los valores obtenidos de cada uno de los porcentajes de las fracciones, se dice que se determina la clase o grupo textural del suelo (Porta *et al.*, 1994). Las partículas que principalmente se manejan son la arena, el limo y la arcilla.

1.3.6. *Estructura*. La estructura describe la cantidad y estabilidad de los agregados del suelo. Los agregados son cuerpos geométricos que se conforman de las partículas del suelo cuando están húmedas e intervienen en la estabilidad y compactación del suelo. Esta característica considera que la estabilidad de los agregados es una función de las fuerzas cohesivas y fuerzas de ruptura que existen entre las partículas. Dichas fuerzas están asociadas a la erosión (eólica y/o hídrica) y al humedecimiento de los suelos. La estructura determina características tales como la permeabilidad, la aireación y la capacidad de retención de agua. De esta manera, una estructura madura y bien desarrollada es capaz de retener niveles de humedad por arriba del 25%.

1.3.7. *Compactación*. La compactación es un proceso, generalmente artificial, que ocurre en los suelos después de aplicar sobre su superficie una fuerza que incrementa su densidad y dureza, reduciendo su porosidad, aireación y velocidad de infiltración (Baver y Gardenier, 1980). La compactación en conjunción con la humedad, la textura y el tipo de arcilla integran un índice que permite evaluar la *resistencia* que opone el suelo a ser penetrado verticalmente por un objeto (Porta *et al.*, 1994). En este trabajo, para fines prácticos, se considerará a la *compactación* del suelo como la *resistencia* a la penetración por parte un objeto, incluido el ovipositor de las hembras de los chapulines.

1.3.8. *Humedad*. La humedad es la cantidad relativa de agua que posee el suelo. Éste es uno de los principales factores que las hembras de los ortópteros seleccionan a nivel de microambiente en el suelo para depositar sus huevos, garantizando su adecuada eclosión y supervivencia (Hafez e Ibrahim, 1965b, c).

1.3.9. *pH*. El pH es el logaritmo negativo de la concentración de iones H^+ presentes en una suspensión de suelo y agua. El pH muestra el comportamiento químico del suelo explicando la dinámica de las bases intercambiables, tales como Ca^{+2} , Mg^{+2} , Na^+ , K^+ , Al^{+3} y Fe^{+2} ($^{+3}$) (Porta *et al.*, 1994). El pH puede ser ácido, alcalino o neutro y con base a ello permitir el asentamiento de diferentes especies vegetales (Begon, *et al.*, 1996).

1.3.10. *Materia orgánica*. El contenido de materia orgánica determina la fertilidad del suelo, pues constituye una fuente de nutrimentos para las plantas, ayuda a conservar la humedad, contribuye a la formación de los agregados, es fuente energética, sustrato microbiano y amortigua el pH (Porta *et al.*, 1994).

1.4. Etapas de desarrollo de los huevos de los chapulines

Se ha sugerido que al realizar un estudio sobre el desarrollo de una estructura corporal se debe de tomar en cuenta los primeros estadios ninfales de la especie. Para el caso de algunos chapulines esto es difícil debido al pequeño tamaño corporal de las ninfas (Norris, 1963; Pickford y Guillot, 1976; Uvarov, 1977; McCaffery y Page, 1982) (obs. pers.). Los ovarios de los chapulines son estructuras rudimentarias y pareadas que poseen ovariolas acomodadas de manera longitudinal que forman series en ambos oviductos (Smith, 1964; Uvarov, 1977). Los oviductos en la porción más apical terminan en glándulas accesorias cuyas secreciones conforman la ooteca y el desarrollo de los huevos inicia en la porción más apical de las ovariolas dentro de una masa indiferenciada llamada germinario (Smith, 1964).

McCaffery y Page (1982) lograron identificar cinco estadios de desarrollo en los huevos, lo cual permitió conocer el momento fisiológico preciso en cual una hembra de *Zonocerus variegatus* (Pyrgomorphidae) está lista para ovipositar.

Para esta misma especie se ha comprobado que la composición de las plantas de las que se alimenta puede tener repercusiones en la fecundidad y acumulación

de reservas metabólicas en los huevos, por lo que el desarrollo y eclosión de este insecto puede verse modificado espacial y estacionalmente (Iheagwam, 1983, 1985; Modder y Tamu, 1996). Se ha postulado que la cantidad de agua disponible en el medio es un factor que regula de manera positiva el desarrollo de los huevos de *Humbe tenuicomis*; en particular, cuando el agua es abundante, las hembras desarrollan hasta 55 huevos, pero cuando el agua escasea las hembras producen sólo 44 huevos (Hunter-Jones y Lambert, 1961). Por otro lado, se encontró que a 28°C los huevos de *Tmethis pulchripennis asiaticus* atraviesan por seis estadios de desarrollo en tres meses y que las hembras se comportan altamente selectivas al momento de depositar sus ootecas en el suelo (Shulov, 1952).

1.5. Conducta de oviposición de los chapulines

Se ha podido probar que el tacto es el principal de los sentidos involucrados en la selección de los sitios de oviposición de chapulines y langostas (Hafez e Ibrahim, 1965b, c). En una descripción del patrón conductual de oviposición de *Sigaus minutus* (Acrididae) bajo condiciones de laboratorio, se encontró que las antenas y los palpos bucales fueron los principales órganos involucrados en la selección del sitio (Jamieson, 1998). En otro estudio con *Zonocerus variegatus* (Pyrgomorphidae) se encontró que el ovipositor es el principal órgano en el reconocimiento de la compactación del suelo al ovipositar (McCaffery y Page, 1982), en tanto que en las patas de las hembras de *Nomadacris septemfasciata* (Acrididae) se encontraron propiorreceptores y mecanorreceptores que intervienen en la selección del sitio para ovipositar (Woodrow, 1965a). Finalmente, se ha encontrado que la conducta de oviposición de las langostas está correlacionada significativa y positivamente con cada uno de los estadios de desarrollo en el que se encuentren los huevos al interior de las hembras, por lo cual al acercarse éstos a sus últimas etapas de maduración producen un incremento en la actividad indagatoria y ovipositora (Norris, 1963).

1.6. Estrategias de sobrevivencia de los huevos

Una vez que los huevos de los chapulines entran en contacto con el medio externo están sujetos a la desecación, la depredación por himenópteros y coleópteros y al ataque de hongos (Hewitt, 1985; Dysart, 1995; Baker *et al.*, 1996;

Songa y Holliday, 1997). Las estrategias que siguen los huevos de chapulines para sobrevivir pueden ser de carácter fisiológico o mecánico y éstas, a su vez, pueden ser inducidas por las hembras o por el mismo conjunto de huevos (Chopard, 1938; Uvarov, 1977; Chapman y Joern, 1990), según se ejemplifica a continuación.

Algunos acrididos depositan sus huevos en grandes agregaciones dentro de extensas áreas de terrenos como una estrategia de defensa ante himenópteros de la familia Scelionidae (Dysart, 1995; Baker *et al.*, 1996). En esta caso, en las agregaciones superiores a 100 ootecas por m², las avispas sólo serían capaces de atacar a un bajo porcentaje de los huevos (20%), por lo que un 80% de ellos podría eclosionar. Asimismo, se ha estipulado que la eclosión simultánea en sitios de oviposición agregada o masiva puede ser el factor determinante para que especies como *Schistocerca gregaria*, *S. migratoria* y *Locusta migratoria* se transformen en plagas nocivas que atacan cultivos de importancia económica para el hombre ya que producirían una alta densidad de individuos la cual no es equiparable con la densidad de sus depredadores (Popov, 1958; Norris, 1970; Uvarov, 1977; Dysart, 1995; Baker *et al.*, 1996; Shah *et al.*, 1998).

Por otro lado, se ha reportado que la escasa vegetación en localidades semiáridas de Benin, especies como *Hieroglyphus daganensis*, *Cataloipus fuscocoeruleipes*, *Kraussaria angulifera* y *Tylotropidius gracilipes* depositan las ootecas de manera dispersa o aleatoria en el suelo, para reducir las probabilidades de ser encontradas por algún depredador y presumiblemente porque el alimento es escaso (Shah *et al.*, 1998), no obstante de este último caso no existe más aportación que corrobore la información.

En otro estudio se encontró que las hembras de *Taeniopoda eques* (Acrididae) expulsan de sus cuerpos una masa mucilaginosa en la que van inmersos los huevos (Whitman y Orsak, 1985). La puesta, al entrar en contacto con el suelo, forma un agregado con las partículas circundantes del medio que después de secarse, forma una cápsula de 2 a 3 mm de espesor que contiene a los huevos y potencialmente los protege de la desecación y de los depredadores.

Eisner *et al.* (1966) encontraron que las hembras de *Romalea microptera* tienen glándulas asociadas a los oviductos laterales, que secretan una sustancia que impregna a los huevos, la cual es responsable de los cambios en la coloración y del endurecimiento. Esto curte las membranas de los huevos y evita la desecación y el ataque de algunos escarabajos depredadores que no pueden morder la cutícula dura de los huevos. De igual forma, Hopkins *et al.* (1999) detectaron que *Melanoplus sanguinipes* secreta algunas catecolaminas involucradas en la esclerotización de los huevos que no permiten el ataque de himenópteros y del hongo *Entomophthora grylli*.

Algunas especies como *Copiphora comuta* y *Eurepa longicauda* (Tettigonidae) muestran tendencia por ovipositar en suelos compactos, lo cual potencialmente les proveen protección mecánica a los huevos (Chopard, 1938). Algunas más prefieren realizar esta función en los tallos de la vegetación herbácea con la probable finalidad de que las ninfas encuentren alimento abundante al nacer (Uvarov, 1977).

Entre las estrategias fisiológicas de los huevos para la sobrevivencia ante factores físicos destaca la diapausa, que denota el detenimiento de cualquier actividad y proceso biológico relacionado con el desarrollo embrionario y ontogenético de los insectos, también es un detenimiento metabólico de las ninfas y de los adultos de algunos chapulines (Lees, 1955). La diapausa es concebida como un periodo obligado o facultativo del desarrollo fisiológico el cual se presenta como respuesta a las bajas temperaturas del medio y concluye cuando las condiciones se tornan favorables para la eclosión de los organismos, (Church y Salt, 1952; Lees, 1955; Slifer y King, 1961; Cherill y Begon, 1989; Chapman y Joern, 1990; Dingle y Mousseau, 1994; Groeters, 1994). Los factores que rompen la diapausa en los huevos de los chapulines son el incremento de la temperatura del aire y el incremento de la humedad atmosférica y edáfica (Hamilton, 1936; Uvarov, 1977; Hunter y Gregg, 1984; Hewitt, 1985; Hilbert *et al.*, 1985; Joern y Gaines, 1990; Gehrken y Doumbia, 1996), en tanto que la duración de la diapausa en *Gryllus firmus* (Gryllidae), *Locusta migratoria*, *Oedaleus senegalensis* y

Sphingonotus carinatus (Acrididae) está regulada por el fotoperiodo (Hafez e Ibrahim, 1965a; Uvarov, 1977; Walker, 1980; Colvin y Cooter, 1995).

Hunter y Gregg (1984) encontraron que la diapausa es responsable de que se registren variaciones en el tamaño de las poblaciones australianas de *Chortoicetes terminifera*. En este caso, cuando se presentan aumentos de humedad la diapausa se rompe simultáneamente en todos los huevos provocando que se incremente considerablemente la población y que ésta se convierta en plaga.

Walker (1980), por su parte, estudió detalladamente la diapausa en los huevos de *Gryllus firmus*, cuyas hembras son capaces de realizar una mezcla de sus huevos con diferentes potenciales de diapausa y, por lo tanto, con diferencias en el tiempo de eclosión en las mismas ootecas.

Por otro lado, las hembras de varias especies de ortópteros de climas templados y con estacionalidad marcada, como *Melanoplus bivittatus* (Church y Salt, 1952), *M. differentialis* (Slifer y King, 1961) y *M. sanguinipes* (Pickford y Randell, 1969) pueden inducir la diapausa en sus huevos. Esta capacidad está regulada por un gen el cual se pudo haber fijado en las poblaciones de estos ortópteros después de la sucesión de varias generaciones.

Hilbert *et al.* (1985) analizaron el papel que desempeña la temperatura en la oviposición y la diapausa de *Melanoplus sanguinipes* obteniendo que: (1) una temperatura inferior a 20°C es el factor que inicia la oviposición de este chapulín; (2) si la temperatura baja a menos de 10°C, los huevos entran en diapausa, lo cual constituye una respuesta adaptativa a las bajas temperaturas del invierno; (3) en localidades con temperaturas de entre 18 y 19°C, la diapausa puede durar sólo tres meses, ya que lo normal es de siete a ocho meses; y (4) la diapausa es una estrategia adaptativa que permite adelantar o retrasar el nacimiento en función de la temperatura y humedad, ya que esta última asegura la existencia de la vegetación de la cual se alimentarán las ninfas de los primeros estadios.

Se ha reportado que en pastizales con abundante y diversa vegetación, *Chorthippus parallelus* y *C. brunneus* sometidos a una temperatura de 30°C, son capaces de ovipositar huevos de tallas pequeñas (3 a 4 mm) y de rápida eclosión

y desarrollo lo cual implica la inexistencia de diapausa (Sibly y Monk, 1987; Grant *et al.*, 1993).

La diapausa es responsable de la coloración que adquieren las ninfas de *Oedaleus senegalensis*, especie en la que la duración de este proceso está en función de la desecación y de la morfología de las ootecas (Colvin y Cooter, 1995; Colvin, 1996). Cuando el aire de la localidad es seco deshidrata a las ootecas y se produce un estadio diapáusico que dura aproximadamente cuatro meses y produce chapulines café. Por el contrario, los huevos procedentes de ootecas oblicuas presentan un bajo potencial diapáusico y las ninfas eclosionan de manera rápida y su coloración es verde.

Los huevos que no entran en diapausa continúan su desarrollo embrionario de manera rápida, pero son incapaces de soportar la desecación y las variaciones de temperatura (Uvarov, 1966; Hewitt, 1985; Songa y Holliday, 1997).

1.7. La heterogeneidad espacial en el Pedregal de San Ángel

En México los matorrales xerófilos ocupan cerca del 40% de la superficie del territorio (Rzedowski, 1978). La reserva del Pedregal de San Ángel, que en lo sucesivo se le denominará "reserva del Pedregal", está localizada en el *campus* principal de la Universidad Nacional Autónoma de México y presenta una vegetación de este tipo (Rzedowski, 1978). Esta comunidad es atípica en relación con otros matorrales xerófilos, ya que éstos generalmente se distribuyen en lugares de clima seco y con precipitación media anual menor de 700 mm (Rzedowski, 1978), en tanto que la reserva posee un clima templado con precipitación media anual de 835.2 mm (F. César-García, com. pers.).

La reserva presenta una topografía muy accidentada, caracterizada por la presencia de promontorios rocosos, grietas, hoyos y sitios planos donde la profundidad del suelo es somera (Cano-Santana, 1994). La variación topográfica facilita la multiplicación de nichos y ha promovido el mantenimiento de una alta diversidad de plantas (Rzedowski, 1954; Álvarez *et al.*, 1982). Se ha sugerido que la topografía puede determinar las características de distribución y abundancia de ciertas especies vegetales determinando la existencia de dos tipos de sitios contrastantes: (1) *sitios planos* ubicados en las áreas menos accidentadas, con

terrenos completamente planos o con promontorios rocosos de menos de 1.50 m, o bien, con grietas y hoyos de menos de 1.50 m de profundidad, y (2) *sitios abruptos*, distribuidos en áreas con topografía marcadamente accidentada, con grietas y hoyos profundos y/o con altos promontorios rocosos o variaciones en el terreno mayores a 1.50 m (Cano-Santana, 1994).

La heterogeneidad espacial que ofrece la reserva parece estar asociada con un desarrollo diferencial de especies arbóreas. Los *sitios abruptos* tienen una mayor cobertura de plantas arbóreas razón por la cual presentan un aspecto más cerrado en la vegetación y los *sitios planos* un aspecto más abierto (Cano-Santana, 1994).

1.8. El papel de *Sphenarium purpurascens* en el Pedregal

A *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae) se le ha considerado como el herbívoro más importante en la reserva, debido al gran tamaño que alcanzan sus poblaciones (Cano-Santana, 1994, 1997). En julio de 1990 y 1991 se observaron 22.0 y 22.8 ind/m², respectivamente (Cano-Santana, 1994). Además, posee un amplio ámbito alimenticio, en la reserva es herbívoro de al menos 43 especies de plantas, entre las que se encuentran las compuestas *Eupatorium petiolare*, *Dahlia coccinea*, *Montanoa tomentosa*, *Gnaphalium brachypterum*, *Senecio praecox*, *Stevia ovata* y *Verbesina virgata*, así como las Loganiaceae *Buddleia cordata* y *B. parviflora*, entre otras especies (Cano-Santana, 1994; Cano-Santana y Oyama, 1992, 1994; Mendoza y Tovar, 1996). Por otro lado, durante julio de 1991 *S. purpurascens* representó el 52.4% de la biomasa seca total de artrópodos epífitos, la cual se incrementó al 95% en octubre del mismo año (Rios-Casanova, 1993; Rios-Casanova y Cano-Santana, 1994).

Este chapulín es responsable de los altos niveles de daños florales y foliares que experimentan varias plantas como resultado de su actividad alimenticia. Por ejemplo, se determinó que, en un periodo de 40 días, los niveles de remoción floral fueron de un 9.9% en *Montanoa tomentosa* y hasta un 29.45% en *Salvia mexicana* (Oyama *et al.*, 1994), los cuales probablemente fueron ocasionados por este insecto. Se ha observado que los mayores niveles de daño floral se registran

en *Dahlia coccinea* y *Verbesina virgata* como el resultado de la gran actividad de *Sphenarium purpurascens* (C. Anaya, com. pers.).

Se ha calculado que esta especie consume del 0.5 al 1% de la PPNA del Pedregal, además su productividad secundaria se encuentra entre los valores más altos que se han registrado para ortópteros (Cano-Santana, 1994). Este insecto ocupa un lugar intermedio en las cadenas alimenticias ya que es herbívoro y presa, por lo que se ha postulado que el funcionamiento de la reserva sería diferente si éste no existiera (Cano-Santana, 1994).

Estudios realizados sobre su demografía indican que la población es muy poco afectada por la heterogeneidad ambiental (Camacho-Castillo, 1999). Aspectos tales como la densidad de sus huevos, fecundidad, tasa reproductiva neta, densidad máxima de ninfas, fenología del desarrollo ninfal y periodos de eclosión, no registran diferencias significativas entre los sitios *planos* y *abruptos* dentro de la reserva. En cambio, las ninfas de sitios *abruptos* con sombra presentan mayor mortalidad.

Sphenarium purpurascens es un chapulín que oviposita en el suelo (Serrano-Limón y Ramos-Elorduy, 1989) y no se ha reportado ningún estudio con enfoque ecológico que aborde la dinámica de oviposición de esta especie bajo las condiciones que ofrece la reserva del Pedregal.

Considerando la importancia de este chapulín en la localidad resulta importante conocer: (1) los factores ambientales que determinan la selección y preferencias por los sitios de oviposición, (2) las etapas del desarrollo de sus huevos, (3) la conducta de las hembras al seleccionar sus sitios de oviposición, (4) el patrón de distribución espacial de sus ootecas en los diferentes ambientes de la reserva y (5) las principales características que poseen los suelos donde esta especie oviposita.

II. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

Este estudio pretende determinar los factores ecológicos que afectan la selección de sitios de oviposición de *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae), tales como la humedad y la textura del suelo, así como la topografía y la vegetación de la reserva del Pedregal de San Ángel. Los objetivos particulares son los siguientes:

1. Conocer la abundancia y el patrón de distribución espacial de las ootecas de *Sphenarium purpurascens* en función de la topografía y la vegetación.
2. Conocer las relaciones morfométricas de las ootecas y los huevos de *S. purpurascens*. Así como su variación entre sitios contrastantes.
3. Determinar las características fisicoquímicas de los suelos de los sitios que son seleccionados por esta especie para ovipositar.
4. Identificar los factores que influyen negativamente en el proceso de oviposición de este insecto.
5. Determinar el patrón temporal de desarrollo de los huevos en el cuerpo de las hembras.
6. Conocer la conducta de oviposición de las hembras.
7. Conocer la variación morfológica de las ootecas de *S. purpurascens*.

Se espera que la selección del sitio de oviposición por parte de las hembras de *Sphenarium purpurascens* sea afectada por la heterogeneidad de la reserva del Pedregal en el sentido que proponen las siguientes hipótesis:

- a. Si los *sitios planos* se caracterizan por recibir gran cantidad de radiación solar durante todo el año y además, durante la estación lluviosa presentan una mayor biomasa aérea de plantas herbáceas, la cual puede ser ampliamente aprovechada por este chapulín para su consumo y puede producir un efecto positivo en el potencial reproductivo de la especie como lo han propuesto Mendoza y Tovar (1996) y para otras especies de chapulines Nath y Haldar (1993), entonces la preferencia por tales sitios se verá reflejada en una alta densidad de ootecas puestas en el suelo por unidad de muestreo.
- b. Si los *sitios planos* presentan bajos niveles de humedad durante la estación seca, entonces *Sphenarium purpurascens* preferirá ovipositar en ellos, pues se podría reducir el riesgo de depredación y parasitación por hongos, bacterias y/o nemátodos, tal como se ha probado para otros chapulines (Mahmood y Qazi, 1989; Stock y Camino, 1992; Hopkins *et al.*, 1999).

- c. Si en los *sitios abruptos* existe una mayor acumulación de hojarasca que se incorpora al suelo mediante diversos procesos y agentes de descomposición produciendo suelos ricos en materia orgánica, arcilla y humedad (obs. pers.), entonces *S. purpurascens* evitará ovipositar en ellos. Se ha reportado que los ortópteros que ovipositan en el suelo buscan cualidades texturales donde predominen las arenas, dado que éste es un factor que determina la formación adecuada de las paredes de sus ootecas y permite la salida de las ninfas al exterior, sin riesgo de quedar atrapadas en suelos arcillosos que retienen altos niveles de humedad (Parihar, 1984; Mahmood y Qazi, 1989).
- d. Si en los *sitios abruptos* la vegetación arbórea promueve sombra y bajas temperaturas diurnas, entonces se espera que *S. purpurascens* evite ovipositar en ellos, ya que es un organismo poiquilotermo y estos factores pueden dañar o matar a los huevos, o bien, reducir la duración de la diapausa y desacelerar el proceso de embriogénesis, tal como se ha propuesto para otras especies de chapulines (Mukerji y Braun, 1988; Cherill y Begon, 1989, 1991; Cheke, 1990). Para *S. purpurascens* la presencia de vegetación arbórea puede ser una presión de selección negativa en contra de su adecuación, lo cual se evidenciaría con la presencia de una alta mortalidad durante sus primeros estadios ninfales (Camacho-Castillo, 1999), tallas pequeñas de adultos y huevos, además de producción de ootecas con pocos huevos.
- e. Se espera encontrar diferencias en las características fisicoquímicas edáficas entre los sitios que son seleccionados para ovipositar y los que no son elegidos para este fin. Es posible que esta especie seleccione micrositos en suelos con bajo porcentaje de materia orgánica, debido a que los procesos de descomposición pueden afectar negativamente a la fisiología de sus huevos. De igual forma, se espera que esta especie prefiera ovipositar en suelos con textura arenosa, tal como se ha reportado para otras especies de chapulines (Woodrow, 1965b; Whitman y Orsak, 1985; Glue, 1990; Langmaack, 1997; Jamieson, 1998).

III. HISTORIA NATURAL DE *SPHENARIUM PURPURASCENS*

3.1. Distribución geográfica y morfología

La Familia Pyrgomorphidae es una de las más antiguas dentro del orden Orthoptera, puesto que se tienen registros del Cretácico temprano y posiblemente se originó en el centro de Gondwana (Kevan, 1977a, b). En la actualidad los representantes de la Familia se encuentran en el sureste de África, sur de Asia, centro y Sudamérica (Kevan, 1977b). En América está representada por cuatro tribus de ortópteros tropicales, una de ellas es Sphenariini que comprende a la subtribu Sphenariina en la cual queda asentada la especie *Sphenarium purpurascens* descrita por Charpentier en 1842 (Navarro-Nava, 1999). El género *Sphenarium* fue estudiado por Bolívar (1909) en su monografía de Pírgomorfinos. Este género comprende cerca de una docena de especies o morfos muy relacionados los cuales pueden ser diferenciados al disectar su genitalia (Márquez, 1962). En México a *Sphenarium purpurascens* se le conoce como "chapulín", del náhuatl *chapolin* (Cano-Santana, 1995). Es probable que los aztecas lo conocieran como *tlalchapolin* o "chapulín de tierra", llamado así por carecer de alas y sólo caminar sobre la tierra (Cano-Santana, 1995). Actualmente, en el Valle de México es el ortóptero más abundante y se le conoce como "chapulín de la milpa" ya que puede encontrarse en aquellas regiones en donde se cultiva el maíz (*Zea mays* L.) (Conconi, 1982; Serrano-Limón y Ramos-Elorduy, 1989; Méndez-Tolentino, 1992; Navarro-Nava, 1999).

Sphenarium purpurascens es un chapulín pírgomórfido que presenta el fastigio simétricamente dividido por una línea media, posee cuerpo robusto y fusiforme esto es, aguzado hacia los extremos anterior y posterior, el pronoto tiene forma de silla de montar, es convexo, presenta una fina quilla longitudinal y presenta alas vestigiales que llegan a alcanzar los tímpanos del primer segmento abdominal (Morón y Terrón, 1988; Serrano-Limón y Ramos-Elorduy, 1989). Los adultos presentan un dimorfismo sexual marcado, las hembras presentan un meso y metanoto más anchos que los machos. En el extremo del abdomen de las hembras se puede observar el aparato ovipositor conformado por cuatro valvas. A

las valvas se les reconoce como relictos evolutivos de el último par de apéndices no ambulacrales presentes en los segmentos X y XI del abdomen (Uvarov, 1977). Estas valvas tienen forma de tenazas muy esclerosadas y diminutas, que están cubiertas con abundantes sensilas, por lo que poseen especial importancia como órganos táctiles y de excavación (Jamieson, 1998). La forma de la cabeza es triangular y en las hembras adultas es más grande, las antenas más cortas, los ojos más pequeños y los fémora de las patas más delgados que los machos. En los machos existen dos variantes de la forma del abdomen, uno de los cuales es más elongado que el otro, motivo por el cual se puede prestar a ser confundido con hembras, además este organismo también presenta variación en el patrón de coloración (verde, negro, gris o café), aparentemente en respuesta al tipo de vegetación en donde se desarrolle (Cueva-Del Castillo, 1994; Cueva Del Castillo y Cano-Santana, 2001).

Sphenarium purpurascens presenta una amplia distribución geográfica en el Centro, Sur y Occidente de la República Mexicana en estados como Oaxaca, Guerrero, Michoacán, Jalisco, Veracruz, Puebla, Tlaxcala, Hidalgo, Morelos, Distrito Federal, Estado de México y probablemente se extiende hasta algunas zonas de Chiapas y Tabasco (Márquez, 1962; Méndez-Tolentino, 1992; Rojas-Ramírez, 1994; Alfaro-Lemus, 1995; Pérez y Gil, 1998; Navarro-Nava, 1999), así como en Guatemala y Honduras (Kevan, 1977b).

3.2. Ecología y comportamiento

Sphenarium purpurascens ocupa un lugar trófico intermedio en las cadenas alimenticias de la reserva del Pedregal (Cano-Santana, 1987, 1994). Sus principales depredadores son varias especies de arañas, en especial las que tejen sus trampas en el follaje, entre las que destaca *Neoscona oaxacensis*, la especie más conspicua (Cano-Santana, 1994), algunas especies de aves (M.C. Arizmendi, com. pers.) así como varias especies de mamíferos (J.C. Chávez-Tovar, com. pers.). No obstante, se ignoran datos cuantitativos que describan cuales son los principales depredadores y tasas de mortalidad producidas por estos.

Se ha observado que 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). A este organismo se le encuentra sobre las hojas, prácticamente distribuido de manera uniforme sobre las plantas, aunque en las mañanas, suelen agregarse en zonas más soleadas (Serrano-Limón y Ramos-Elorduy, 1989). En observaciones de campo se ha encontrado que durante los días muy nublados y fríos este chapulín tiende a descender de la vegetación y permanece en las base de las plantas y al ir incrementándose la temperatura del viento tiende a ascender por los tallos y postrarse en las hojas (obs. pers.).

Mendoza y Tovar (1996) estudiaron el comportamiento de forrajeo y uso de la vegetación en la reserva del Pedregal encontraron que éste chapulín es generalista pues encuentra alimento en al menos 43 especies de plantas mostrando preferencias hacia algunas de ellas, pues le observaron desplazándose de planta en planta seleccionando su alimento. Además, la vegetación no solo es empleada como alimento, sino que también es empleada para otras actividades como protección, termorregulación, o apareamiento. Las especies empleadas para estos propósitos son: *Opuntia tomentosa*, *Manfreda brachystachya* y *Muhlenbergia robusta*. Ellos sugieren que las preferencias de asentamiento por estas especies está motivada por la disminución en la densidad de las especies anuales y una mayor presencia de las perennes.

En los trabajos de Cueva del Castillo (1994) y Cueva del Castillo *et al.* (1999) se describió la conducta de apareamiento, donde destaca el reporte de una conducta de rechazo en las hembras jóvenes, una conducta de resguardo post-cópula en los machos y la presencia de conductas agresivas de desplazamiento entre los machos por el acceso a las hembras.

3.3. Ciclo de vida

Sphenarium purpurascens es un insecto paurometábolo que en la reserva del Pedregal presenta cinco estadios de desarrollo; las ninfas eclosionan a fines de mayo y principios de junio en tanto que los adultos aparecen en septiembre y desaparecen a finales de diciembre (Márquez, 1968; Cano-Santana y Oyama, 1992). Algunas poblaciones de este insecto en Puebla registran siete estadios (Méndez-Tolentino, 1992; Méndez y Montoya, 1993). En la reserva del Pedregal

los cinco estadios ninfales pueden ser reconocidos por el tamaño del cuerpo y el tamaño de la cabeza (Serrano-Limón y Ramos-Elorduy, 1989; Cano-Santana, 1994; 1997). Bajo condiciones de laboratorio, las ninfas de primer estadio tardan en pasar al siguiente estadio $15.5 \pm e.e. 0.5$ días, las de segundo 12.5 ± 0.4 días, las de tercero 13.9 ± 0.5 días, en tanto que las de cuarto y quinto tardan 21.0 ± 0.4 y 23.5 ± 0.4 días, respectivamente, mientras que la longevidad de los adultos es de 86.4 ± 1.3 días (Serrano-Limón y Ramos-Elorduy, 1989). *Sphenarium purpurascens* es una especie univoltina, su ciclo de vida dura 252.4 días y al final las hembras ovipositan una ooteca con 29 huevos en promedio (Serrano-Limón y Ramos-Elorduy, 1989; Camacho-Castillo, 1999). La ooteca es depositada entre 1.5 y 3 cm de profundidad en el suelo (Serrano-Limón y Ramos-Elorduy, 1989; Méndez y Montoya, 1993), permanece en el suelo por más de cinco meses (166 días) y es capaz de soportar ahí cambios extremos de temperatura, la sequía y la deshidratación (obs. pers.). Se ha sugerido que las hembras tienen preferencias para ovipositar en sitios específicos en función del tipo de tipo de vegetación, cantidad de luz, el tipo de suelo y la cantidad de materia orgánica (Camacho-Castillo, 1999).

IV. SITIO DE ESTUDIO

4.1. Localización

La reserva del Pedregal de San Ángel se encuentra localizada al suroeste de la ciudad de México (19° 17' N, 99° 11' O) a 2300 m de altitud dentro del *campus* principal de la Universidad Nacional Autónoma de México. El derrame original del Xitle, que originó al Pedregal de San Ángel estaba delimitado al S por el macizo central del Ajusco y al O por la Sierra de las Cruces, con una distribución altitudinal de los 2250 hasta los 3100 m (Rzedowski, 1954; Álvarez *et al.*, 1982). Se cree que originalmente la extensión del derrame de lava era de 80 km² pero actualmente la zona de reserva ocupa un área de 176 ha (UNAM, 1997).

4.2. Clima y estacionalidad

Con datos de precipitación y temperatura de 1963 a 1997 (F. César-García, com. pers.) se ha determinado que el clima de la reserva del Pedregal, según la clasificación de Köppen modificada por García (1964) es Cb(w₁)(w) templado subhúmedo con régimen de lluvias de verano. La temperatura media anual es de 16.1°C con variaciones extremas que oscilan entre -5 y 33°C. La precipitación promedio anual de 835.2 mm, con variaciones entre los 609.6 mm (en 1982) a 1124.7 mm (en 1976). La reserva posee una estacionalidad marcada, con una temporada seca de noviembre a abril y una estación lluviosa que inicia de forma moderada en mayo, tiene un valor máximo en julio y hacia octubre la precipitación descende (F. César-García, com. pers.). En la reserva los vientos predominantes provienen del NNO, sin embargo los más fuertes provienen del NE y, por lo general, la humedad absoluta del aire es baja (Rzedowski, 1954; Soberón *et al.*, 1991). En el año de estudio (1999) las lluvias se iniciaron de forma moderada en abril, presentaron un pico máximo en octubre y se terminaron en noviembre (Fig. 4.1). Por su parte, las temperaturas medias mensuales oscilaron entre 10 a 15°C de enero a abril, en mayo la temperatura registró su máximo y posteriormente descendió a menos de 10°C en diciembre (Fig. 4.1).

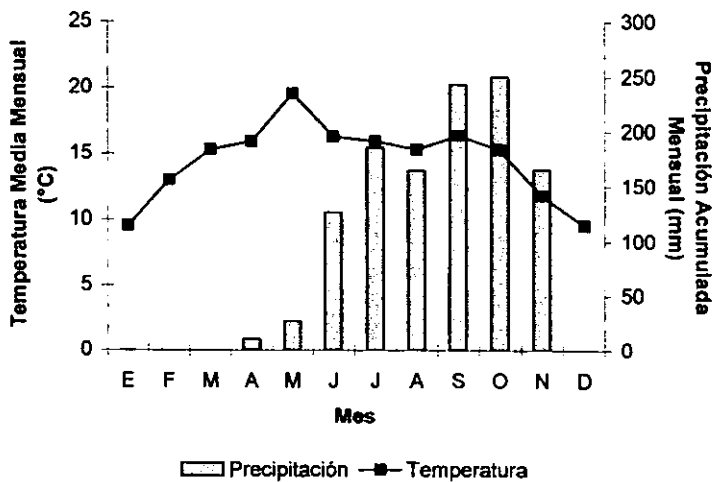


Figura 4.1. Diagrama de variación de temperatura promedio mensual (°C) y precipitación acumulada mensual (mm) en la reserva del Pedregal de San Ángel durante 1999. Datos del Laboratorio de Meteorología y Edafología del Colegio de Geografía, Facultad de Filosofía y Letras, Universidad Nacional Autónoma de México, D.F.

4.3. Geología y suelo

El Pedregal de San Ángel se originó a partir de la erupción del volcán Xitle y conos adyacentes hace aproximadamente 2000 años (Carrillo, 1995; Lenz, 1996). La lava al solidificarse formó un sustrato heterogéneo; formado por grietas, hoyos, planos y promontorios rocosos (Enciso de la Vega, 1979; Álvarez *et al.*, 1982). El espesor del sustrato varía de 50 cm a 10 m (Enciso de la Vega, 1979) y está conformado por basalto gris oscuro con microcristales de olivino (Rzedowski, 1954).

Los suelos del Pedregal se caracterizan por ser arenosos-limosos, moderadamente ácidos, con gran cantidad de materia orgánica, potasio, y calcio, son pobres en nitrógeno y fósforo aprovechables; son de origen eólico, orgánico, así como de acarreos aluviales o humanos (Rzedowski, 1954). En algunos sitios dentro de la reserva es frecuente observar cierto grado de perturbación del suelo misma que está representada por la presencia de depósitos de basura inorgánica y restos de materiales de construcción (cascajo) que se van acumulando sobre el suelo y posteriormente se invaden de vegetación ruderal dominada por el pasto *Pennisetum clandestinum*. Estas fuentes de perturbación son debidas a la actividad humana y escaso control sobre algunas zonas (obs. pers.). Se ha sugerido que la mayor acumulación del suelo se registra en grietas, fisuras y depresiones del terreno (Cano-Santana, 1994). Estudios preliminares indican que su espesor promedio es de 4.50 ± 0.27 cm (intervalo 0-40.0 cm) (Cano-Santana y Meave, 1996) y no se registran horizontes (Rzedowski, 1954).

4.4. Topografía

La topografía de la reserva es, en general, accidentada. No obstante, como ya se mencionó, se pueden encontrar zonas con accidentes topográficos poco profundos con oquedades poco pronunciadas o zonas completamente planas (Cano-Santana, 1994) de modo que, en la reserva existen dos tipos de sitios contrastantes en la topografía: *sitios planos* y *sitios abruptos*. La distribución de estos sitios en la reserva del Pedregal no es homogénea, sino que se presenta como un mosaico en el área que esta comprende.

4.5. Vegetación

La vegetación en el Pedregal ha sido considerada como un matorral xerófilo (Rzedowski, 1978). Las especies más importantes en términos de su aportación a la PPNA de la reserva son: *Verbesina virgata*, *Muhlenbergia robusta*, *Buddleia cordata*, *Dahlia coccinea*, *Echeveria gibbiflora*, *Manfreda brachystachya*, *Senecio praecox*, *Cissus sicyoides*, *Buddleia parviflora*, *Eupatorium petiolare*, *Eysenhardtia polystachya*, *Dodonaea viscosa*, *Stevia salicifolia*, *Dioscorea galeottiana*, *Opuntia tomentosa*, *Montanoa tomentosa*, *Baccharis ramulosa* y *Brickellia veronicaefolia* (Cano-Santana, 1994) que coexisten conformando una asociación vegetal denominada *Senecionetum praecosis* (Rzedowski, 1954). En este sitio se puede observar un estrato herbáceo bien desarrollado, un estrato arbustivo de menor importancia y algunos elementos arbóreos.

La heterogeneidad y riqueza florística que se encuentra en la reserva del Pedregal es debida en gran medida a la heterogeneidad topográfica, la cual permite albergar una gran cantidad de micro y macroambientes, los cuales promueven el establecimiento de una gran cantidad de especies vegetales con diferentes requerimientos ambientales (Álvarez *et al.*, 1982).

La posición que ocupa reserva del Pedregal, se da en una zona de confluencia entre dos zonas biogeográficas, la Neártica y la Neotropical, lo cual es un factor que interviene en la riqueza de especies vegetales, no solamente para la localidad; también para toda la zona meridional de la República Mexicana, por lo que conforma una región de gran riqueza en cuanto a flora se refiere (Rzedowski y Rzedowski, 1979). Tomando en cuenta solo a plantas con flores, se ha reportado que en la reserva del Pedregal existen 302 especies, agrupadas en 61 familias (Valiente-Banuet y De Luna, 1990).

V. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1. Topografía, vegetación y densidad de huevos

5.1.1. *Selección de sitios.* En enero de 1999 se seleccionaron sitios usando dos criterios, (1) la topografía (*sitios planos y abruptos*) y (2) la composición de especies vegetales que en ellos se desarrolla. Se ubicaron sitios planos abiertos dominados por el "zacatón" *Muhlenbergia robusta* (Gramineae) (*sitios Mr*), así como sitios planos, abiertos y perturbados por acumulación de basura y cascajo con dominancia de *Pennisetum clandestinum* (Gramineae) (*sitios Pc*). Así mismo, se seleccionaron dos tipos de sitios abruptos: (1) *grietas* (*sitios G*), que son formaciones elongadas estrechas de menos de 5 m de ancho, originadas de fracturas del basalto de longitud y profundidad variable (Enciso de la Vega, 1979); y (2) *hoyos* (*sitios H*), que son formaciones geológicas resultado de la acumulación de gases desprendidos del magma, que tienden a formar una bóveda de pocos centímetros de grosor, cuyo techo al colapsarse, origina una oquedad o depresión en el terreno, la cual tiende a adquirir figura circular de diámetros y profundidades variables (Enciso de la Vega, 1979). Los *sitios abruptos* se caracterizaron por una vegetación arbórea evidente, bien desarrollada y diversa produciendo un paisaje de aspecto "cerrado" (Cano-Santana, 1994). Se seleccionaron sitios *H* y *G* en donde se presentara una alta dominancia de *Eupatorium petiolare* (Compositae) y *Dodonaea viscosa* (Sapindaceae). En sitios planos *Mr* y *Pc* se delimitaron áreas de 30 × 30 m² y se establecieron cinco réplicas para cada uno. Para sitios abruptos se tuvieron seis réplicas repartidas equitativamente (tres y tres) entre *H* y *G*. (Tabla 5.1).

5.1.2. *Muestreo para la densidad de ootecas.* Para conocer la densidad de ootecas y huevos de esta especie, así como para obtener muestras de suelo para análisis edáficos, del 31 de enero al 15 de mayo de 1999 se colectaron aleatoriamente en cada sitio 20 muestras de suelo de 20 × 20 cm² y una profundidad de 5 cm o hasta encontrar sustrato rocoso. Si el cuadro al azar caía en un sitio con roca basáltica sin suelo desarrollado o muy somero (< 2 cm de profundidad), este no era considerado para el muestreo y se le sustituía con otro.

Tabla 5.1 Criterios topográficos y de vegetación empleados para la selección de los sitios de estudio y muestreo de ootecas de *Sphenarium purpurascens* en la reserva del Pedregal de San Ángel durante 1999. *n*= número de réplicas.

Topografía y grado de disturbio	Especie vegetal dominante	Área (m ²)	<i>n</i>	Clave
Plano Conservado	<i>Muhlenbergia robusta</i>	900	5	<i>Mr</i>
Plano Perturbado	<i>Pennisetum clandestinum</i>	900	5	<i>Pc</i>
Hoyos Conservados	<i>Eupatorium petiolare</i> y <i>Dodonaea viscosa</i>	490	3	<i>H</i>
Grietas Conservadas	<i>Eupatorium petiolare</i> y <i>Dodonaea viscosa</i>	62.5	3	<i>G</i>

En todos los casos previo a la extracción de suelo se registró la compactación con un penetrómetro de cono marca Dickey-John Co. Cada muestra de suelo se colocó en bolsas de plástico, se etiquetó, se trasladó al laboratorio y se tamizó en una malla de 3 mm de apertura para extraer las ootecas ahí presentes. Las muestras fueron almacenadas para realizar posteriores análisis edafológicos. A cada ooteca encontrada se le registró (1) el peso fresco; (2) su longitud y (3) su anchura en su parte media y (4) se calculó el volumen de las ootecas empleando los datos de longitud y anchura asumiendo que poseen forma cilíndrica. Posteriormente, se disectaron sumergiéndolas en una solución de hipoclorito de sodio al 10% durante 12 h (Serrano-Limón y Ramos-Elorduy, 1989), con la finalidad de facilitar la separación de los huevos. Una vez disgregadas las ootecas se aplicó solución salina al 7%, para evitar la desecación de los huevos y facilitar su manejo. Se cuantificó el número de huevos en cada ooteca y se hicieron mediciones de cada huevo registrándose la longitud de cada uno de ellos con un vernier digital marca Mitutoyo Co.

5.1.3. *Análisis de datos.* Se compararon las distribuciones de frecuencias de ootecas y huevos entre pares de sitios con pruebas de χ^2 esperando una equidistribución, a fin de evitar un error de tipo I se aplicó una corrección de Bonferroni (Zar, 1984; Rice, 1989; Sokal y Rohlf, 1995).

Se hicieron las siguientes correlaciones: (1) peso fresco vs volumen (2) número de huevos vs volumen, (3) número de huevos vs peso fresco, (4) largo de los huevos vs volumen, y (5) largo de los huevos vs peso fresco.

Se determinó el efecto del sitio sobre (1) el número de huevos por ooteca, (2) la longitud de los huevos y (3) el volumen de las ootecas mediante análisis de varianza (ANDeVA) de una vía (Zar, 1984). Cuando hubo un efecto significativo del sitio se aplicó una prueba de Tukey para determinar las diferencias entre sitios.

5.2. Patrones de distribución espacial

5.2.1. *Censo y mapeo*. Se censaron las ootecas depositadas en 16 parcelas de 10 × 10 m² localizadas en cuatro sitios *Mr* y en seis parcelas de las mismas dimensiones localizadas en dos sitios *Pc*. La selección de las parcelas del censo se realizó con base a las altas densidades de ootecas en dichos sitios. En cada parcela se tomaron muestras de 100 × 100 × 5 cm³ de suelo, las cuales se tamizaron *in situ*. Se registró la topografía del sitio (grietas, rocas y secciones de caminos), también se registraron las especies vegetales perennes mayores a 50 cm de alto presentes en cada parcela (Apéndices 1 y 2).

5.2.2. *Análisis de datos*. Para determinar el patrón de distribución espacial de las ootecas dentro de cada parcela de 100 m² se calculó la razón s^2/\bar{x} y posteriormente una distribución de probabilidades Poisson (Kennet, 1973) mediante la siguiente fórmula:

$$P(x) = \frac{e^{-\mu} \mu^x}{x!}$$

donde μ es número promedio de eventos en un intervalo dado mayor a cero (número de ootecas/m²) y $x = 0, 1, 2, \dots$

Con los términos obtenidos de la serie de distribución Poisson y los datos observados del muestreo se aplicó una prueba de χ^2 para determinar la existencia de diferencias significativas entre ambas. La comprobación de los datos se realizó con una prueba de *t* para asegurar que el patrón de distribución fuese correcto (Kennet, 1973; Southwood, 1978; Zar, 1984).

Además, en cada parcela con *Muhlenbergia robusta* se calculó el índice de asociación (C) entre ootecas y plantas perennes para lo cual se aplicó una tabla de contingencia de 2 x 2, estructurada como se muestra a continuación (Krebs, 1985):

PLANTA PERENNE	OOTECA		Total
	Presente	Ausente	
Presente	a	b	$R_1 = (a+b)$
Ausente	c	d	$R_2 = (c+d)$
Total	$C_1 = (a+c)$	$C_2 = (b+d)$	$T = R_1 + R_2 = C_1 + C_2$

donde *a* es el número de cuadros con presencia de ootecas y plantas, *b* es el número de cuadros sólo con plantas, *c* es el número de cuadros sólo con ootecas y *d* es el número de cuadros sin plantas y sin ootecas. Se aplicó una prueba de χ^2 para comprobar si existía alguna asociación entre las plantas perennes y las ootecas (Krebs, 1985).

5.3. Análisis edáfico

Se compararon las propiedades fisicoquímicas entre las muestras con y sin ootecas y también entre tipos de sitios. Los análisis edáficos se realizaron para 28 muestras con ootecas y 40 carentes de ellas seleccionadas al azar de las muestras colectadas. En el Apéndice 3 se detallan las técnicas empleadas para el análisis edáfico.

5.3.1. Preparación de las muestras. Se llevó a cabo el secado, la molienda y el tamizado de las muestras.

5.3.2. Color. La determinación de este parámetro se realizó en seco y húmedo por comparación empleando las tablas de color de Munsell (1992).

5.3.3. Densidad aparente (D.A.). Esta característica fue valorada siguiendo el método de la probeta (Baver y Gardenier, 1980; Redondo-Arámburo, 1988).

5.3.4. Densidad real (D.R.). Esta característica se evaluó empleando el método del picnómetro (Baver y Gardenier, 1980; Gandoy-Bernasconi, 1991).

5.3.5. Porosidad (%P). El porcentaje de porosidad se evaluó mediante la siguiente ecuación:

$$\%P = \left(1 - \left(\frac{D.A.}{D.R.} \right) \right) 100$$

5.3.6. *Textura*. La textura se evaluó empleando el método del hidrómetro de Bouyoucos (1927).

5.3.7. *Estructura*. La estructura se valoró directamente en el campo de acuerdo con la terminología del manual de Cuanalo de la Cerda (1990).

5.3.8. *Humedad*. Se empleó el método de secado en estufa (Redondo-Arámburo, 1988; Gandoy-Bemasconi, 1991).

5.3.9. *pH*. Se determinó en el laboratorio empleando un potenciómetro Black Zeromatic con electrodos de vidrio y un buffer 1N pH 7 para ajustar las lecturas. También se usó una mezcla de suelo y agua destilada hervida en relación 1:2.5 y una solución de cloruro de potasio (KCl) 1N pH 7 relación 1:2.5.

5.3.10. *Materia orgánica*. La materia orgánica se evaluó en el laboratorio mediante el método de Walkley y Black (1934).

5.3.11. *Análisis estadísticos*. Se aplicaron ANdeVAs de dos vías para determinar el efecto del tipo de sitio y del uso para la oviposición (presencia/ausencia de ootecas) sobre todas las variables edáficas (excepto color y estructura). Para ello las variables porcentuales (porosidad, textura, humedad y materia orgánica) fueron corregidas como $X' = \arcsen \sqrt{\frac{\%}{100}}$ (Zar, 1984). Cuando se encontraron diferencias significativas, se aplicó una prueba de Tukey para determinar las diferencias entre tratamientos. Adicionalmente, se realizó un análisis de regresión para determinar el peso relativo de cada variable edáfica en la selección del sitio de oviposición (0: no seleccionado y 1: si usado). Finalmente, para entender las relaciones entre las variables edáficas estudiadas se construyó una matriz de correlación.

5.4. Factores que afectan la oviposición

5.4.1. *Cultivo*. Con el objeto de tener hembras grávidas para ensayos experimentales, de mayo a junio de 1999, se realizaron colectas semanales de ninfas de cuarto y quinto estadio, identificando a éstos por el tamaño de su cabeza (Cano-Santana, 1994, 1997).

A las ninfas se les agrupó por cohortes en cajas de plástico transparente de 40 cm de largo x 20 cm de ancho y 20 cm de altura. Cuando alcanzaron la edad adulta los organismos de ambos sexos se colocaron en una caja de vidrio de 50 cm de

largo x 25 cm de ancho y 25 cm de altura, previamente acondicionada con suelo del Pedregal. A los ejemplares se les proporcionó agua y alimento *ad libitum* conformado por las especies vegetales que aparecen en la Tabla 5.2 y por las cuales *S. purpurascens* muestra preferencia para alimentarse en laboratorio (Mendoza y Tovar, 1996).

Tabla 5.2. Especies vegetales de la reserva del Pedregal de San Ángel utilizadas para alimentación en laboratorio de *Sphenarium purpurascens* (Mendoza y Tovar, 1996).

Familia	Especie
AMARYLLIDACEAE	<i>Manfreda brachystachya</i>
	<i>Dahlia coccinea</i>
	<i>Eupatorium petiolare</i>
COMPOSITAE	<i>Senecio praecox</i>
	<i>Stevia ovata</i>
	<i>Verbesina virgata</i>
DIOSCOREACEAE	<i>Dioscorea galeottiana</i>
HYDROPHYLLACEAE	<i>Wigandia urens</i>
LABIATE	<i>Salvia mexicana</i>
LOGANIACEAE	<i>Buddleia cordata</i>
NYCTAGINACEAE	<i>Mirabilis jalapa</i>
VITACEAE	<i>Cissus sicyoides</i>

En el cultivo se observó la formación de parejas de apareo, las cuales se emplearon en los ensayos experimentales.

5.4.2. *Efecto de la humedad.* Para determinar el efecto de la humedad en las preferencias de oviposición a una caja de vidrio de 50 x 25 x 25 cm se le colocó 5 cm de suelo de la reserva sin esterilizar, se ajustaron 11 divisiones en el fondo de la caja empleando barreras plásticas que no sobrepasaran la profundidad de suelo. A cada una de las secciones de suelo, se le agregó diferente cantidad de agua, hasta que se registrara un incremento gradual en la humedad edáfica de 0% al 100% con un medidor de humedad Lincoln mod. 68596. Se colocaron 15 parejas de *S. purpurascens*, a las que se les proporcionó agua y alimento cada

dos días. El porcentaje de humedad edáfica se corroboró y ajustó diariamente. Este experimento contó con seis repeticiones.

5.4.3. *Efecto de la textura.* Para determinar el efecto de la textura en las preferencias de oviposición, en una caja de dimensiones iguales a la que se usó en el experimento anterior se colocaron nueve separaciones en el fondo. Se tamizaron varias muestras de suelo de la reserva usando un juego de tamices con los siguientes diámetros de malla: 2.0, 0.5, 0.2, 0.1, 0.07, 0.03, 0.006, y 0.004 mm. Las divisiones de la caja fueron llenadas a 5 cm con cada una de las fracciones separadas y se evitó que se mezclaran entre ellas. En la caja se colocaron 15 parejas de *S. purpurascens*. Este experimento contó con seis repeticiones.

5.4.4. *Efecto de Pennisetum clandestinum.* Para determinar si la presencia o ausencia del pasto *Pennisetum clandestinum* posee algún efecto determinante en el número de huevos por ootecas y el tamaño de los huevos de *S. purpurascens* se aplicaron los siguientes tratamientos: (1) con *P. clandestinum* y (2) sin *P. clandestinum*. Para el primer caso se colocó suelo con 2.5 cm de espesor y un cuadro de pasto que abarcó toda el área del fondo. El pasto se podó a una altura de 20 cm para que no sobrepasara la altura de la caja. Para el segundo tratamiento sólo se puso suelo desnudo con 5 cm de profundidad. En ambos tratamientos se emplearon cajas similares a las usadas en los experimentos anteriores. En cada caja de cada tratamiento se colocaron 15 parejas de *S. purpurascens*. Este experimento contó con tres repeticiones de cada tratamiento.

5.4.5. *Efecto del tamaño del área disponible.* Para determinar si el área disponible para ovipositar posee algún efecto sobre el número de huevos por ooteca y en el tamaño de los huevos se emplearon cajas de plástico de 800 cm² y de 154 cm². En cada caso se agregó 5 cm de suelo de la reserva y se colocaron cinco parejas. Se contó con tres repeticiones de cada tratamiento.

5.4.6. *Condiciones de los experimentos.* Todos los diseños experimentales tuvieron una duración de cinco meses (15 de septiembre de 1999 al 15 de febrero de 2000). En caso de que alguna hembra muriera era sustituida con otra del cultivo. En el transcurso de los experimentos se registró la humedad y temperatura atmosférica y edáfica diariamente a las 8:00 a.m., a las 12:00 p.m. y a las 19:00

p.m. Se mantuvo una temperatura atmosférica promedio de 19°C y un fotoperiodo luz:oscuridad de 11:13 h y a los organismos se les proporcionó agua y alimento *ad libitum*.

5.4.7. *Análisis de datos*. De los experimentos 5.4.4 y 5.4.5 se obtuvieron las ootecas y se contaron y además, a todos los huevos se les midió su longitud. Se aplicó un ANDeVA para determinar si el tratamiento afectó el número de huevos por ooteca y la longitud de los huevos (Zar, 1984).

5.5. Actividad de oviposición en laboratorio

Para determinar la actividad de oviposición se observó un lote de 50 hembras aisladas en cajas de 20 × 20 × 20 cm³ provistas con 5 cm de suelo y también se observaron los dispositivos descritos en 5.4.4 y 5.4.5. El periodo diario de observación fue de 11.5 h de duración (de las 8:00 a.m. a las 19:30) del 15 de octubre de 1999 al 12 de febrero de 2000. Se obtuvo la frecuencia de cada conducta cuantificando a las hembras que se encontraban efectuando algún despliegue conductual de los reportados para otras especies de ortópteros que ovipositan en el suelo (Shulov, 1952; Norris, 1963; Hafez e Ibrahim, 1965b; Woodrow, 1965a; Sáringer, 1976; McCaffery y Page, 1982; Braker, 1989; Glue, 1990; Cherill y Begon, 1991; Jamieson, 1998).

5.6. Desarrollo y fenología de los huevos

Durante la temporada de apareo de 1999 (agosto de 1999 a enero de 2000) se efectuaron colectas quincenales de 30 hembras en los sitios *Pc*. Durante las dos primeras colectas se capturaron ninfas hembras del último estadio y hembras adultas vírgenes. Los ejemplares se sacrificaron por ahogamiento y se diseccionaron para observar y describir el grado de desarrollo de su aparato reproductor y de los huevos.

La disección se realizó con base a la técnica propuesta por Brown (1990), se realizó un corte longitudinal dorsal medio desde la cabeza hasta el ovipositor y se procedió a separar el exoesqueleto. Se reconocieron órganos internos tomando en cuenta los estudios de Uvarov (1966, 1977), McCaffrey y Page (1982) y Brown (1990) sobre anatomía de ortópteros. Los ejemplares fueron periódicamente

bañados con solución salina al 7% para evitar la desecación excesiva durante el reconocimiento y la exploración de los órganos reproductivos de cada espécimen. Se realizaron observaciones y mediciones de los ovarios, y huevos con un vernier digital marca Mitutoyo Co. También se hicieron comparaciones al microscopio clasificando las etapas de desarrollo de los oviductos, las ovariolas y los huevos según los criterios propuestos por Shulov (1952), Hunter-Jones y Lambert (1961), Smith (1964), Uvarov (1966, 1977), McCaffrey y Page (1982), Brown (1990) y Launois-Luong y Lecoq, (1996).

5.7. Variación morfológica de las ootecas

A partir del momento en que todas las hembras de los ensayos 5.4.4, 5.4.5. y 5.5 comenzaron a enterrar el abdomen en el suelo y hasta que todos los ejemplares murieron (del 30 de octubre de 1999 al 12 de febrero de 2000), se colectaron las ootecas que iban ovipositando y se registró el tipo de ooteca. Para determinar si existía alguna diferencia entre las frecuencias morfológicas en función del tiempo, se aplicó una prueba de χ^2 , calculando los esperados a partir de una tabla de contingencia de 2 patrones morfológicos (cilíndricos y oblicuos) \times 8 quincenas.

VI. RESULTADOS

6.1. Densidad de ootecas por sitio

Se encontró un efecto significativo del tipo de sitio sobre la abundancia de ootecas ($\chi^2=14.021$, $g.l.= 3$, $P< 0.05$) y huevos ($\chi^2= 761.4$, $g.l.= 3$, $P< 0.0001$). En los sitios planos con *Muhlenbergia robusta* (*Mr*) se registró una densidad de 5.6 ootecas/m² y 195.2 huevos/m², en los sitios planos con *Pennisetum clandestinum* (*Pc*) se registraron 4.6 ootecas/m² y 185.4 huevos/m², en los hoyos (*H*) se encontraron 2.3 ootecas/m² y 45.3 huevos/m², y en las grietas (*G*) 0.6 ootecas/m² y 13.3 huevos/m² (Fig. 6.1). Las densidades de ootecas y huevos variaron en el siguiente orden $Mr=Pc>H>G$ (Fig. 6.1), aunque entre *Mr* y *Pc* se encontraron diferencias marginalmente significativas en ambos parámetros (prueba de χ^2 con corrección de Bonferroni; $P= 0.06$ en ambos casos).

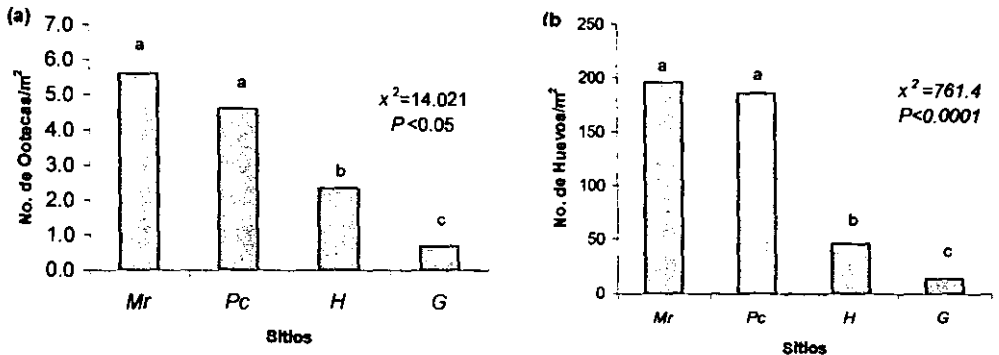


Figura 6.1. Comparación de la densidad de ootecas (a) y huevos (b) de *Sphenarium purpurascens* entre sitios contrastantes de la reserva del Pedregal de San Ángel. *Mr*= sitios planos con *Muhlenbergia robusta*, *Pc*= sitios planos con *Pennisetum clandestinum*, *H*= hoyos, *G*= grietas. Las letras diferentes denotan diferencias significativas con $P< 0.05$ (prueba de χ^2 con corrección de Bonferroni).

6.2. Variación de las características de ootecas y huevos entre sitios

En la tabla 6.1 se resumen las correlaciones encontradas entre las variables dimensionales de las ootecas y los huevos de *Sphenarium purpurascens* en la reserva del Pedregal. Todas las correlaciones resultaron significativas y positivas.

Tabla 6.1. Índices de correlación entre las variables dimensionales de las ootecas y huevos de *Sphenarium purpurascens* en la reserva del Pedregal (*g.l.*= 58).

Variables	<i>r</i>	<i>P</i>
Peso fresco vs Volumen	0.533	<0.05
No. de huevos vs Volumen de la ooteca	0.291	<0.05
No. de huevos vs Peso fresco de la ooteca	0.551	<0.05
Largo de los huevos vs Volumen de la ooteca	0.273	<0.05
Largo de los huevos vs Peso fresco de la ooteca	0.672	<0.05

Al comparar las características de las ootecas y huevos entre sitios (Tabla 6.2) se encontraron efectos significativos del sitio sobre el peso de las ootecas ($F=6.65$, *g.l.*= 3,56, $P< 0.05$), el volumen de las ootecas ($F= 8.16$, *g.l.*= 3,57, $P<0.01$), el número de huevos por ooteca ($F= 19.02$, *g.l.*= 3,57, $P< 0.01$) y la longitud de los huevos ($F= 13.0$, *g.l.*= 3,57, $P< 0.01$). El peso de las ootecas no varió entre sitios planos *Mr* y *Pc*; no obstante, éste fue significativamente más alto en estos sitios en comparación con el de las ootecas de los sitios *H* y *G*. Además, el peso de las ootecas de los sitios *H* fue mayor que los de los sitios *G*. Por su parte, el volumen de las ootecas varió en el siguiente orden $Pc>Mr>H=G$, en tanto que el número de huevos por ooteca varió en el siguiente sentido $Mr=Pc>H>G$. Finalmente, la longitud de los huevos varió entre sitios en la siguiente forma $Pc>Mr=H>G$.

6.3. Patrón de distribución espacial de ootecas

La distribución espacial de las ootecas en las parcelas *Mr* y *Pc* se detallan en el Apéndice 1. Se encontró que en ocho de las 10 parcelas *Mr* estudiadas las ootecas presentaron un patrón de distribución espacial aleatorio; en contraste, en cinco de las seis parcelas *Pc* muestreadas las ootecas presentaron un patrón de distribución agregado (Tabla 6.3).

Tabla 6.2. Comparación de las características de ootecas y huevos de *Sphenarium purpurascens* entre sitios contrastantes de la reserva del Pedregal. Valores promedio \pm e.e; los valores entre paréntesis denotan el intervalo. Las letras diferentes en cada columna indican diferencias significativas con $P < 0.05$ (prueba de Tukey).

Hábitats	Peso de la ooteca (mg)	Volumen de la ooteca (cm ³)	No. de huevos/ooteca	Longitud de los huevos (mm)
Mr	92.5 \pm 8.7 ^a (91.5-93.5)	0.35 \pm 0.02 ^b (0.25-0.45)	34.8 \pm 1.7 ^a (30-39)	4.3 \pm 0.2 ^b (3.9-4.5)
Pc	114.6 \pm 8.1 ^a (98-115)	0.56 \pm 0.04 ^a (0.55-0.56)	40.3 \pm 1.6 ^a (37-41)	5.1 \pm 0.6 ^a (5.1-5.3)
H	50.1 \pm 14.0 ^b (45-55)	0.28 \pm 0.04 ^c (0.23-0.27)	23.2 \pm 12.1 ^b (18-25)	4.2 \pm 0.4 ^b (4.0-4.5)
G	48.0 \pm 1.9 ^c (43-51)	0.26 \pm 0.07 ^c (0.23-0.29)	13.3 \pm 7.3 ^c (10-17)	2.6 \pm 0.4 ^c (2.5-2.7)

Mr= Sitios planos conservados con *Muhlenbergia robusta*, Pc= Sitios planos perturbados con *Pennisetum clandestinum*, H= hoyos y G= grietas, ambos con *Eupatorium petiolare* y *Dodonaea viscosa*.

Tabla 6.3. Patrones de distribución espacial de las ootecas de *Sphenarium purpurascens* en parcelas de 100 m² 10 en sitios planos conservados con presencia de *Muhlenbergia robusta* (Mr) y seis en sitios planos perturbados con *Pennisetum clandestinum* (Pc) en la reserva del Pedregal (ver detalles en las figuras del Apéndice 1). El número romano indica el sitio permanente y la letra mayúscula la parcela dentro del sitio.

Parcela	s^2/\bar{X}	χ^2	g.l.	P	Patrón
I Mr A	1.44	22.7	4	<0.05	Agregado
I Mr B	1.74	40.8	4	<0.05	Agregado
I Mr C	0.94	0.2	4	>0.05	Aleatorio
II Mr A	1.01	0.07	3	>0.05	Aleatorio
II Mr B	1.22	3.6	3	>0.05	Aleatorio
III Mr A	0.82	1.9	2	>0.05	Aleatorio
III Mr B	0.86	1.3	2	>0.05	Aleatorio
IV Mr A	1.03	1.1	3	>0.05	Aleatorio
IV Mr B	0.88	0.9	3	>0.05	Aleatorio
IV Mr C	0.80	1.7	2	>0.05	Aleatorio
III Pc A	1.88	63.1	5	<0.05	Agregado
III Pc B	1.62	20.4	5	<0.05	Agregado
III Pc C	1.16	3.11	3	>0.05	Aleatorio
IV Pc A	2.26	1398.2	7	<0.05	Agregado
IV Pc B	1.37	11.1	5	<0.05	Agregado
IV Pc C	1.44	195.7	6	<0.05	Agregado

6.4. Índice de asociación entre ootecas y vegetación perenne

El índice de asociación entre las ootecas y la vegetación perenne > 50 cm de altura presente en las parcelas *Mr* fue de 0.04, el cual no difirió significativamente de cero ($\chi^2 = 0.8$, *g.l.* = 1, *P* > 0.05). En las parcelas *Mr* se encontraron ootecas a una distancia promedio de 1.55 ± 0.56 m de la vegetación perenne > 50 cm de altura (Apéndice 1).

6.5. Factores que afectan la selección del sitio de oviposición

6.5.1. *Efecto de la humedad.* Las hembras de *Sphenarium purpurascens* seleccionaron sus sitios de oviposición en suelos con humedades que oscilaron entre 0 y 30% que fue donde se acumuló el 92.0% de las ootecas registradas en los experimentos de laboratorio (Fig. 6.2). En este sentido, la oviposición en suelos con humedades del 40 al 70% fue rara, y con niveles de humedades > al 70% no hubo un solo registro.

6.5.2. *Efecto de la textura.* Las hembras de *S. purpurascens* seleccionaron sus sitios de oviposición en suelos con partículas cuyo diámetro osciló entre 0.07 a 0.2 mm ya que en dichas áreas se encontró el 63% de las ootecas (Fig. 6.3). El número de ootecas en áreas con suelo que tenían una textura por fuera de ese ámbito se redujo en gran medida; incluso las hembras evitaron ovipositar en fracciones con un tamaño de partícula <0.004 mm.

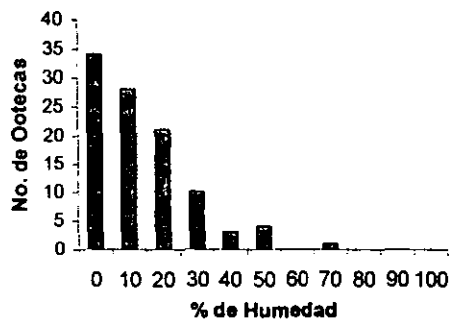


Figura 6.2. Frecuencia de oviposición *in vitro* de *Sphenarium purpurascens* en un gradiente de humedad edáfica. N= 101 ootecas.

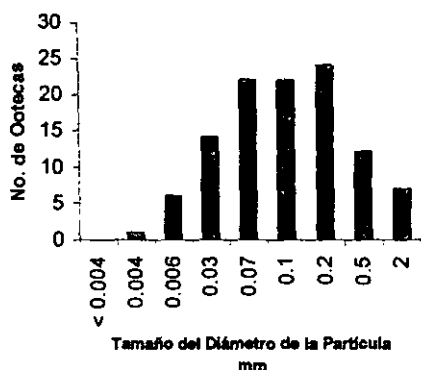


Figura 6.3. Frecuencia de oviposición *in vitro* de *Sphenarium purpurascens* en un gradiente del tamaño de las partículas edáficas. N= 108 ootecas.

6.6. Factores que afectan las características de ootecas y huevos

6.6.1. *Efecto de Pennisetum clandestinum.* Se encontró que las ootecas ovipositadas en presencia de *Pennisetum clandestinum* presentaron significativamente mayor cantidad de huevos que las ootecas depositadas en las cajas carentes de él ($F= 6.31$, $g.l.= 1,87$, $P= 0.01$; Tabla 6.4). Por otro lado, los huevos ovipositados en los ensayos con presencia de *P. clandestinum* fueron significativamente más grandes que aquellos huevos ovipositados en los ensayos sin este pasto ($F= 938.94$, $g.l.= 1,2400$, $P< 0.001$; Tabla 6.4).

Tabla 6.4. Comparación del promedio de huevos por ooteca y longitud de los huevos entre ootecas depositadas en cajas con y sin *P. clandestinum* en un experimento de laboratorio. Valores promedio \pm e.e. El valor entre paréntesis denota el intervalo. Las letras diferentes en cada columna indican diferencias significativas con $P< 0.05$ (ANDeVA de una vía). N= número de ootecas, n= número de huevos.

Tratamiento	Promedio de huevos/ooteca	Longitud de los huevos (mm)
Con <i>P. clandestinum</i> (N= 45, n= 1349)	30.0 \pm 7.4 ^a (19-40)	5.0 \pm 0.04 ^a (4.9-5.1)
Sin <i>P. clandestinum</i> (N= 44, n= 1053)	28.0 \pm 5.7 ^b (19-35)	4.1 \pm 0.01 ^b (4.0-4.6)

6.6.2. *Efecto del tamaño del área.* Se encontró un efecto significativo del tamaño del área disponible para ovipositar sobre la cantidad de huevos por ooteca ($F= 13.0$, $g.l.= 1,27$, $P= 0.001$. Tabla 6.5). Las ootecas con mayor cantidad de huevos fueron aquellas depositadas en cajas que tenían un área de 800 cm². También se

encontró que el área disponible para ovipositar posee un efecto significativo sobre la talla de los huevos ($F= 130.12$, $g.l.= 1,594$, $P<0.05$), los huevos con mayores tallas también fueron aquellos depositados en las cajas de 800 cm^2 (Tabla 6.5).

Tabla 6.5. Comparación del promedio de huevos por ooteca y longitud de los huevos entre ootecas depositadas en cajas con diferentes áreas en un experimento de laboratorio. Valores promedio \pm e.e. El valor entre paréntesis denota el intervalo. Las letras diferentes en cada columna indican diferencias significativas con $P< 0.05$ (ANDeVA de una vía). N = número de ootecas, n = número de huevos.

Área (cm^2)	Número de huevos/ooteca	Longitud de los huevos (mm)
800 ($N= 15$, $n= 378$)	25.2 ± 5.31^a (20-28)	4.3 ± 0.04^a (4.0-4.6)
154 ($N= 14$, $n= 218$)	15.6 ± 5.68^b (19-23)	3.1 ± 0.01^b (3.0-3.3)

Además, las hembras sometidas al tratamiento "sin *P. clandestinum*" y las sometidas a áreas de 800 cm^2 y 154 cm^2 exhibieron lo que Klopfer (1970) denominó como una *conducta intolerante*, la cual se define como aquellos patrones conductuales territoriales, agresivos y hostiles que se presentan ante otras hembras cercanas. En los recipientes de 154 cm^2 las hembras mostraron tendencia por ovipositar en las orillas del recipiente. En el caso del tratamiento "sin *P. clandestinum*" las hembras realizaron de 14 a 25 ensayos previos a depositar la ooteca ($\bar{x}= 19.5 \pm 5.7$; $N= 135$) y fue frecuente observar hembras aisladas que evadían la presencia de otras al ovipositar.

En contraste a lo anterior, en el tratamiento "con *P. clandestinum*" las hembras no exhibieron la *conducta intolerante*, las hembras fueron gregarias y pasivas ante la presencia de otras hembras. La mayor parte del tiempo la pasaron comiendo postradas en los tallos y hojas del pasto. Sólo descendían para ovipositar en el suelo que quedaba libre entre los estolones que este pasto desarrolla. Realizaron de 10 a 13 ensayos ($\bar{x}= 13.9 \pm 7.5$; $N= 115$) antes de depositar hasta tres ootecas. Se encontraron diferencias significativas en el número de intentos de oviposición de esta especie entre los tratamientos "con" y "sin *P. clandestinum*" ($U= 261$, $P< 0.05$).

6.7. Actividad y conducta de oviposición

En cuatro meses, del 15 de octubre de 1999 al 12 de febrero de 2000, se lograron identificar y describir seis patrones conductuales de oviposición de *Sphenarium purpurascens*, según se explica a continuación:

(a) *Conducta indagatoria*. Los individuos pasaron la mayor parte del tiempo postrados sobre la vegetación que se les proporcionó como alimento y mostraron actitud gregaria. A mediados de octubre se observó que las hembras con sus parejas en conducta de resguardo (*sensu* Cueva del Castillo *et al.*, 1999) se movieron hacia el suelo descendiendo por los tallos o brincando. En el suelo las hembras se acicalaban las antenas con los tarsos de las patas delanteras en repetidas ocasiones. Posteriormente, caminaban manteniendo las antenas erguidas y sin moverlas (Fig. 6.4). Ocasionalmente algunas parejas a lo largo del día volvían a postrarse en la vegetación. Esta actividad se observó desde el 15 de octubre y su frecuencia fue decreciendo paulatinamente hasta el 13 de enero.

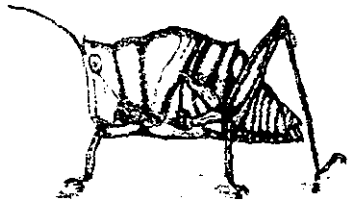


Figura 6.4. Hembra de *Sphenarium purpurascens* en conducta indagatoria durante el proceso de selección del sitio de oviposición.

(b) *Actividad palpatoria con antenas*. En esta actividad la hembra se inclina sobre las patas delanteras de tal forma que, al bajar su cabeza, las antenas quedan en contacto estrecho con la superficie del suelo. En esta posición la hembra va explorando con las antenas la superficie del suelo por donde va caminando (Fig. 6.5). Periódicamente interrumpen esta actividad se acicalan las antenas con los tarsos delanteros. Se observó que en algunos casos las parejas pueden permanecer postradas sobre el sitio donde la hembra se haya detenido y no permiten la aproximación de otras. Esta conducta fue muy frecuente durante la primera quincena de octubre de 1999, decreció durante la segunda quincena del mismo mes y volvió a ser representativa los primeros quince días de noviembre, posteriormente decreció la frecuencia de esta etapa conductiva.



Figura 6.5. Hembra de *Sphenarium purpurascens* en conducta palpatoria con antenas durante el proceso de selección del sitio de oviposición.

(c) *Movimientos del ovipositor.* En esta conducta las hembras abren y cierran, a manera de pinzas, las valvas que conforman su aparato ovipositor (Fig. 6.6). Esta conducta se observó tanto en hembras postradas en la vegetación como en hembras en conducta indagatoria. El movimiento de las valvas del ovipositor induce la emisión de un líquido hialino que, después de varios minutos y al contacto con el aire, se transforma en ambarino o café, dicho líquido puede ser depositado sobre el follaje o sobre el suelo. De manera simultánea a esto, los machos en resguardo suelen acicalarse las antenas y evitan la presencia de otros machos y parejas. Esta conducta fue la más conspicua a finales de octubre y principios de noviembre, aunque las hembras la siguieron presentando hasta febrero de 2000.



Figura 6.6. Movimientos del aparato ovipositor de *Sphenarium purpurascens*. Izquierda: ovipositor con las valvas dorsales y ventrales cerradas. Derecha: ovipositor ligeramente elongado y con las valvas abiertas.

(d) *Actividad palpatoria con el ovipositor.* Esta actividad consistió en tocar de manera constante con las valvas ventrales del ovipositor la superficie del suelo por donde va caminando la hembra (Fig. 6.7). Periódicamente se detenían para acicalarse las antenas con los tarsos delanteros. También se observó que estiraban ligeramente el abdomen y lo doblaban de derecha a izquierda. Esta conducta comenzó a manifestarse desde la segunda quincena de octubre y se presentó hasta la primera quincena de enero.

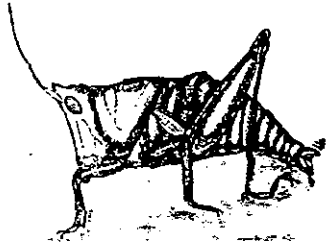


Figura 6.7. Hembra de *Sphenarium purpurascens* en conducta palpatoria con el ovipositor durante el proceso de selección del sitio de oviposición.

(e) *Conducta ovipositora*. Para enterrar su abdomen, las hembras permanecían sobre el sitio elegido en el suelo, abrían y cerraban frecuentemente las valvas del ovipositor, doblaban el abdomen en un ángulo de 45 a 90° con relación al suelo y con las valvas cavaban un hoyo. En esta fase, el abdomen se ensanchaba y ampliaba su volumen a casi el doble. Al momento de ir cavando con las valvas las hembras se impulsaban ligeramente hacia atrás apoyándose con las patas delanteras, permitiendo la introducción de su abdomen en el hoyo. Dentro del hoyo sacudían el abdomen de manera periódica y rítmica y, al estar éste enterrando seguían moviendo las valvas para incrementar la profundidad de la cavidad y finalmente, provocaban la expulsión de los huevos (Fig. 6.8).



Figura 6.8. Conducta ovipositora de *Sphenarium purpurascens*, hembra con el abdomen enterrado en la porción de suelo que ha seleccionado. El *Intento de oviposición* se refiere a cuando la hembra se retira del sitio donde enterró el abdomen sin haber dejado huevos.

(f) *Intento de oviposición*. Se observó que la primera vez que una hembra entierra su abdomen difícilmente deposita sus huevos y todo queda en un intento de oviposición. En este caso, las hembras pueden quedarse con el abdomen

enterrado en un sitio por un periodo de entre 1 min a 11 h y, en la noche, al bajar la temperatura se queda en esa posición hasta el día siguiente, cuando se calienta el ambiente. Se encontró que las hembras de *S. purpurascens* pueden realizar entre 15 y 17 *intentos de oviposición* previos a depositar sus huevos en el suelo. Algunas hembras pueden ovipositar más de una vez y algunas sólo lo hacen en una ocasión, al perder parte del ovipositor y/o el abdomen. La coloración de los huevos al salir tiende a ser anaranjada; posteriormente se torna a café hialina y, probablemente, al entrar en diapausa, adquieren una coloración café oscura, la cual está asociada con una consistencia más esclerosada de las membranas que conforman el huevo.

6.8. Etapas de desarrollo del aparato reproductor y de los huevos

Del 31 de agosto de 1999 al 13 de enero de 2000 se capturaron 300 hembras de *Sphenarium purpurascens* en los sitios *Pc* y se identificaron y describieron seis etapas de desarrollo en sus huevos.

(a) *Estadio 1 (Oviductos inmaduros vacíos)*. Este estadio fue el más conspicuo del 31 de agosto al 15 de septiembre aunque en fechas posteriores disminuyó su frecuencia (Fig. 6.9). En esta etapa los ovarios de las hembras fueron muy pequeños (< 2.5 mm), están envueltos en tejido conjuntivo y forman una sola estructura. Son de color blanquecino y, para *S. purpurascens* no se observaron oocitos. Las paredes de las ovariolas en esta fase no presentan segmentaciones.

(b) *Estadio 2 (Oviductos previtelogénicos)*. Esta etapa se observó en hembras jóvenes y vírgenes entre el 15 de septiembre y el 14 de noviembre de 1999 y fue más frecuente durante la segunda quincena de septiembre (Fig. 6.9). Esta fase se caracteriza por presentar ovarios de 2.5 a 4.0 mm y porque en este momento se inicia la fase acumulativa de tejidos grasos en el abdomen de las hembras y la formación de los primeros huevos en las ovariolas. Probablemente, en este estadio se efectúa la fecundación de los huevos, los cuales tienen un color de blanco aperlado a amarillo. En esta etapa también es evidente la segmentación en las ovariolas.

(c) *Estadio 3 (Huevos en vitelogénesis temprana)*. Este estadio se hizo evidente entre el 30 de septiembre y el 14 de diciembre de 1999 (Fig. 6.9). Aquí se inicia la

síntesis proteica y continúa la lipídica para conformar el vitelo, sustancia nutritiva que alimentará al embrión hasta que el huevo eclosiona. Los ovarios de *S. purpurascens* alcanzan en esta etapa 5.0 y 7.1 mm de longitud. La coloración de los huevos es amarillenta debido probablemente a la acumulación de lípidos en su interior. En esta fase los huevos alcanzan dimensiones que varían entre 1.5 a 2.3 mm.

(d) *Estadio 4 (Huevos en vitelogénesis tardía)*. Este estadio se observó del 15 de octubre al 29 de diciembre de 1999 (Fig. 6.9). En esta fase los ovarios alcanzan entre 7.2 a 8.5 mm de longitud y se acentúa la síntesis de cuerpos grasos de reserva para los huevos, los cuales incrementan su longitud a 2.4-2.9 mm y su coloración presenta un tono amarillo intenso y brillante.

(e) *Estadio 5 (Huevos terminales)*. Esta etapa fue observada entre el 30 de octubre y el 13 de enero de 2000 (Fig. 6.9). En ella los ovarios ocuparon cerca de las dos terceras partes del abdomen y los huevos casi alcanzan su talla final, ya que tienen de 3.0 a 4.5 mm de largo y una coloración de anaranjado a rojizo.

(f) *Estadio 6 (Huevos ovipositables)*. Este estadio fue observado del 30 de octubre al 13 de enero de 2000 (Fig. 6.9). En esta fase los huevos se caracterizan por alcanzar tallas de entre los 4.5 y los 5.0 mm de longitud, su coloración se torna café hialina y, posiblemente, al entrar en diapausa, adquieren una coloración café oscura. En esta los huevos inician su descenso desde las ovariolas hacia los conductos laterales para, posteriormente, salir del cuerpo de la hembra mediante contracciones rítmicas del abdomen.

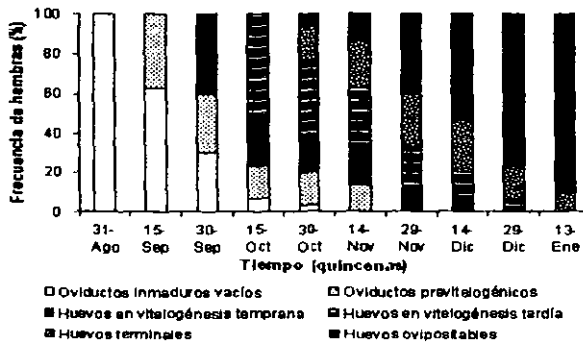


Figura 6.9. Fenología del desarrollo de los huevos de *Sphenarium purpurascens* en la reserva del Pedregal de San Ángel, de agosto de 1999 a enero de 2000. N= 30 hembras por quincena.

6.9. Variación morfológica de las ootecas *in vitro* en función del tiempo

Se lograron identificar los tres tipos morfológicos de ootecas reportados para chapulines (Zimin, 1938), los cuales se describen a continuación:

(1) *Ooteca cilíndrica*. Se origina cuando las hembras entierran su abdomen formando un ángulo de 90° con relación al suelo, por esta razón las valvas del ovipositor van cavando verticalmente hasta que las hembras alcanzan su máxima distensión abdominal y expulsan los huevos. En el interior de la ooteca los huevos están acomodados en forma de "espiga de trigo" y guardan una relación equidistante con respecto al eje de simetría de ésta y están inmersos en las excreciones de las glándulas accesorias de los oviductos y adquieren una coloración café obscura lo cual coincide con una consistencia endurecida o curtida. Por encima de los huevos existe una sustancia de consistencia espumosa, que al secarse conforma el tapón de la ooteca y tiene consistencia porosa y quebradiza. Las paredes se revisten de las partículas del suelo son rectas y de borde perfectamente redondeado.

(2) *Ooteca oblicua*. Adquiere esta forma debido a que la hembra al ovipositar entierra su abdomen en un ángulo menor de 90° con relación al suelo, por lo cual las valvas del ovipositor van cavando de manera sesgada y el abdomen entra en el suelo de manera curva o en diagonal. En el interior el acomodo de los huevos es en forma de "racimo", no existe arreglo equidistante con respecto al eje de simetría de la ooteca por lo que tiende a ser curva. Los huevos también están inmersos en los fluidos de las glándulas accesorias y el tapón esponjoso que presentan las ootecas no es recto, sino que tiende a seguir la curvatura que adquiere el conjunto de los huevos. El recubrimiento externo es similar al anterior pero no es recto.

(3) *Ootecas amorfas*. Este tipo de ooteca se caracteriza por no estar enterradas. Se depositaron de manera superficial, carecen de pared de partículas del suelo y en ellas no existe una clara ordenación y separación entre los huevos y el material esponjoso que conforma a los otros dos tipos de ootecas.

Bajo condiciones de laboratorio se encontró que de un total de 360 ootecas puestas entre el 30 de octubre de 1999 al 12 de febrero de 2000 en los

tratamientos experimentales de las secciones 6.6 y 6.7, el 48.6% de las ootecas fueron cilíndricas, el 49.1% fueron oblicuas, mientras que sólo el 2.3% fueron abortivas.

La frecuencia entre ootecas cilíndricas y oblicuas varió significativamente en función del tiempo ($\chi^2 = 136.72$, $g.l. = 7$, $P < 0.05$; Fig. 6.10), al principio de la temporada de oviposición (octubre-noviembre) predominaron las ootecas con forma cilíndrica, en tanto que las ootecas de forma oblicua fueron más conspicuas hacia el final de la temporada de oviposición (diciembre-enero).

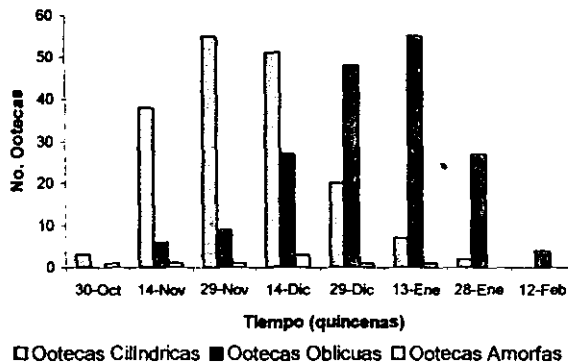


Figura 6.10. Variación morfológica temporal de las ootecas de *Sphenarium purpurascens* en condiciones de laboratorio ($N = 360$ ootecas).

6.10. Análisis edáfico

En los cuadros del Apéndice 4 se resumen las características fisicoquímicas de las muestras de suelo con ootecas y sin ootecas.

En general, los suelos del Pedregal se caracterizaron por ser migajón arenosos a migajón arcillo arenosos, presentan colores pardo oscuros y con alta porosidad. La estructura manifiesta desarrollo débil a muy débil y no se observó la formación de horizontes, también son débilmente ácidos a fuertemente ácidos y además, son muy ricos en materia orgánica.

6.10.1. *Color*. No se encontraron diferencias significativas entre las frecuencias del color del suelo de los sitios donde esta especie oviposita ($\chi^2 = 0.03$, $g.l. = 1$; $P = 0.25$).

6.10.2. *Densidad aparente (D.A.)*. La D.A. promedio de los suelos estudiados fue de $1.12 \pm 1.5 \text{ g/cm}^3$. Se encontró un efecto significativo del sitio sobre la D.A. ($F = 10.24$, $g.l. = 3,62$, $P = 0.043$); pero no del uso ($F = 2.20$, $g.l. = 1,3$, $P = 0.23$) ni de

la interacción sitio \times uso ($F = 30.06$, $g.l. = 3,60$, $P < 0.001$). La variación de la *D.A.* entre los sitios contrastantes de la reserva del Pedregal guardó el siguiente orden de importancia $Mr= Pc > G > H$ (Fig. 6.11).

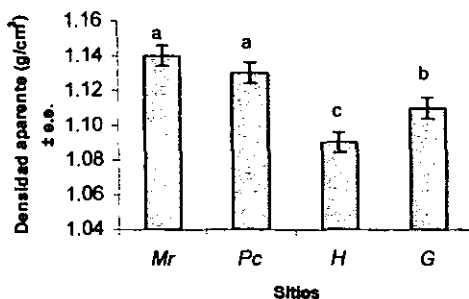


Figura 6.11. Densidad aparente de las muestras de suelo de sitios contrastantes de la reserva del Pedregal. Las letras diferentes denotan diferencias significativas con $P < 0.05$ (Prueba de Tukey). *Mr*= sitios planos con *Muhlenbergia robusta*, *Pc*= sitios planos perturbados con *Pennisetum clandestinum*, *H*= hoyos y *G*= grietas con *Eupatorium petiolare* y *Dodonaea viscosa*, $N = 20$, excepto *H* ($N = 15$) y *G* ($N = 13$).

6.10.3. *Densidad real (D.R.)*. La *D.R.* promedio de los suelos estudiados fue de $1.62 \pm 1.08 \text{ g/cm}^3$. El tipo de sitio ($F = 14.81$, $g.l. = 3,62$, $P = 0.02$), el uso ($F = 14.83$, $g.l. = 1,3$, $P = 0.03$) y la interacción sitio \times uso ($F = 12.91$, $g.l. = 3,60$, $P < 0.001$) tuvieron un efecto significativo sobre la *D.R.* (Fig. 6.12). En general, y excepto para sitios *G*, los sitios seleccionados para ovipositar presentaron mayor *D.R.* que los no usados. La variación de la *D.R.* entre sitios se dio en el siguiente orden de importancia: $Mr_c > Pc_c > Mr_s = H_c = Pc_s > H_s = G_c = G_s$.

6.10.4. *Porcentaje de Porosidad*. La porosidad promedio del suelo fue de $21.6 \pm 5.1\%$. Se encontró un efecto significativo del sitio ($F = 31.7$, $g.l. = 3,62$, $P = 0.009$) y del uso ($F = 51.0$, $g.l. = 1,3$, $P = 0.006$), pero no de la interacción sitio \times uso ($F = 1.8$, $g.l. = 3,60$, $P = 0.2$) sobre la porosidad (Fig. 6.13). Los suelos seleccionados por las hembras para ovipositar presentaron significativamente mayor porosidad que los no usados para este fin, excepto en las grietas, y su variación se presentó de la siguiente forma: $Mr_c > Pc_c > G_c$, $H_c > G_c$, $Mr_s > G_s$ y $Mr_s = Pc_s = H_s$.

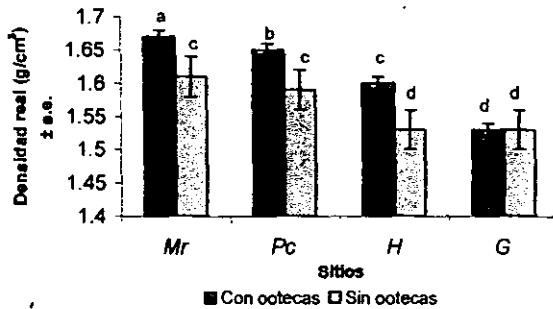


Figura 6.12. Densidad real de las muestras de suelo de sitios contrastantes de la reserva del Pedregal con y sin ootecas de *Sphenarium purpurascens*. Las letras diferentes denotan diferencias significativas con $P < 0.05$ (Prueba de Tukey). Mr= sitios planos con *Muhlenbergia robusta*, Pc= sitios planos perturbados con *Pennisetum clandestinum*, H= hoyos y G= grietas con *Eupatorium petiolare* y *Dodonaea viscosa*. $N = 10$, excepto H_{con} ootecas ($N = 5$) y G con ootecas ($N = 3$).

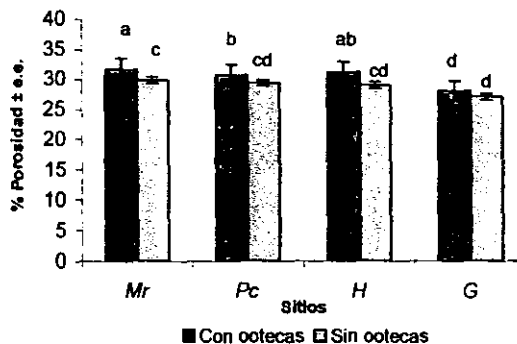


Figura 6.13. Porcentaje de porosidad de las muestras de suelo de sitios contrastantes de la reserva del Pedregal con y sin ootecas de *Sphenarium purpurascens*. Las letras diferentes denotan diferencias significativas con $P < 0.05$ (Prueba de Tukey). Simbología y tamaños de muestra como en la Fig. 6.12.

6.10.5. *Porcentaje de Arena (%Arena)*. La fracción promedio de arena en los suelos de la reserva del Pedregal fue de $53.8 \pm 10.6\%$. El sitio ($F = 6.92$, $g.l. = 3,62$, $P = 0.07$) y el uso ($F = 7.19$, $g.l. = 1,3$, $P = 0.07$) no tuvieron un efecto significativo sobre el %Arena, pero sí la interacción sitio \times uso ($F = 33.80$, $g.l. = 3,60$, $P < 0.001$).

6.10.6. *Porcentaje de Limo (%Limo)*. La fracción promedio de limo en los suelos de la reserva del Pedregal fue de $25.1 \pm 3.9\%$. Se encontró un efecto marginalmente significativo del sitio ($F = 9.88$, $g.l. = 3,62$, $P = 0.05$), un efecto no

significativo del uso ($F= 0.60$, $g.l.= 1,3$, $P= 0.5$) y un efecto significativo de la interacción sitio \times uso ($F= 25.11$, $g.l.= 3,60$, $P< 0.001$) sobre el %Limo. La variación del %Limo entre los sitios contrastantes de la reserva del Pedregal se dio en el siguiente orden de importancia $Mr=G>H>Pc$ (Fig. 6.14).

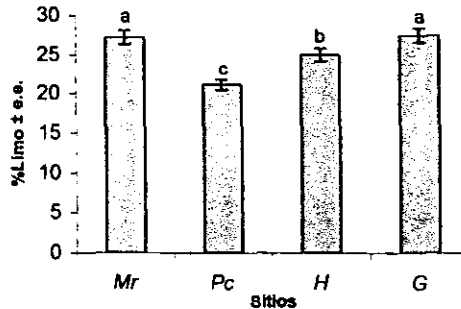


Figura 6.14. Porcentaje de limo de las muestras de suelo de sitios contrastantes de la reserva del Pedregal. Las letras diferentes denotan diferencias significativas con $P< 0.05$ (Prueba de Tukey). Mr = sitios planos con *Muhlenbergia robusta*, Pc = sitios planos perturbados con *Pennisetum clandestinum*, H = hoyos y G = grietas con *Eupatorium petiolare* y *Dodonaea viscosa*, $N= 20$, excepto H ($N= 15$) y G ($N= 13$).

6.10.7. Porcentaje de Arcilla (%Arcilla). La fracción promedio de arcilla en los suelos de la reserva del Pedregal fue de $21.5 \pm 5.10\%$. El sitio no tuvo un efecto significativo sobre el %Arcilla ($F=6.01$, $g.l.= 3,62$, $P= 0.08$), pero sí el uso ($F=112.0$, $g.l.= 1,3$, $P= 0.001$) y la interacción sitio \times uso ($F= 6.31$, $g.l.= 3,60$, $P=0.0008$). En todos los sitios, las muestras con ootecas tuvieron significativamente menor %Arcilla que las que carecían de éstas (con ootecas: $19.6 \pm 2.5\%$; sin ootecas: $22.5 \pm 1.2\%$).

6.10.8. Compactación. La compactación promedio para los suelos de la reserva del Pedregal fue de 0.51 ± 0.10 kg/cm². La compactación del suelo no fue afectada significativamente por el tipo de sitio ($F= 1.73$, $g.l.= 3,62$, $P= 0.33$), pero sí por el uso ($F= 46.21$, $g.l.= 1,3$, $P= 0.006$) y por la interacción sitio \times uso ($F=4.58$, $g.l.= 3,60$, $P= 0.005$). En todos los sitios, las muestras del suelo con ootecas presentaron menor compactación en comparación con aquellas que no tuvieron ootecas (con ootecas: 0.44 ± 0.12 kg/cm²; sin ootecas: 0.56 ± 0.16 kg/cm²).

6.10.9. Porcentaje de Humedad (%H). La humedad promedio de los suelos de la reserva del Pedregal en el periodo de muestreo fue de $17.6 \pm 8.5\%$. Se encontró

un efecto significativo del sitio ($F= 21.48$, $g.l.= 3,62$, $P= 0.015$), del uso ($F= 29.83$, $g.l.= 1,3$, $P= 0.012$) y de la interacción sitio \times uso ($F= 14.22$, $g.l.= 3,60$, $P< 0.001$) sobre el %H (Fig. 6.15). En todos los sitios las muestras de suelo sin ootecas presentaron el %H significativamente más alto que las que albergaron ootecas. La variación del %H se dio en el siguiente orden: $G_s>H_s>Mr_s>Pc_s$ y $G_c=H_c>Mr_s>Pc_c$.

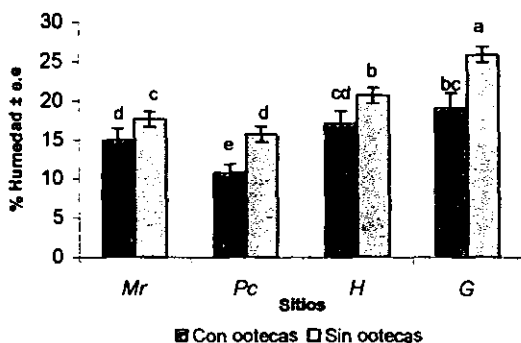


Figura 6.15. Porcentaje de humedad de las muestras de suelo de sitios contrastantes de la reserva del Pedregal con y sin ootecas de *Sphenarium purpurascens*. Las letras diferentes denotan diferencias significativas con $P< 0.05$ (Prueba de Tukey). Mr= sitios planos con *Muhlenbergia robusta*, Pc= sitios planos perturbados con *Pennisetum clandestinum*, H= hoyos y G= grietas con *Eupatorium petiolare* y *Dodonaea viscosa*. $N= 10$, excepto H_{con} ootecas ($N= 5$) y G_{con} ootecas ($N= 3$).

6.10.10. pH. El pH determinado en agua (pH_a) en los suelos de la reserva del Pedregal fue de 6.5 ± 1.3 , mientras que el valor promedio del pH determinado en solución salina con KCl, (pH_b) fue de 5.4 ± 0.7 . En ninguno de los dos casos se encontró un efecto significativo del sitio, del uso ni de la interacción sitio \times uso.

6.10.11. Porcentaje de Materia Orgánica (%M.O.). La fracción promedio de materia orgánica encontrada en los suelos de la reserva del Pedregal fue de $16.1 \pm 3.9\%$. Se encontró un efecto significativo del sitio ($F= 5300.7$, $g.l.= 3,62$, $P<0.001$), del uso ($F= 3991.3$, $g.l.= 1,3$, $P< 0.001$) y de la interacción sitio \times uso ($F= 2.94$, $g.l.= 3,60$, $P= 0.04$) sobre el %M.O. (Fig. 6.16). En todos los casos, las muestras de suelo sin ootecas presentaron significativamente mayores %M.O. que las muestras con ootecas. Así mismo, las grietas y hoyos presentaron significativamente mayores %M.O. que los sitios Mr y Pc.

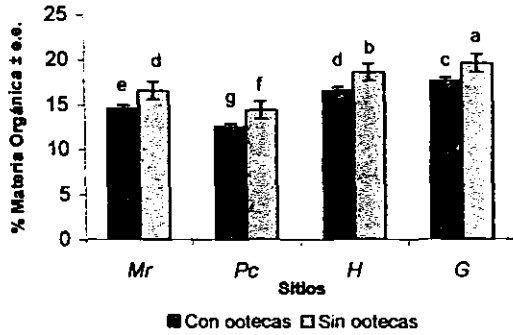


Figura 6.16. Porcentaje de materia orgánica de las muestras de suelo de sitios contrastantes de la reserva del Pedregal con y sin ootecas de *Sphenarium purpurascens*. Las letras diferentes denotan diferencias significativas con $P < 0.05$ (Prueba de Tukey). Mr= sitios planos con *Muhlenbergia robusta*, Pc= sitios planos perturbados con *Pennisetum clandestinum*, H= hoyos y G= grietas con *Eupatorium petiolare* y *Dodonaea viscosa*. N= 10, excepto H_{con ootecas} (N= 5) y G_{con ootecas} (N= 3).

6.10.12. *Análisis global.* El %Arcilla, la compactación, el porcentaje de humedad y el %M.O. guardaron una función negativa y significativa con el uso para la oviposición de *Sphenarium purpurascens*, en tanto que el %Arena, la densidad y la porosidad guardaron una función positiva y significativa con el uso del suelo para la oviposición. Se sugiere que el %Arcilla puede ser el factor central en la selección del sitio de oviposición pues su coeficiente de determinación fue de 94.98% (Tabla 6.6) y, además, ésta fue una propiedad edáfica fuertemente correlacionada con todas las demás características edáficas (Tabla 6.7).

Tabla 6.6. Ecuaciones de la oviposición de *Sphenarium purpurascens* y coeficientes de determinación (r^2) en función de las características edáficas en la reserva del Pedregal de San Ángel, los valores de r^2 están acomodados en orden decreciente. n.s.= no significativo con $P < 0.05$.

Propiedad edáfica	pendiente	ordenada	r^2	P
%Arcilla	-15.8	0.7	0.9498	< 0.001
Compactación	-22.0	-0.3	0.9495	< 0.001
%Arena	30.6	-2.4	0.9212	< 0.001
Densidad real	35.6	5.6	0.5974	< 0.001
%Porosidad	30.6	-0.1	0.5865	< 0.001
%Humedad	-30.8	-0.1	0.5060	< 0.001
%Materia orgánica	-12.5	1.0	0.4331	< 0.001
Densidad aparente	9.6	-0.4	0.2438	< 0.001
%Limo	-2.6	0.3	0.0867	< 0.01
pH _a	-0.5	-2.5	0.0750	n.s.
pH _b	-0.3	-2.6	0.0711	n.s.

pH_a= determinación del pH en disolución con agua destilada hervida 1:2.5
 pH_b= determinación del pH en solución salina KCl 1N pH 7 1:2.5

En la Tabla 6.7 se presenta la matriz de los coeficientes de correlación encontrados entre las características edafológicas en las muestras de la reserva del Pedregal de San Ángel. Se encontró que el %Arcilla se correlacionó negativa y significativamente con la Porosidad, el %Arena y con %Limo. Por el contrario, el %Arcilla estuvo correlacionado positiva y significativamente con las densidades aparente y real, la compactación, el %Humedad y el %M.O. Se encontró que el %Humedad se correlacionó negativa y significativamente con el %Arena, la porosidad, el pH_b y el pH_a y, por el contrario, se correlacionó positiva y significativamente con el %M.O., con el %Arcilla, con el %Limo y con las densidades aparente y real.

Tabla 6.7. Coeficientes de correlación (r) entre las propiedades edáficas de los suelos de la reserva del Pedregal de San Ángel. $N= 68$. Se presentan en negritas los valores significativamente diferentes de cero ($P < 0.05$).

	D.A.	D.R.	%Porosidad	%Arena	%Limo	%Arcilla	Compactación	%Humedad	pH_a	pH_b
D.R.	-0.835									
%Porosidad	0.475	-0.880								
%Arena	0.502	0.613	0.552							
%Limo	0.311	0.349	0.299	-0.913						
%Arcilla	0.618	0.798	-0.738	-0.626	-0.254					
Compactación	0.545	0.660	-0.581	-0.450	0.138	0.813				
%Humedad	0.668	0.821	-0.751	-0.803	0.642	0.691	-0.594			
pH_a	0.064	0.247	0.349	0.295	-0.268	-0.178	-0.048	-0.330		
pH_b	0.073	0.302	0.427	0.163	-0.149	-0.103	-0.061	-0.353	0.771	
%M.O.	-0.770	-0.833	0.680	-0.831	-0.696	0.653	-0.551	0.954	-0.263	-0.267

D.A.= Densidad aparente, D.R.= Densidad real, pH_a = lectura del pH en disolución con agua destilada hervida 1:2.5, pH_b = lectura del pH en solución salina KCl 1N pH 7 1:2.5, %M.O.= valor porcentual de materia orgánica.

VII. DISCUSIÓN

7.1. Factores que afectan la selección del sitio de oviposición

7.1.1. *El papel de la textura, la compactación y la porosidad.* Bajo condiciones de laboratorio se encontró que *Sphenarium purpurascens* prefirió ovipositar en suelos con partículas cuyo diámetro osciló entre 0.07 a 0.2 mm, lo cual corresponde a valores del intervalo de las arenas finas y las muy finas. La presencia de abundantes arenas en los suelos genera alta porosidad y una mayor proporción de macroporos, los cuales se llenan de aire y no retienen humedad, por lo que se les considera como poros de aireación (Aguilera, 1989). Por otra parte, los resultados edáficos sugieren que las hembras de *S. purpurascens* evitan ovipositar en suelos arcillosos (Tabla 6.6.). Las razones por las que este y otros chapulines (Shulov, 1952, Popov, 1958, 1959; Page y McCaffery, 1979) evitan la presencia de arcillas son las siguientes.

- (1) Es posible que las arcillas generen microporos capaces de retener humedad y no aire, por lo que el medio es incapaz de ofrecer oxígeno a los huevos.
- (2) La falta de oxígeno puede afectar negativamente la respiración de las hembras al ovipositar, pues las hembras de los chapulines respiran por el abdomen y esta estructura es enterrada para ovipositar.
- (3) Dado que las arcillas retienen altos niveles de humedad, esto puede producir efectos deletéreos sobre el desarrollo embrionario, pues los huevos se hidratarían en exceso facilitando el ataque de hongos. Las arcillas con exceso de humedad dificultarían la salida de las ninfas corriendo el riesgo de quedar atrapadas en el suelo.
- (4) La presencia de arcillas también incrementa la compactación de los suelos, cuando están secos y esto provoca que la hembra realice un esfuerzo mayor para cavar en ellos al seleccionar el sitio de oviposición.
- (5) Las arcillas pueden ser más reactivas pues ofrecen una mayor superficie de contacto y reaccionan fácilmente ante procesos fisicoquímicos (Woodrow, 1965b; Aguilera, 1989) pues son buenas conductoras de calor, esto es, se calientan de manera extrema durante las horas de mayor insolación y disipan muy rápido el

calor por las noches. Además, en un suelo donde predominan las arcillas, las variaciones drásticas de temperatura a las que se someterían los huevos podrían afectar negativamente su fisiología (Woodrow, 1965b).

En otros estudios sobre ecología de oviposición de chapulines que habitan en bosques templados, se ha establecido que la selección del sitio está en función de la estructura y consistencia del suelo, de tal manera que la hembra al formar el hoyo, éste no debe colapsarse ni aplastar a los huevos (Bernays *et al.*, 1976). Los sitios que no cumplen con estos requisitos son abandonados sin ovipositar (Norris, 1963; Uvarov, 1977; Jamieson, 1998). Al parecer, la decisión de dejar un hoyo también se hace en función de la facilidad que el suelo le permita a la hembra al momento de distender el abdomen en su interior, lo cual está correlacionado positivamente con la porosidad y negativamente con la compactación (Chapman, 1976), esta correlación se corroboró en este trabajo, pues en los suelos de la reserva del Pedregal, se encontró que a mayor compactación, menor es la porosidad, y de igual forma, menos frecuente es el uso de las hembras para la oviposición.

Algunos autores han planteado que el uso de un sitio para la oviposición se fundamenta en la cantidad de aire disponible para los huevos, pues al entrar en diapausa, éstos respiran cantidades mínimas y por ello es necesaria la presencia de aire en abundancia, lo cual garantiza su supervivencia (Sibly y Monk, 1987; Shah *et al.*, 1998). Ante este respecto, los análisis edáficos también demuestran que *S. purpurascens* realiza la selección del sitio de oviposición con base en la alta porosidad del suelo y la baja compactación que ofrece. Es muy probable que en los sitios *Mr*, *Pc* y *H*, las hembras encuentren las mejores condiciones de aireación para los huevos, en comparación con los sitios *G* donde la porosidad fue baja, y además, evaden la presencia de alta compactación, pues las hembras tendrían que realizar un gran esfuerzo mecánico con las valvas al tratar de vencer la resistencia a la penetración del ovipositor que ofrecen los agregados edáficos al estar secos y juntos.

7.1.2. El papel de la humedad y la materia orgánica. Bajo condiciones de laboratorio se encontró que *S. purpurascens* prefirió ovipositar en suelos con un

nivel de humedad inferior al 30%, y los resultados de campo mostraron que al ovipositar evadió sitios con un alto contenido de humedad (Fig. 6.15; Tabla 6.6). Por otro lado, se encontró que *S. purpurascens* evade ovipositar en sitios que presentan un alto contenido de materia orgánica. Ésta se incorpora al suelo mediante diversos procesos de descomposición y, en conjunción con la presencia de altas fracciones de arcilla y altos niveles de humedad, se conforma un sustrato ideal para el crecimiento de bacterias y hongos que podrían atacar a los huevos de este chapulín. Por estas razones, posiblemente las hembras evitan las secciones de los suelos donde predomine la humedad, y la materia orgánica, evitando así los efectos deletéreos sobre sus huevos y ninfas recién eclosionadas.

7.1.3. El papel de la topografía y la vegetación. Los sitios más adecuados para la oviposición de *S. purpurascens* en la reserva del Pedregal de San Ángel fueron los sitios planos abiertos dominados por *Muhlenbergia robusta* (Mr) y *Pennisetum clandestinum* (Pc) y, por el contrario, los sitios menos favorables fueron los hoyos y las grietas. Las razones de este patrón se discuten a continuación.

(1) En las grietas y en los hoyos las ootecas fueron escasas probablemente debido a que estos sitios presentaron poca radiación solar, motivo por el cual son sitios sombreados (Pianka, 1982) y ello puede repercutir negativamente en el desarrollo las ninfas y en la eclosión de los huevos de *S. purpurascens*.

(2) En los sitios planos se presenta un bajo contenido de humedad edáfica en comparación con los sitios abruptos (hoyos y grietas) (Fig. 6.15), lo cual está fuerte y positivamente correlacionado con el bajo contenido de materia orgánica en estos sitios (Tabla 6.7; Fig. 6.16). Por otro lado, la porosidad de los sitios planos es alta y los niveles de aireación pueden ser más apropiados para los huevos, en comparación con la que ofrecen los sitios abruptos. Un factor asociado a estas diferencias entre sitios es la textura del suelo; sin embargo, se sugiere que no se encontraron diferencias significativas en los componentes de la textura debido probablemente al bajo tamaño de muestra. Es posible que el contenido de arenas, que está positivamente correlacionado con la porosidad (Tabla 6.7), sea más alto en los sitios planos que en los abruptos.

(3) Los hoyos son un medio más benigno que las grietas dada la presencia de una mayor cantidad de ootecas y huevos en los primeros. Los hoyos, en comparación con las grietas, tienen un suelo más pobre en materia orgánica y con menos contenido de humedad. Por otro lado, los hoyos muy posiblemente pueden albergar en su interior parches de mayor extensión con suelo disponible que las grietas, lo cual incrementa la probabilidad de que las hembras localicen un parche de suelo adecuado para la oviposición.

(4) Se ha propuesto que los chapulines seleccionan sus sitios de oviposición en función del sitio de forrajeo (Bernays *et al.*, 1976; Le Berre y Launois-Luong, 1976; Uvarov, 1977). En este sentido, los sitios planos de la reserva del Pedregal pueden ofrecer más vegetación herbácea, por lo que *S. purpurascens* encontrará una alta diversidad de recursos alimenticios de alta calidad, mismos que pueden ser canalizados en un desarrollo óptimo y, posiblemente, alcancen tempranamente la madurez sexual y podrán desarrollar ootecas de mayor volumen, de mayor peso, con mayor cantidad de huevos y también con tallas más grandes que en los sitios abruptos (Tabla 6.2). Un fenómeno parecido se ha reportado para *Acrida exaltata* quien, al alimentarse de *Oryza sativa*, *Zea mays* y *Chrysopogon acciculatus*, puede producir una gran cantidad de huevos por ooteca y huevos de mayor talla en comparación con aquellos individuos que se alimentaron sólo de *Sorghum helepenses* (Nath y Haldar, 1993).

Se tiene que considerar que, probablemente, entre diciembre y febrero, cuando está finalizando el periodo reproductivo de *S. purpurascens*, las últimas hembras pueden mostrar tendencia a migrar a los sitios abruptos buscando alimento y/o un microclima adecuado (tal como han planteado varios autores; Cano-Santana, 1994; Camacho-Castillo, 1999), lo cual puede aumentar la probabilidad de depositar huevos en estos sitios. Por ello, muchas hembras que sobreviven hasta esta etapa seleccionarán para ovipositar los relativamente inadecuados sitios abruptos, pues esto es más benéfico que morir sin ovipositar. Lo anterior conduce a pensar que la selección del sitio de oviposición puede variar estacionalmente (Popov, 1958, 1959; Pickford, 1966b). Para *S. purpurascens* esto debe ser probado con posterioridad y como un proyecto de investigación a futuro.

Se han reportado algunos datos sobre la oviposición de *S. purpurascens* en campos de cultivo que muestran que esta especie es atraída por los bordes de dichos campos, así también por los bordes de los canales de riego, las laderas de las barrancas y por los lotes baldíos con vegetación ruderal (Navarro-Nava, 1999; R. Cerritos com. pers.). En general, estos resultados sugieren una preferencia hacia las zonas perturbadas relacionadas con las actividades humanas. Al parecer, las hembras tienden a evadir el interior de los cultivos pues seguramente el sitio para las ootecas no es el adecuado debido al manejo constante del terreno con el arado, que podría destruirlas o dañarlas y además tienden a congregarse en los bordes porque ahí se desarrollan malezas de las que pueden alimentarse (Méndez-Tolentino, 1992; Alfaro-Lemus, 1995; Navarro-Nava, 1999). Por último en este trabajo se encontró que el índice de asociación entre ootecas y vegetación perenne >50 cm de altura en las parcelas de 100 m² con presencia de *Muhlenbergia robusta* no resultó significativamente diferente de cero ($C= 0.04$; $\chi^2= 0.8$, $g.l.= 1$; $P> 0.05$) lo cual sugiere que a la presencia de vegetación no interviene en la selección del sitio de oviposición de esta especie.

7.1.4. El papel de otras características edáficas. En este trabajo se encontró que *S. purpurascens* no es afectado al seleccionar sus sitios de oviposición por características edáficas como el color y el pH; no obstante, Nava-Pastrana (1974) sugirió que este chapulín es atraído con frecuencia por el color blanco y gris, aunque esto quizá sea debido a una respuesta del fototropismo positivo de la especie hacia la luz que reflejan las superficies que se le ofrecieron.

7.2. El sitio y el tamaño de ootecas y huevos

En este trabajo para se encontró la presencia de ootecas con un gran número de huevos y de huevos con grandes tallas en los sitios perturbados con *Pennisetum clandestinum*, al compararlos con los de los sitios *Mr*, hoyos y grietas. La presencia de huevos con tallas significativamente mayores se corroboró en laboratorio con la realización de los ensayos en donde se asignó a las hembras cajas "con" y "sin" este pasto, encontrándose que las ootecas y huevos depositados en los lotes "con pasto" fueron significativamente más grandes en comparación con las depositadas en las cajas carentes de él (Tabla 6.4), a pesar

de que tenían follaje de plantas apetecibles para alimentarse. Esto se explica en buena medida al hecho de que *Pennisetum clandestinum* es un pasto que *S. purpurascens* consume desde sus primeros estadios ninfales (obs. pers.) y está considerado como uno de los pastos más nutritivos, con bajo contenido de sílice (9%), 40% en fibras y alto contenido de calcio y fósforo, de modo que es ampliamente usado en la alimentación de ganado vacuno (Fulkerson *et al.*, 1998). En contraste, es posible que el alimento que proveen las plantas del interior de la reserva no sea de la misma calidad. En particular, *M. robusta* (la planta dominante en los sitios *Mr*) tiene un alto contenido de sílice (obs. pers.) y un relativamente bajo contenido energético (17.9 kJ/g; Cano-Santana, 1994). Por otro lado, las hembras que ovipositan en los sitios abruptos producen ootecas y huevos de menor talla debido a: (i) baja calidad nutritiva de sus plantas (en su mayoría arbustos y árboles de lento crecimiento; ver Cano-Santana, 1994), (ii) microclima sombreado, húmedo y relativamente frío durante el día que reduce la tasa de crecimiento y desarrollo de los insectos, y (iii) presencia de hembras tardías que no alcanzan tallas corporales adecuadas (ver 7.1.3).

Otra posible explicación sobre la variación en el tamaño de ootecas y huevos de *S. purpurascens* se basa en que algunos chapulines emergen tardíamente y se enfrentan a una baja disponibilidad de alimento. Además, no reciben las mismas cualidades de fotoperiodo que predominaron cuando nacieron los primeros. Para otras especies de chapulines estos factores traen repercusiones negativas a nivel fisiológico y se reflejan en el descenso de la fecundidad de las especies, lo que se manifiesta en la escasa producción de huevos los cuales, además, son pequeños y de diapausa corta (Rodell, 1977; Ingrisch, 1987).

Como consecuencia de esta variación en el tamaño de los huevos es probable que se determine la presencia de adultos de tallas variables en la población, mismos que están sujetos a una *jerarquía competitiva* en la que los mejores competidores se desarrollan y crecen rápidamente. Estos organismos altamente competitivos al consumir grandes cantidades de alimento crecen considerablemente, en tanto que los peores competidores obtienen pocos recursos y son, en consecuencia, pequeños y maduran lentamente. Esto significa

que aquellos individuos que alcanzan primero el estadio adulto con plena madurez sexual son también los más grandes, tal como lo ha sido sugerido para chapulines (Wall y Begon, 1987). El tamaño de los huevos puede aumentar la capacidad competitiva de un organismo y en algunos casos, reducir su vulnerabilidad a la depredación y, como consecuencia de estos factores, se tiende a favorecer la supervivencia de los organismos de mayor tamaño (Wall y Begon, 1987). Como prueba de ello, se encontró que los machos protándricos de *S. purpurascens* tienen un mayor tamaño corporal y, además, alcanzan un mayor éxito en el apareamiento (Cueva del Castillo y Núñez-Farfán, 1999). No obstante, la posesión de un tamaño grande también conlleva algunas desventajas, tales como el requerimiento de mayores cantidades de energía para el mantenimiento, el crecimiento y la reproducción. Por estos motivos, los organismos grandes pueden verse afectados por la escasez de recursos y también pueden ser preferidos por algún depredador (Begon *et al.*, 1996).

La variación del tamaño de ootecas y huevos de *Sphenarium purpurascens* en la localidad puede deberse directamente a la presión de selección que el medio ejerce sobre este insecto, el cual posiblemente varía el tamaño de sus ootecas y huevos como una respuesta adaptativa ante la carencia de alimentos o sequía. En ortópteros, la variación del tamaño de sus ootecas y huevos es un fenómeno muy frecuente, pues se presenta en *Camnulla pellucida* (Pickford, 1966a), *Myrmeleotettix maculatus* (Atkinson y Begon, 1987a), *Chorthippus brunneus* (Atkinson y Begon, 1987b), *Arphia sulphurea* (Atkinson y Begon, 1988) y *Chorthippa viridifasciata* (Landa, 1992). Se ha sugerido que la reducción del tamaño constituye una respuesta adaptativa ante presiones de selección como la escasez de agua y recursos alimenticios, y a su vez estos factores pueden producir una disminución en su sobrevivencia y potencial reproductivo de las especies. Sin embargo, también se ha sugerido que la reducción del tamaño de los huevos puede ser una estrategia adaptativa que repercute positivamente en la adecuación de algunos ortópteros como *Gryllus firmus* (Walker, 1980), *Chorthippus bomhalmi* (Ingrisch, 1987), *Melanoplus sanguinipes* (Dingle *et al.*, 1990; Przybyszewski y Capinera, 1990), *Oxya yezoensis* (Ando y Yamashiro,

1993) y *Valanga irregularis* (Rajakulendran *et al.*, 1993), pues en ellas se ha mostrado la correlación negativa entre la talla de los huevos y la duración de la diapausa. Para estas especies la presencia de huevos pequeños implica una rápida eclosión y mayor tiempo de permanencia en el medio. Para el chapulín *Aulocara ellioti* se ha explicado la reducción de su tamaño corporal y de la talla de sus huevos en función directa del cambio de estación, el cual, incrementa las concentraciones hormonales de las plantas que son consumidas por este insecto hacia el fin de su ciclo de vida (Neumann-Visscher, 1980, 1982, 1987).

Dado lo anterior, es factible que la variación del tamaño de ootecas y huevos de *Sphenarium purpurascens* sea debida a su *plasticidad fenotípica* pues ésta puede ser una respuesta condicionada ante el hábitat donde se desarrolle este chapulín y además, se ha probado que esta plasticidad es la responsable de la capacidad de responder al ambiente variando su tamaño corporal y su momento de maduración sexual (Cueva del Castillo *et al.*, 1999; Cueva del Castillo, 2000). Se sugiere que la variación en el tamaño de ootecas y huevos de esta especie puede ser debida a las diferencias espaciales y temporales en la calidad y cantidad de alimento disponible, lo cual es el producto de la heterogeneidad ambiental y estacional de la reserva del Pedregal.

7.3. Abundancia de ootecas en los ambientes de la reserva del Pedregal

En los sitios *Mr* y *Pc* se obtuvieron los valores más alto de abundancia (5.1 ootecas/m² y 190 huevos/m² en promedio), en tanto que los sitios *H* y *G* se encontraron los valores más bajos (1.4 ootecas/m² y 8.9 huevos/m² en promedio). Estos datos se encuentran entre los valores más bajos reportados para chapulines de zonas áridas (Tabla 7.1). Las explicaciones de esto se discuten a continuación.

Tabla 7.1 Valores de las densidades de ootecas y huevos de ortópteros de zonas áridas.

Especie	Número de ootecas/m ²	Número de huevos/m ²	Referencia
<i>Sphenarium purpurascens</i>	5.1	190	Este trabajo
<i>Ochrilidia affinis</i>	52	231	Parihar, 1981
<i>Aiolopus thalassinus</i>	90	270	Mahmood y Qazi, 1989
<i>Taeniopoda eques</i>	97	360	Whitman y Orsak, 1985
<i>Heteracris littoralis</i>	105	250	Ibrahim, 1983
<i>Oedaleus senegalensis</i>	104	237	Cheke, 1990
<i>Zonocerus variegatus</i>	116	230	Iheagwam, 1983, 1985
<i>Eyprepocnemis plorans</i>	120	313	López-León <i>et al.</i> , 1994
<i>S. purpurascens</i> ¹	155	580	R. Cerritos, com. pers.

¹*Sphenarium purpurascens* Datos para agrosistemas del Valle de Puebla-Tlaxcala.

(1) La localidad ha experimentado perturbaciones periódicas por fuego, las cuales se acentúan durante los meses de sequía (E. Martínez, com. pers.). Por ejemplo, Camacho-Castillo (1999) reportó la presencia de ootecas carbonizadas en *sitios planos*, por lo que, es muy probable que en aquellos sitios donde algunas ootecas se quemaron, los chapulines que sobrevivieron y que formaron nuevas generaciones, estén repoblando las áreas desocupadas y debido a ello, durante el muestreo de este trabajo se encontraron valores bajos.

(2) El año previo a la realización del presente estudio (1998) fue especialmente seco durante los meses de marzo a junio con una precipitación inferior a los 50 mm y coincidió con los meses más cálidos, con temperaturas superiores a los 29°C. Es muy probable que estas condiciones ambientales provocaran la muerte de los huevos por deshidratación no obstante, aquellos huevos que soportaron la sequía sí lograron eclosionar con la llegada tardía de las lluvias y es posible que originarán una generación poco densa de chapulines y entonces, al ovipositar a finales de 1998 lo hicieron de manera aislada y escasa. Es muy probable que la mayor sobrevivencia de este insecto durante este año, se haya producido en los *sitios abruptos*. Es posible que la población de este insecto en la reserva del Pedregal experimente fluctuaciones anuales dependiendo de las condiciones de humedad y temperatura.

(3) No se descarta la posibilidad de que las ootecas y huevos de *Sphenarium purpurascens* sean estructuras propensas a ser destruidas, depredadas o parasitadas y ello puede disminuir la densidad original que poseían al inicio de la temporada de oviposición. Estos sucesos son frecuentes en otras especies de chapulines tal como se maneja en los trabajos de Pickford (1964), Stiling y Strong (1982), Siddiqui *et al.*, (1983), Rees (1985), Mahmood y Qazi (1989), Dysart (1991, 1995), Sabrosky (1991), Stock y Camino (1992), Baker *et al.* (1996) y Songa y Holliday (1997). Para *S. purpurascens* en la reserva del Pedregal y otras localidades se necesita de mayor documentación e investigación a futuro.

Se considera que un organismo alcanza la condición de plaga cuando sus densidades poblacionales llegan a causar perjuicios en las sociedades humanas (Pérez y Gil, 1998); sin embargo, en la reserva del Pedregal este chapulín esta

lejos de serlo sobre todo si se comparan sus densidades de ootecas con las obtenidas en agrosistemas (Tabla 7.1). Así, en otras localidades de los Estados de México, Tlaxcala y Puebla *S. purpurascens* es considerado como una plaga significativa que ataca a cultivos de importancia económica (Navarro-Nava, 1999). En Puebla, se registraron densidades de 1000 a 3500 ninfas/m² y densidades de 50 a 70 ootecas/m² en tanto que, en Tlaxcala en los bordes asociados a cultivos de alfalfa se han reportado densidades de 155 ootecas/m² (R. Cerritos, com. pers.), por lo que se han tomado algunas medidas para controlar sus poblaciones (Méndez-Tolentino, 1992; Rojas-Ramírez, 1994; Alfaro-Lemus, 1995).

7.4. Correlaciones entre las ootecas y huevos

Se encontró que en *Sphenarium purpurascens* existe una correlación positiva y significativa entre distintas variables dimensionales de las ootecas y huevos (Tabla 6.1). En la literatura se ha citado que el volumen de las ootecas de otras especies es influenciado significativamente por los fluidos procedentes de las glándulas accesorias, por el número de huevos, su tamaño y también por el material esponjoso (Parihar, 1984). En este trabajo se encontró que el número de huevos, el largo de los huevos, el volumen de las ootecas y el peso fresco guardan una correlación positiva. Esto permite estimar que las ootecas grandes y pesadas poseen en su interior un número proporcional de huevos, y además, éstos son de gran tamaño. Durante la disección de las ootecas y de las hembras se observó la presencia de fluidos precedentes de las glándulas accesorias y se probó que el volumen que estos líquidos representan no afecta a las correlaciones encontradas, y tampoco el material esponjoso que conforma el tapón de la ooteca. Éste último se caracterizó por ser de consistencia quebradiza y posiblemente posee función antibacterial, o netamente estructural, pues brinda protección ante el ataque de hongos y bacterias y también es una matriz o soporte interno para los huevos en la ooteca (Zimin, 1938; Parihar, 1984).

7.5. Patrón de distribución espacial de las ootecas

Es frecuente la atracción que las especies experimentan hacia los sitios donde su adecuación es favorecida, por el contrario, se manifiesta un rechazo ante aquellos

cuyas características no satisfacen las necesidades elementales para ellos (Klopfer, 1970; Begon *et al.*, 1996).

7.5.1. *Factores que promueven un patrón de distribución agregado.* En los chapulines y langostas la agregación de individuos es un fenómeno que ha sido explicado desde tres puntos de vista: (1) *ecológico*, (2) *etológico* y (3) *fisiológico* (Chapman y Joern, 1990). A continuación se esbozará cada uno para *Sphenarium purpurascens*.

(1) *Enfoque Ecológico.* La distribución agregada en las parcelas con *Pennisetum clandestinum* puede ser explicada por las siguientes razones: (i) *Pennisetum clandestinum* es un pasto que crece en la reserva del Pedregal sobre terrenos perturbados, por la acumulación de basura y cascajo. Es muy probable que los sitios óptimos para ovipositar se encuentren en parches de suelo muy reducidos y que las hembras tiendan a congregarse en ellos al seleccionar el sitio. (ii) El patrón de crecimiento de *Pennisetum clandestinum* puede generar la agregación de las hembras, pues desarrolla estolones que se sobrelapan y forman una malla o red, que además adquiere forma de tapete, el cual puede ser un solo rameto y con escasa variabilidad genotípica (Woomer *et al.*, 1990; Herrero-Borgonon *et al.*, 1995; Wilen *et al.*, 1995; Wilen y Holt, 1996; Elmore *et al.*, 1997), en la cual las hembras de *S. purpurascens* pueden seleccionar sus micrositos de oviposición entre los espacios que quedan libres del traslape de estolones, y ello favorecerá la presencia de ootecas cercanas unas de otras. (iii) La agregación en las parcelas con *P. clandestinum* se puede producir ante presiones ejercidas por depredadores, como la araña *Neoscona oaxacensis* que presenta altas densidades en este tipo de sitios (C. Martínez, com. pers.). En este sentido, las ninfas al emerger y agregarse pueden reducir el riesgo que representa un depredador pues es altamente probable que se deprede a otro organismo. Los organismos al unirse dan lugar a lo que se conoce como "rebaño egoísta" en el cual existe un orden jerárquico y los organismos subordinados tienden a permanecer en las orillas de la congregación y potencialmente pueden ser depredados (Klopfer, 1970; Begon *et al.*, 1996). Sin embargo, se requieren de estudios experimentales para probar ésta suposición.

(2) *Enfoque Etológico*. Es posible que la presencia del pasto *P. clandestinum* posea un efecto positivo sobre la conducta de agregación de las hembras de *S. purpurascens* pues con la realización de los ensayos de las secciones 6.6 y 6.7 se pudo observar lo siguiente: (i) Las hembras de los tratamientos "con *P. clandestinum*" se intuían protegidas por la presencia del pasto, pues las agresiones hacia sus congéneres fueron mínimas, y además, toleraban la cercanía de otras hembras lo que favorecía la agregación. (ii) Es probable que los "tapetes" de *P. clandestinum* amortigüen los rayos solares generando gradientes de temperatura y humedad a lo largo de sus hojas durante el día y posiblemente, *S. purpurascens* al ascender o descender sobre ellas, según lo necesite para termorregular, pueda encontrar en la base de las hojas de esta especie un microclima benigno que permita su oviposición agregada.

(3) *Enfoque Fisiológico*. Para *S. purpurascens* la agregación de sus ootecas puede ser debida a diversos procesos de comunicación química mediante feromonas, entre los miembros de la especie pues este es un fenómeno muy frecuente en otras especies de chapulines ápteros tal como lo proponen Norris (1963, 1970), Lohr (1990) y Whitman (1990). Esto, sin embargo, requiere se estudios más detallados.

7.5.2. *Factores que promueven un patrón de distribución aleatorio*. El patrón de distribución aleatorio de las ootecas en las parcelas con *Muhlenbergia robusta* puede ser explicado considerando lo siguiente: (i) En la reserva del Pedregal de San Ángel los *sitios planos* presentan una distribución heterogénea de las características del suelo, la cual está definida por la microtopografía ya que puede determinar la acumulación diferencial de las partículas edáficas y modificar sus propiedades físicas y la escasa presencia de porciones de suelo con las características idóneas para la oviposición, puede ser un factor que permita el distanciamiento entre las ootecas. (ii) Si un objeto está distribuido aleatoriamente en el medio, dificulta su localización. Es posible que *S. purpurascens* oviposite bajo este patrón ya que existe menor probabilidad de que algún depredador encuentre sus ootecas; tal como ocurre con los chapulines *Hieroglyphus daganensis*, *Cataloipus fuscocoeruleipes*, *Kraussaria angulifera* y *Tylotrypidius*

gracilipes que son capaces de depositar ootecas de manera dispersa o aleatoria en el suelo, para reducir las probabilidades de ser encontradas por aves paseriformes que poseen sus sitios de forrajeo en los sitios de oviposición de estas especies (Shah *et al.*, 1998). (iii) En la parcela III Pc C (Apéndice 1) el patrón aleatorio puede ser debido a la existencia de una baja densidad de organismos durante la generación anterior, quienes depositaron sus ootecas de manera distanciada. Es posible que en años anteriores este sitio haya sido perturbado por fuego, pues se observaron restos de vegetación carbonizada y es probable que los chapulines de ese sitio migraran hacia otros lugares o perecieron. También es factible que el sitio estaba en proceso de re-población y es muy probable que los chapulines al llegar al sitio arriben en direcciones aleatorias. (iv) Finalmente, la presencia de un patrón de distribución aleatorio en las ootecas de *Sphenarium purpurascens* puede ser el resultado de la conducta intolerante y la actitud territorial que se observó bajo condiciones de laboratorio pues ambos despliegues son componentes de la *lucha reproductiva*. En ella se trata de expeler de un lugar a un intruso potencial (rival reproductivo). La lucha tiene por objeto evitar que dos competidores se establezcan en el mismo sitio, lo cual les obliga distanciarse, reservándose cada uno para sí una parte del espacio disponible (Tinbergen, 1964). Con el distanciamiento se asegura la posesión de un territorio indispensable para la reproducción y también existe la posibilidad de que los individuos aprovechen al máximo las oportunidades y recursos alimenticios cuando estén aislados (Tinbergen, 1964; Shah *et al.*, 1998).

7.6. El desarrollo de los huevos

Se encontró que el desarrollo de los huevos de *S. purpurascens* inició a partir del 15 de septiembre, ya que fue la fecha en la que se comenzaron a evidenciar los primeros cambios fisiológicos y morfológicos de los oviductos y ovariolas. En este periodo comenzó la cópula con las hembras vírgenes que iban madurando. Para otras especies de chapulines se ha probado que la transferencia de los espermátóforos está correlacionada positivamente con la maduración de los huevos y con la oviposición, ya que produce respuestas en cascada que activan diversas rutas metabólicas en las hembras que van madurando (Shulov, 1952;

Hunter-Jones y Lambert, 1961; Pickford y Padgham, 1973; Pickford, 1976; Petrey *et al.*, 1989; Loher, 1990; Dingle y Mousseau, 1994; Groeters, 1994; López-León *et al.*, 1994; Yi y Guillot, 1999).

Para *Sphenarium purpurascens* la segunda quincena de octubre es relevante para la fenología del desarrollo de sus huevos pues se colectaron y disectaron ejemplares de todas las etapas de desarrollo. Este dato sugiere que durante los meses de otoño en la reserva del Pedregal, la población de hembras del chapulín es fisiológicamente heterogénea.

En este trabajo se reportó que los *huevos ovipositables* de *S. purpurascens* experimentaron un último cambio de coloración a café hialino y luego a café oscuro. Este proceso se explica en función de la entrada del huevo a la diapausa, o bien, como un proceso de endurecimiento de las membranas, lo cual involucra su curtimiento con algunas catecolaminas y lo cual permite a los huevos no ser mordidos, ni punzados por los oviposidores de himenópteros, ni desecarse excesivamente (Eisner *et al.*, 1966; Hopkins *et al.*, 1999). Este puede ser el caso de *S. purpurascens* ya que no se han registrado parasitoides en sus huevos (Z. Cano-Santana, com. pers.).

Se ha reportado que el tamaño y la cantidad de huevos puede ser afectado positivamente por la cantidad de alimento que ha consumido la hembra y además, esto es un factor correlacionado positivamente con la cantidad de humedad atmosférica que predominó en la localidad donde habitan las hembras durante las fases de vitelogénesis temprana y tardía (Salt, 1949, 1952; Hunter-Jones y Lambert, 1961; Smith, 1964; Modder y Tamu, 1996). Para *S. purpurascens* es factible que se haya manifestado un efecto de la humedad de la localidad en estos estadios, pues el año cuando se realizó este estudio fue particularmente húmedo y pudo haber gran disponibilidad de alimento para las hembras (Fig. 4.1). Además, la descripción de las seis etapas del desarrollo de los huevos se realizó en organismos colectados en los sitios *Pc* por lo que se desconoce cual es el patrón de desarrollo en el resto de los sitios de la reserva del Pedregal. Se esperaría encontrar poca variación en la cantidad de etapas de desarrollo y también en la duración de cada etapa. Asimismo, para aportar más detalles sobre esta parte del

ciclo de vida sería conveniente evaluar el *índice de esfuerzo reproductivo* entre los sitios. Dicho índice involucra detalles como el peso seco de la ooteca, el número de huevos en ella y el peso seco de las hembras (Monk, 1985), con ello se podría estimar cual es el sitio de la reserva del Pedregal en el cual el costo reproductivo para el chapulín es alto y además, se puede conocer que ventajas adaptativas le puede proporcionar a los individuos que habitan en los sitios contrastantes de la localidad.

7.7. La conducta de oviposición

Se ha sugerido que la identificación y selección del sitio de oviposición se realiza por parte de los organismos empleando todos sus órganos de los sentidos (Woodrow, 1965a; Klopfer, 1970; Uvarov, 1977; Hartmann y Loher, 1996). No obstante, algunos de estos órganos de los sentidos poseen más peso que otros. Para los ortópteros se han logrado identificar cinco patrones conductuales que las hembras preñadas realizan al momento de seleccionar los sitios de oviposición (Shulov, 1952; Jamieson, 1998). El proceso se inicia con un incremento en la movilidad de las hembras sobre el suelo, a lo cual se le ha catalogado como una *conducta exploratoria* del medio, en la cual principalmente intervienen los propioceptores de las patas (Shulov, 1952; Chapman, 1976; Uvarov, 1977). Se ha sugerido que conforme una hembra camina reconoce alguna característica de firmeza en el suelo así como su temperatura y humedad. Posteriormente, y dependiendo de la especie, las hembras tienden a aplicar otros órganos de los sentidos, como el tacto con antenas, palpos bucales y las valvas ventrales del ovipositor (Pickford, 1966a; Pickford, 1972; Ibrahim, 1983). El orden en el que aplican cada órgano y la duración del evento palpatorio varía entre especies (Hafez e Ibrahim, 1965b; McCaffery y Page, 1982). Bajo condiciones de laboratorio se encontró que los órganos de los sentidos de *Sphenarium purpurascens* involucrados en la búsqueda y selección del sitio de oviposición son principalmente los del tacto (*i.e.* las antenas y el ovipositor). Esta especie probablemente realiza la primera evaluación de la estructura y la estabilidad del suelo mediante las patas, posteriormente realiza la comprobación de la firmeza o consistencia del suelo con las antenas, como lo reportaron para otros chapulines

Popov (1959), Woodrow (1965a) y Jamieson (1998). Una segunda verificación se realiza al tocar el sustrato directamente con el ovipositor con lo que las hembras valoran su dureza, la salinidad y el pH como lo han manifestado Woodrow (1965b) y Uvarov (1977). También se ha declarado que, con la distensión del abdomen, las hembras adquieren la elasticidad y la fuerza necesaria para vencer la dureza del suelo y poder enterrar el ovipositor y con ello alcanzar una profundidad adecuada en el sustrato (Chapman, 1976). Las valvas del aparato ovipositor se caracterizan por ser estructuras articuladas y fuertemente esclerosadas que a la hembra le permiten excavar. Este efecto, aunado a la acción que ellas realizan al impulsar el abdomen en dirección posterior mientras lo van enterrando, permite una fácil y rápida penetración (Norris, 1963; Woodrow, 1965a). Mediante diseños experimentales de oviposición, cuyo sustrato fue transparente se ha podido evidenciar que las hembras al tener el abdomen enterrado en el suelo, siguen abriendo y cerrando las valvas del ovipositor y en conjunción con sacudidas periódicas van induciendo la salida de los huevos al medio (Chapman, 1976; Uvarov, 1977). Para *S. purpurascens* el primer producto que es expulsado al medio externo es una sustancia espumosa que se endurece y se torna café al contacto con el aire.

Además de todas las conductas mencionadas aquí; para esta especie se han encontrado dos patrones conductuales más, según se expone a continuación:

(1) *Conducta de intolerancia*. Las hembras que comenzaron a realizar los ensayos de oviposición no toleran la presencia de otras hembras cercanas; no obstante, se comportan de manera indistinta ante la presencia de su pareja. Fue frecuente la observación de una conducta de rechazo en la cual las hembras estando con el abdomen enterrado, estiran violentamente el tercer par de patas y con esa acción evitan la aproximación de las rivales. Durante los ensayos fue frecuente la observación de hembras aisladas y con actitudes territorialistas. Tinbergen (1964) ha postulado que entre las hembras en fase reproductora es frecuente la presencia de la *lucha reproductiva* en la cual los organismos defienden la posesión de un área determinada y limitada, a fin de que otros miembros de la población no lo posean y así tener ventaja jerárquica sobre ellos, pues se ha sugerido que con

la *lucha reproductiva* se obtiene un dominio sobre el grupo. Con este evento se trata de echar de un sitio a un rival reproductivo. La naturaleza de esta lucha puede ser debida netamente a un instinto o también puede ser desencadenada por el crecimiento gonadal y la carga hormonal que esto implica en el organismo. La presencia de estas hostilidades entre los individuos ocasiona el distanciamiento entre ellos, y de este modo, cada individuo se asegura para sí mismo un espacio o territorio indispensable para la reproducción. Este alejamiento posibilita el que los individuos aprovechen al máximo las oportunidades disponibles sin riesgo de competencia. Por otro lado, la agresividad pueden ser explicada con base a un efecto densodependiente representado por la cantidad de parejas en observación y también por el efecto del tamaño del área. Se propone que las altas densidades de organismos y un espacio reducido para ovipositar son factores determinantes para que a las hembras de *Sphenarium purpurascens* se les genere un estado estresante y por ello tienden a agredir a otras; no obstante, este tipo de información requiere de un mayor análisis para esta especie.

(2) En los ensayos donde a las hembras se les proporcionó una área cubierta de pasto *Pennisetum clandestinum* no se observó la *conducta intolerante* y la *lucha reproductiva* fue mínima, pues se redujeron en gran medida las agresiones directas entre las hembras al hacer sus ensayos de oviposición. En los ensayos sin pasto, por su parte, las hembras carecían de algún otro sitio para posarse que no fuera directamente sobre el suelo desnudo, la tapa de las cajas o la vegetación del alimento. Es muy probable que las hembras de los experimentos donde se les proporcionó pasto perciban la abundancia del recurso alimenticio y no desarrollen el instinto de agresión hacia sus congéneres y, por el contrario, tiendan a agregarse para reducir los efectos de un posible depredador. Por otro lado, se argumenta que un área reducida para ovipositar es un factor de estrés, pues las características que las hembras seleccionan pueden ser escasas y pueden existir pocas probabilidades de encontrar micrositios adecuados para ovipositar. Por ello, las hembras al seleccionar y encontrar su sitio de oviposición, deben defenderlo activamente. No obstante, estos datos deben tomarse con cautela ya que es necesaria más información y estudios futuros al respecto.

7.8. Variación morfológica de las ootecas

Se encontró que *Sphenarium purpurascens* posee la capacidad de variar la forma de sus ootecas conforme avanza la estación. Al inicio del periodo de oviposición del 30 de octubre y hasta el 14 de diciembre se encontró que las ootecas más frecuentes tuvieron forma cilíndrica y posteriormente decreció su abundancia y comenzaron a ser más frecuentes las oblicuas. La explicación de la existencia de estas dos tendencias en la forma de las ootecas se fundamenta en lo siguiente: (1) puede ser debida a factores inherentes a la edad del organismo ya que en los primeros meses del periodo de oviposición, las hembras aun son jóvenes y poseen un buen potencial de distensión abdominal a nivel muscular e intercuticular y por el contrario, las hembras que ovipositan en los meses más inclementes del invierno son también las que emergieron tardíamente y seguramente, la capacidad de distensión abdominal decrece pues sus músculos pueden perder elasticidad al entrar las hembras a su madurez o senectud. (2) También se podría deber a que en el inicio del periodo de oviposición existe alimento rico en agua el cual puede hidratar adecuadamente los segmentos intercuticulares del abdomen y así favorecer la distensión abdominal (Zimin, 1938; Parihar, 1984) y por el contrario, la formación de ootecas oblicuas se podría producir como resultado de la desecación del alimento.

Para otras especies de chapulines se ha demostrado que los músculos de las hembras no son tan flexibles en el invierno, como las que iniciaron su oviposición meses antes, además las bajas temperaturas van acelerando el proceso de oviposición pues cada vez hay menos disponibilidad de alimento y se incrementa el riesgo de que las hembras mueran de frío o de inanición sin ovipositar (Zimin, 1938; Parihar, 1984; Colvin, 1996; Shah *et al.*, 1998).

En la reserva del Pedregal de San Ángel la selección del sitio de oviposición para *S. purpurascens* puede ser más rápida al llegar el invierno, por esto las hembras reducirían los *intentos de oviposición*, y al acelerarse el proceso, se incrementa la posibilidad de que el abdomen se entierre en cualquier ángulo de inclinación diferente a 90°, por lo común entra sesgado a 45° y favorece la formación de ootecas oblicuas y curvas.

A nivel fisiológico se ha propuesto que las ootecas cilíndricas son capaces de experimentar un calentamiento, humedecimiento y desecación gradual en forma de un microgradiente en el suelo. Se ha sugerido que esto tiene repercusiones positivas en la eclosión de los huevos pues permite una serie de procesos graduales que pueden definir un desarrollo diferencial entre los huevos de una misma ooteca (Zimin, 1938; Pickford, 1976; Colvin, 1996). Estas condiciones de microgradientes no son patentes para las ootecas oblicuas a las que se ha propuesto que su hidratación, calentamiento y desecación es homogénea e hipotéticamente sin variación en el desarrollo embrionario de sus huevos (Uvarov, 1977 Pickford, 1966b; Colvin, 1996).

VIII. CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

Con base en la discusión se puede concluir lo siguiente:

- 1) Los sitios que presentaron mayores densidades de ootecas de *Sphenarium purpurascens* fueron los planos, que es donde se asientan comunidades vegetales dominadas por *Muhlenbergia robusta* o *Pennisetum clandestinum*, en tanto que, los sitios con menores densidades, fueron los de topografía accidentada (*hoyos y grietas*), cuya comunidad vegetal está dominada por *Eupatorium petiolare* y *Dodonaea viscosa*. Esto se debe a que posiblemente los suelos de estos últimos, en comparación con los planos, presentaron mayores niveles de humedad, mayor contenido de materia orgánica, mayores valores de compactación y menores niveles de porosidad. Asimismo, los sitios abruptos están expuestos a una baja radiación solar que puede afectar negativamente el desarrollo de las ninfas y la eclosión de los huevos.
- 2) Las ootecas de mayor tamaño y con mayor número de huevos, así como los huevos de mayor talla se registraron en los sitios planos abiertos, en comparación con los valores obtenidos en los sitios abruptos y sombreados. Es posible que los sitios planos ofrecen alimento de mayor calidad y un microclima más benigno que se refleja en el tamaño de huevos y ootecas.
- 3) La característica edáfica con el mayor coeficiente de determinación y posiblemente la más importante en la selección del sitio de oviposición de *S. purpurascens* fue el *porcentaje de arcilla*. Esta especie realiza la selección de su sitio de oviposición evadiendo la presencia de altos niveles de arcillas, de materia orgánica y de humedad excesiva. En contraste, las hembras de esta especie seleccionan sitios con suelos que tengan altos niveles de porosidad, baja compactación y predominancia de arenas finas para depositar sus huevos.
- 4) Los *hoyos* en comparación con las *grietas* son un sitio más adecuado para la oviposición pues, estos sitios presentan suelos con menores contenidos de materia orgánica y humedad y, posiblemente, albergan en su interior parches de mayor extensión con suelo disponible para la oviposición.

- 5) Esta especie prefiere para ovipositar suelos con fracciones finas cuyo diámetro oscile entre 0.07 y 0.2 mm y mostró preferencias por humedades edáficas inferiores al 30%. Las texturas arenosas permiten una mayor oxigenación de los huevos y los bajos niveles de humedad probablemente reducen la mortalidad de los huevos por ataque de hongos.
- 6) Se encontraron dos patrones de distribución espacial en las ootecas de *Sphenarium purpurascens*. En las parcelas con *Muhlenbergia robusta* la distribución fue preponderantemente al azar en tanto que, en las parcelas con *Pennisetum clandestinum*, el patrón de distribución espacial fue agregado.
- 7) Se identificaron seis etapas de desarrollo en los huevos de *S. purpurascens*: *oviductos inmaduros*, *oviductos previtelogénicos*, *huevos en vitelogénesis temprana*, *huevos en vitelogénesis tardía*, *huevos terminales* y *huevos ovipositables*. Asimismo, se registraron y describieron tres patrones morfológicos en sus ootecas: cilíndricas, oblicuas y amorfas. La frecuencia de producción de ootecas cilíndricas fue mayor al principio de la temporada de oviposición, en tanto que la frecuencia de producción de ootecas oblicuas se acentuó en la temporada tardía. Lo anterior se le adjudicó a la reducción de la elasticidad del abdomen asociada a la edad de las hembras.
- 8) Bajo condiciones de laboratorio se identificaron y describieron seis patrones conductuales como resultado de la actividad de oviposición de esta especie y se evidenció que la selección del sitio de oviposición es un evento complejo y minucioso en el que intervienen las patas, las antenas y las valvas.

De este trabajo se derivan varias preguntas muy relacionadas con el tema de la ecología y la selección del hábitat para la oviposición en *S. purpurascens*:

1. ¿Varia la selectividad por el sitio de oviposición en función de la edad de la hembra?
2. ¿El patrón de distribución espacial en un mismo sitio varía entre años?
3. ¿Habrá, en condiciones naturales, competencia intra e interespecífica, tanto de interferencia como de explotación, por los sitios de oviposición?
4. ¿Cuáles son los principales depredadores y parásitos de los huevos de este chapulín en la reserva del Pedregal? y, en caso de haberlos ¿varían entre sitios

de topografía y vegetación contrastante? y ¿serán los mismos en otras localidades donde está presente esta especie de chapulín?

5. ¿Cuáles son las hormonas relacionadas con cada estadio del desarrollo de los huevos? y ¿qué hormonas conducen a la agregación o separación de las hembras al ovipositar?
6. ¿Cuándo inicia y termina la diapausa de los huevos en *S. purpurascens*?, ¿cómo es la anatomía del ovipositor y de los huevos? y ¿qué factores regirán el proceso de endurecimiento en los huevos de esta especie?
7. ¿Cómo es la fisiología del desarrollo embrionario? y ¿qué implicaciones sobre ésta pueden tener las variaciones del medio ambiente?
8. ¿Cuál de los órganos de los sentidos tendrá un mayor peso en la selección del sitio de oviposición?
9. ¿Cuáles son los genes responsables de producir la variación del tamaño de las ootecas y los huevos en esta especie?
10. ¿Cuáles son los patrones de distribución espacial de las ootecas en los sitios de topografía accidentada?

Literatura citada

- Agarwal, R. A. y N. Krishnananda. 1976. Preference to oviposition and antibiosis mechanism to jassids (*Amrasca devastans* Dist.) in Cotton (*Gossypium* sp.). *Symp. Biol. Hung.* 16: 13-22.
- Aguilera, H. N. 1989. *Tratado de Edafología de México*. Vol. 1. Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México. 222 pp.
- Alfaro-Lemus, A. L. 1995. Biología de *Sphenarium purpurascens* Charp. (Orthoptera: Acrididae) y patogenicidad de *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. en laboratorio. Tesis Profesional. Depto. Parasitología Agrícola. U. A. Ch. Chapingo, México. 67 pp.
- Álvarez, F. J., J. Carabias, J. Meave, P. Moreno-Casasola, D. Nava, F. Rodríguez, C. Tovar y A. Valiente. 1982. Proyecto para la creación de una reserva en el Pedregal de San Ángel. Lab. de Ecología, Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México. 49 pp.
- Ando, Y. y C. Yamashiro. 1993. Outbreaks and delayed hatching after hibernation in the rice grasshopper, *Oxya yezoensis* Shiraki (Orthoptera: Catantopidae). *App. Entomol. Zool.* 28: 217-225.
- Atkinson, D. y M. Begon. 1987a. Reproductive variation and adult size in two co-occurring grasshopper species. *Ecol. Entomol.* 12: 119-127.
- Atkinson, D. y M. Begon. 1987b. Ecological correlates and heritability of reproductive variation in two co-occurring grasshopper species. *Ecol. Entomol.* 12: 129-138.
- Atkinson, D. y M. Begon. 1988. Adult size variation in two co-occurring grasshopper species in a sand-dune habitat. *J. Anim. Ecol.* 57: 185-200.
- Baker, G. L., R. J. Dysart y R. G. Pigott. 1996. Parasitism of grasshopper and Locust eggs (Orthoptera: Acrididae) by *Scelio* species (Hymenoptera: Scelionidae) in southern Australia. *Aust. J. Zool.* 44: 427-443.
- Barnes, R. D. 1989. *Zoología de los Invertebrados*. 5ª Edición. Interamericana, México. 957 pp.
- Baver, L. D. y W. H. Gardenier. 1980. Física de suelos. Omega, Barcelona. 200 pp.
- Begon, M., J. L. Harper y C. L. Townsend. 1996. *Ecología. Individuos, Poblaciones y Comunidades*. 3ª Edición. Omega, Barcelona. 1148 pp.
- Bernays, E. A., W. M. Blaney, R. F. Chapman y A. G. Cook. 1976. The ability of *Locusta migratoria* L. to perceive plant surface waxes. *Symp. Biol. Hung.* 16: 35-40.

- Bhatnagar, K. N. y R. E. Pfadt. 1973. Growth, density, and biomass of grasshoppers in the shortgrass and mixed-grass associations. US/IBP Grassland Biome. Colorado State Univ., Fort Collins, Colorado. *Tech. Rep.* 225: 120 pp.
- Bolívar, I. 1909. Genera Insectorum. Orthoptera. Fam. Acrididae. Subfam. Pyrgomorphinae. Bolívar, México. 58 pp.
- Bouyoucos, G. J. 1927. The hydrometer as a new method for the mechanical analysis of soils. *Soil Sci.* 23: 342-353.
- Braker, H. E. 1989. Oviposition on host plants by a tropical forest grasshopper (*Microtylopteryx herhardi*: Acrididae). *Ecol. Entomol.* 14: 141-148.
- Brown, V. K. 1990. *Grasshoppers*. Richmond Pub. Co., Londres. 25 pp.
- Brusca, R. C. y G. J. Brusca. 1990. *Invertebrates*. Sinauer Associates, Massachusetts. 922 pp.
- Buol, S. W., F. D. Hole y R. J. McCracken. 1981. *Génesis y Clasificación de los Suelos*. Trillas, México. 417 pp.
- Camacho- Castillo, E. 1999. Demografía y movilidad de *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae) en la reserva del Pedregal de San Ángel, D. F. (México). Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. U.N.A.M., México. 69 pp.
- Cano-Santana, Z. 1987. Ecología de la relación entre *Wigandia urens* (Hydrophyllaceae) y sus herbívoros en el Pedregal de San Ángel, D. F. (México). Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. U.N.A.M., México. 157 pp.
- 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 C.C.H./Centro de Ecología, U.N.A.M., México. 198 pp.
- Cano-Santana, Z. 1995. El tlalchapolín y las cadenas alimentarias. Pp. 70-71. En: Carrillo, T. C. *El Pedregal de San Ángel* U.N.A.M., México.
- Cano-Santana, Z. 1997. Identificación de los estadios de desarrollo de *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae) por el tamaño de su cabeza. *Fol. Entomol. Mex.* 100: 65-66.
- Cano-Santana, Z. y J. Meave. 1996. Sucesión primaria en derrames volcánicos: el caso del Xitle. *Ciencias* 41: 58-68.
- Cano-Santana, Z. y K. Oyama. 1992. Variation in leaf trichomes and nutrients of *Wigandia urens* (Hydrophyllaceae) and its implications for herbivory. *Oecologia* 92: 405-409.

- Cano-Santana, Z. y K. Oyama. 1994. Ámbito de hospederos de tres especies de insectos herbívoros de *Wigandia urens* (Hydrophyllaceae). *Southwest. Entomol.* 19: 167-172.
- Carrillo, T. C. 1995. *El Pedregal de San Ángel*. U.N.A.M., México. 177 pp.
- Colvin, J. 1996. Diapause duration, survival in relation to desiccation and egg-pod morphology of the senegalese grasshopper, *Oedaleus senegalensis*. *Physiol. Entomol.* 21: 173-178.
- Colvin, J. y R. J. Cooter. 1995. Diapause induction and coloration in the senegalese grasshopper, *Oedaleus senegalensis*. *Physiol. Entomol.* 20: 13-17.
- Conconi, J. 1982. *Los Insectos como Fuente de Proteínas en el Futuro*. Limusa, México. 144 pp.
- Cuanalo de la Cerda, H. 1990. *Manual para la Descripción de Perfiles de Suelo en el Campo*. 3ª Edición. Centro de Edafología, Colegio de Postgraduados, Chapingo, México. 40 pp.
- Cueva del Castillo, R. 1994. Protandria y conducta de apareo de *Sphenarium purpurascens*. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. U.N.A.M., México. 56 pp.
- Cueva del Castillo, R. 2000. Selección sexual en *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae). Tesis Doctoral. Unidad Académica de los Ciclos Profesionales y Posgrado del C.C.H./Instituto de Ecología, U.N.A.M., México.
- Cueva del Castillo, R., Núñez-Farfán, J. y Z. Cano-Santana. 1999. The role of body size in mating success of *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae) in Central México. *Ecol. Entomol.* 2: 146-155.
- Cueva del Castillo, R. y J. Núñez-Farfán. 1999. Sexual selection on maturation time and body size in *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae): Correlated response to selection. *Evolution* 53: 209-215.
- Cueva del Castillo, R. y Z. Cano-Santana. 2001. Variación de la coloración corporal de *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae) en función del sexo y su relación con la formación de parejas en un ambiente heterogéneo. *Fol. Entomol. Mex.* (en prensa).
- Chapman, R. F. 1976. *Biology of Locust*. Camelot, Londres. 721 pp.
- Chapman, R. F. y A. Joern. 1990. *Biology of Grasshoppers*. John Wiley & Sons, Nueva York. 562 pp.
- Cheke, R. A. 1990. A migrant pest in the Sahel: The Senegalese grasshopper *Oedaleus senegalensis*. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B* 328: 539-553.

- Cherill, A. J. y M. Begon. 1989. Timing of life cycles in a seasonal environment: The temperature-dependence of embryogenesis and diapause in a grasshopper (*Chorthippus brunneus*) Tunberg. *Oecologia* 78: 237-241.
- Cherill, A. J. y M. Begon. 1991. Oviposition date and pattern of embryogenesis in the grasshopper *Chorthippus brunneus* (Orthoptera: Acrididae). *Holarct. Ecol.* 14: 225-233.
- Chopard, L. 1938. *La Biologie des Orthoptères*. Encyclopédie Entomologique. En: Lechevalier, P. Logan Paris. 541 pp.
- Church, N. S. y R. W. Salt. 1952. Some effects of temperature on development and diapause in eggs of *Melanoplus bivittatus* (Say) (Orthoptera: Acrididae). *Canadian J. Zool.* 30: 173-184.
- Dearn, J. M. 1977. Variable life history characteristics along an altitudinal gradient in three species of Australian grasshoppers. *Oecologia*. 28: 67-85.
- Dingle, H., T. A. Mousseau y S. M. Scott. 1990. Altitudinal variation in life cycles and syndromes of California populations of the grasshopper *Melanoplus sanguinipes* (F). *Oecologia* 84: 199-206.
- Dingle, H. y A. Mousseau. 1994. Geographic variation in embryonic development time and stage of diapause in grasshopper. *Oecologia* 97: 179-185.
- Dysart, R. J. 1991. Biological notes on two chloropid flies (Diptera: Chloropidae), predators on grasshopper eggs (Orthoptera: Acrididae). *J. Kans. Entomol. Soc.* 64: 225-230.
- Dysart, R. J. 1995. New host record for north American *Scelio* (Hymenoptera: Scelionidae), parasitic on grasshopper eggs (Orthoptera: Acrididae). *J. Kans. Entomol. Soc.* 68: 74-79.
- Eckert, R., D. Randall y G. Augustine. 1990. *Fisiología Animal Mecanismos y Adaptaciones*. 3ª Edición. Interamericana-Mc Graw-Hill, México. 683 pp.
- Eisenbeis, G y W. Wichard. 1985. *Atlas on the Biology of Soil Arthropods*. Springer-Verlag, Londres. 504 pp.
- Eisner, T., J. Sheperd y G. M. Happ. 1966. Tanning of grasshopper eggs by an exocrine secretion. *Science* 152: 95-97.
- Elmore, C. L., V. A. Gibeault y D. W. Cudney. 1997. Invasion resistance of tall fescue (*Festuca arundinaceae*) and perennial ryegrass (*Lolium perenne*) to kikuyugrass (*Pennisetum clandestinum*). *Weed Technology* 11: 24-29.

- Enciso de la Vega, S. 1979. Las lavas del Pedregal de San Ángel. *Ciencia y Desarrollo* 25: 89-93.
- Essig, E. O. 1942. *College Entomology*. The McMillan Co. Nueva York. 900 pp.
- Flamand-Rodríguez, C. L. 1995. *Introducción a la Mecánica de Suelos*. 2ª Edición. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, México. 310 pp.
- Fulkerson, W. J., K. Slack, D. W. Hennessy y G. M. Hough. 1998. Nutrients in ryegrass (*Lolium* spp.), white clover (*Trifolium repens*) and kikuyu (*Pennisetum clandestinum*) pastures in relation to season and stage of regrowth in a subtropical environment. *Australian J. of Exp. Agric.* 38: 227-240.
- Gandoy-Bernasconi, W. 1991. *Manual de Laboratorio para el Manejo Físico de los Suelos*. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, México. 173 pp.
- García, E. 1964. *Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana)*. García, México.
- Gehrken, U. y O. Doumbia. 1996. Diapause and quiescence in eggs of a tropical grasshopper *Oedaleus senegalensis* (Krauss). *J. Insect Physiol* 42: 483-491.
- Glue, D. E. 1990. Breeding biology of the grasshopper warbler in Britain. *Br. Birds* 83: 131-145.
- Grant, A., M. Hassal y S. J. Willott. 1993. An alternative theory of grasshopper life cycles. *Oikos* 66: 263-268.
- Groeters, F. R. 1994. The adaptative role of facultative embryonic diapause in the grasshopper *Caledia captiva* (Orthoptera: Acrididae) in southeastern Australia. *Ecography* 17: 221-228.
- Grombridge, B. 1992. *Global Diversity Status of the Earth's Living Resources*. Work conservation Monitoring Center. Chapman & Hall, Londres. 505 pp.
- Hafez, M. y M. M. Ibrahim. 1965a. On ecology and biology of the desert grasshopper *Sphingonotus carinatus* (Sauss.) in Egypt (Orthoptera: Acrididae). *Bull. Soc. Ent. Egypte* 48: 193-217.
- Hafez, M. y M. M. Ibrahim. 1965b. Studies on the behaviour of the desert grasshopper *Sphingonotus carinatus* (Sauss.) toward humidity and temperature, (Orthoptera: Acrididae). *Bull. Soc. Ent. Egypte* 48: 230-243.
- Hafez, M. y M. M. Ibrahim. 1965c. The possible receptors of humidity and temperature in two Egyptian grasshopper, *Aiolopus thalassinus* (F.) and *Sphingonotus carinatus* (Sauss.), (Orthoptera: Acrididae). *Bull. Soc. Ent. Egypte* 48: 245-257.

- Hamilton, A. G. 1936. The relation of humidity and temperature to the development of three species of African Locust. *Trans. R. Entomol. Soc. London* 85: 1-60.
- Hartmann, R. y W. Loher. 1996. Control mechanisms of the behaviour "second defense" in the grasshopper *Gomphocerus rufus* L. (Orthoptera: Gomphocerinae). *J. Comp. Physiol. A*. 178: 329-336.
- Herrero-Borgonon, J. J., J. C. Cristóbal y M. B. Crespo. 1995. *Pennisetum clandestinum* Hochst. Ex Chiov. (Poaceae), an African grass in Europe. *Israel Journal of Plant Science* 43: 159-162.
- Hewitt, G. B. 1985. Review of factors affecting fecundity, oviposition and egg survival of grasshoppers in North America *U.S. Agric. Res. Serv.* 36: 25-50.
- Hilbert, D.W., J. A. Logan y D. M. Swift. 1985. A unifying hypothesis of temperature effects on egg development and diapause of the migratory grasshopper, *Melanoplus sanguinipes* (Acrididae). *J. Theor Biol.* 112: 827-838.
- Hopkins, T. L., S. R. Starkey, R. Xu, M. E. Schaefer y K. J. Kramer. 1999. Catecols involucrated in the sclerotization of the cuticle and egg-pods of the grasshopper *Melanoplus sanguinipes* and the interaction with cuticular proteins. *Arch. Insect Biochem. Physiol.* 40: 119-128.
- Hunter, D. M. y P. C. Gregg. 1984. Variation in diapause potential and strength in eggs of the Australian plague locust, *Chortoicetes terminifera* (Walker) Orthoptera: Acrididae. *J. Insect Physiol* 30: 867-860.
- Hunter-Jones, P. y J. G. Lambert. 1961. Egg development of *Humbe tenuicornis* (Schaum) (Orthoptera: Acrididae) in relation to availability of water. *Proc. R. Ent. Soc., Lond. (A)* 36: 75-80.
- Ibrahim, M. M. 1983. On the morphology and biology of the immature stages of the grasshopper *Heteracris littoralis* Rambur (Orthoptera: Acrididae). *J. Coll. Sci. King Saud. Univ.* 14: 63-73.
- Iheagwam, E. U. 1983. On the relationship between the so-called wet season and dry season mendelian populations of the variegated grasshopper pest, *Zonocerus variegatus* L. (Orthoptera: Pyrgomorphidae) at Nsukka, Nigeria. *Z. Angew. Entomol.* 96: 10-15.
- Iheagwam, E. U. 1985. On the continuous hatching in the time of eggs of the so-called wet and dry season mendelian population of the grasshopper pest, *Zonocerus variegatus*, L. in southeastern Nigeria (Orthoptera: Pyrgomorphidae). *Dtsch. Entomol. Z.* 32: 55-58.
- Ingrisch, S. 1987. Effect of photoperiod on the maternal induction of an egg diapause in the grasshopper *Chorthippus bormhalmi*. *Entomol. Exp. Appl.* 45: 133-138.

- Islam, Z., L. Nahar, A.N.M.R. Karim y N. Quraishi. 1996. Egg predation of rice yellow stem borer, *Scirpophaga incertulas* (Walker), by long horned grasshopper, *Conocephalus longipennis* (de Haan), in Bangladesh. *Bangladesh J. Entomol.* 6: 53-60.
- Jamieson, C. D. 1998. A brief description of oviposition behaviour in the grasshopper *Sigaus minutus* Bigelow (Orthoptera: Acrididae). *New Zealand Entomol.* 21: 243-253.
- Joern, A y S. B. Gaines. 1990. Population dynamics and regulation in grasshoppers. Pp. 415-482. En: Chapman, R. F. y A. Joern (eds.). *Biology of the Grasshoppers*. John Wiley & Sons, Nueva York.
- Kennet, A. K. 1973. *Quantitative and Dynamic Plant Ecology*. 2ª Edición. Edward Arnold; Londres. 309 pp.
- Kevan, D. K. 1977a. Ord. Orthoptera s. str. (Saltatoria-Caelifera) Subord. Acridodea Infraord. Acridomorpha Superfam. Acridoidea Fam. Pyrgomorphidae. *Orthoptera Catalogus* 16: iv + 663 +(7).
- Kevan, D. K. 1977b. The American Pyrgomorphidae. *Rev. Soc. Ent. Argentina* 36: 3-28.
- Klopfer, P. H. 1970. *La Conducta Ecológica*. Grijalbo. México, 202 pp.
- Kohnke, H. 1968. *Soil Physics*. McGraw-Hill, Nueva York. 224 pp.
- Krebs, C. J. 1985. *Ecología, Estudio de la Distribución y Abundancia*. 2ª Edición. Harla, México. 753 pp.
- Landa, K. 1992. Adaptive seasonal variation in grasshopper offspring size. *Evolution* 46: 1553-1558.
- Lange, A. B. y B. G. Loughton. 1985. An oviposition-stimulating factor in the male accessory reproductive gland of the Locust. *Gen. Comp. Endocrinol.* 57: 208-215.
- Langmaack, M. 1997. Oviposition site and chorion structure of three sympatric fenglassland grasshopper species (Acrididae, Gomphocerinae). *Braunsch. Naturkd. Schr.* 5: 243-253.
- Launois-Luong, H. y M. Lecoq. 1996. Sexual maturation and ovarian activity in *Rhammatocerus schistocercoides* (Orthoptera: Acrididae). A pest grasshopper in the state of Mato-Grosso in Brazil. *Environ. Entomol.* 25: 1045-1051.
- Le Berre, J. R. y H. Launois-Luong. 1976. Finding of feeding and egg-laying sites by the migratory locust, *Locusta migratoria* L. *Symp. Biol. Hung.* 16: 137-138.

- Lees, A. D. 1955. *The Physiology of Diapause in Arthropods*. Cambridge University Press, Cambridge. 151 pp.
- Lenz, H. 1996. *San Ángel, Nostalgia de Cosas Idas*. Miguel Ángel Porrúa, México. 100 pp.
- León-Arteta, R. 1991. *Nueva Edafología*. 2ª Edición. Fontamara, México. 366 p.
- Loher, W. 1990. Pheromones and phase transformation in Locust. Pp. 337-355. *En: Chapman, R. F. y A. Joem (eds.). Biology of the Grasshoppers*. John Wiley & Sons, Nueva York. 562 pp.
- López-León, M. D., M. C. Pardo, J. Cabrero y J. P. M. Camacho. 1994. Dynamics of sperm storage in the grasshopper *Eyprepocnemis plorans* *Physiol. Entomol.* 19: 46-50.
- Mahmood, T. Z. y M. H. Qazi. 1989. Density and parasitization of grasshopper egg-pods in Pakistan. *Insect Sci. Appl.* 10: 63-68.
- Márquez, M. C. 1962. Estudio de las especies del género *Sphenarium*, basado en sus genitalia (Orthoptera: Acrididae), con la descripción de una especie nueva. *An. Inst. Biol. Univ. Nat. Autón. México* 33: 247-258.
- Márquez, M. C. 1968. Contribución al estudio de los ortópteros de México. IV. Ortópteros del Pedregal de San Ángel, Villa Obregón, D. F. *An. Inst. Biol. Univ. Nat. Autón. México, Ser. Zool.* 39: 107-112.
- McCaffery, A. R. y W. W. Page. 1982. Oviposition behaviour of the grasshopper *Zonocerus variegatus*. *Ecol. Entomol.* 7: 85-90.
- Méndez-Tolentino, D. R. 1992. Uso de sustancias y extractos vegetales como una alternativa de control del chapulín *Sphenarium purpurascens* Charpentier (Orthoptera: Acrididae) en maíz (*Zea mays* L.) en Huejotzingo, Puebla. Tesis Profesional. Depto. Parasitología Agrícola. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, México. 52 pp.
- Méndez, D. R. y J. Montoya. 1993. "Los chapulineros": colecta, preparación y consumo del chapulín *Sphenarium purpurascens* Charpentier (Orthoptera: Acrididae). Pp. 38-39. *En: Valenzuela, J. y L. Delgado (eds.). Resúmenes del XXIII Congreso Nacional de Entomología*. Cholula, Puebla, México.
- Mendoza, P. C. y E. Tovar. 1996. Ecología de forrajeo de *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Acrididae) en la reserva del Pedregal de San Ángel, México, D. F. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. U.N.A.M., México. 97 pp.

- Modder, W. W. D. y G. F. Tamu. 1996. The effect of food plants on metabolic reserves, development and fecundity in the african pest grasshopper, *Zonocerus variegatus* (L.) (Orthoptera: Pyrgomorphidae). *Afr. Entomol.* 4: 189-196.
- Monk, K. A. 1985. Effect of habitat on the life history strategies of some British grasshoppers. *J. of Anim. Ecol.* 54: 463-177.
- Morón, M. A. y R. A. Terrón. 1988. *Entomología Práctica*. Instituto de Ecología A.C., México. 504 pp.
- Mukerji, M. K y M. P. Braun. 1988. Effect of low temperatures on mortality of grasshopper eggs (Orthoptera: Acrididae). *Can. Entomol.* 120: 1147-1148.
- Munsell, M. 1992. *Soil Colour Chart*. Munsell Color Co. Baltimore. Departament of Agriculture Hand book 18. Soil Survey Manual.
- Nath, S. y P. Haldar. 1993. Effects of food on the reproductive potential of a common indian grasshopper. *Environ. Ecol.* 11: 450-452.
- Nava-Pastrana, A. 1974. Estudios preliminares sobre la selección de sitios de superficies de colores por diferentes insectos. *Fol. Entomol. Mex.* 29: 71-72
- Navarro-Nava, R. 1999. Distribución geográfica del chapulin *Sphenarium purpurascens* Charpentier (Orthoptera: Pyrgomorphidae) en la región noreste del Estado de México. Tesis Profesional. F. E. S. Cuautitlán, U.N.A.M., México. 108 pp.
- Neumann-Visscher, S. 1980. Regulation of grasshopper fecundity, longevity and egg viability by plant growth hormones. *Experientia* 36: 130-131.
- Neumann-Visscher, S. 1982. Plant growth hormones affect grasshopper growth and reproduction. Pp. 1-4. *En: Visser J. H. y A. K. Minks (eds.). 5 th International Symposium on Insect-Plant Relationships*. Wageningen, Holanda.
- Neumann-Visscher, S. 1987. Plant growth hormones: their physiological effects on a rangeland grasshopper (*Aulocara ellioti*). Pp. 37-41. *En: Labeyrie V., G. Fabres y D. Lachaise (eds.). Insects-Plants Proceedings of the 6 th International Symposium on Insect-Plant Relationships*. Wageningen, Holanda.
- Norris, M. J. 1963. Laboratory experiments on gregarius behaviour in ovipositing females of the Desert Locust. *Entomol. Exp. Appl.* 6: 279-303.
- Norris, M. J. 1970. Agregation response in ovipositing females of the Desert Locust, with special reference to chemical factors. *J. Insect Physiol.* 16: 1493-1515.

- Oyama, K., Cano-Santana Z. y S. Careaga. 1994. Estudios sobre la interacción herbívoro-planta en el Pedregal de San Ángel, México, D. F. Pp. 301-311. En: Rojo A. (comp.). *Reserva Ecológica "El Pedregal" de San Ángel: Ecología, Historia Natural y Manejo*. U.N.A.M., México.
- Page, W. W. y A. R. McCaffery. 1979. Characteristics and distribution of oviposition sites of the grasshopper *Zonocerus variegatus* (L.). *Ecol. Entomol.* 4: 277-288.
- Parihar, D. R. 1981. Some aspects of life-history of a desert grasshopper, *Ochrlidia affinis* (Salfi), a pest of arid grazing lands in Rajasthan. *Ann. Arid. Zone* 20: 129-135.
- Parihar, D. R. 1984. Structure of egg-pods and eggs in a grasshopper *Poekilocerus pictus* (Acridoidea: Pyrgomorphidae). *J. Anim. Morphol. Physiol.* 31: 79-88.
- Parker, J. R. 1930. Some effects of temperature and moisture upon *Melanoplus mexicanus mexicanus* (Saussure) and *Camnula pellucida* (Scudder) (Orthoptera: Acrididae). *Montana Agric. Exp. Stn. Bull.* 223: 132-135.
- Pérez, L. M. y L. Gil. 1998. Evaluación del consumo foliar de tres variedades de maíz por *Sphenarium purpurascens* durante su ciclo biológico en condiciones de laboratorio. Tesis Profesional. Depto. Agrobiología. Universidad Autónoma de Tlaxcala. Ixtacuixtla, Tlaxcala, México. 65 pp.
- Petrey, D., D. Búster, K. Donato y H. Anderson. 1989. Injection of antibodies into grasshopper eggs as a method for studying embryonic development. *Dev. Growth Differ.* 31: 299-305.
- Pfadt, R. E. 1994. *Field Guide to Common Western Grasshoppers*. Wyoming Agricultural Experiment Station. Bulletin 912: 41 pp.
- Pianka, E. R. 1982. *Ecología Evolutiva*. Omega, Barcelona, 365 pp.
- Pickford, R. 1964. Life history and behaviour of *Scelio calopteni* Riley (Hymenoptera: Scelionidae), a parasite of grasshopper eggs. *Can. Entomol.* 96: 1167-1172.
- Pickford, R. 1966a. Development, survival, and reproduction of *Camnula pellucida* (Scudder) (Orthoptera: Acrididae). *Can. Entomol.* 101: 894-896.
- Pickford, R. 1966b. The influence of the date of oviposition and climatic conditions on hatching of *Camnula pellucida* (Scudder) (Orthoptera: Acrididae). *Can. Entomol.* 98: 1145-1159.
- Pickford, R. 1972. The effects of climatic factors on egg survival and fecundity in grasshoppers. Pp: 257-260. En: C. F. Hemming y T. H. C. Taylor (eds.). *Proceedings of the International Study Conference on Current and Future Problems of Acridology*. Londres.

- Pickford, R. 1976. Embryonic growth and hatchability of eggs of the two-stirped grasshopper, *Melanoplus bivittatus* (Orthoptera: Acrididae), in relation to date of oviposition and weather. *Can. Entomol.* 108: 621-626.
- Pickford, R. y C. Guillot. 1976. Effect of varied copulatory periods of *Melanoplus sanguinipes* (Orthoptera: Acrididae) females on egg hatchability and hatching sex ratios. *Can. Entomol.* 108: 613-618.
- Pickford, R. y D. E. Padgham. 1973. Spermatophore formation and sperm transfer in the desert locust, *Schistocerca gregaria* (Orthoptera: Acrididae). *Can. Entomol.* 105: 613-618.
- Pickford, R. y R. L. Randell. 1969. A nondiapause strain of the migratory grasshopper, *Melanoplus sanguinipes* (Orthoptera: Acrididae). *Can. Entomol.* 101: 894-896.
- Popov, G. B. 1958. Ecological studies on oviposition by swarm of the Desert Locust (*Schistocerca gregaria* Forskål) in eastern Africa. *Anti-Locust Bull.* 31: 72 pp.
- Popov, G. B. 1959. Ecological studies on oviposition by *Locusta migratoria migratorioides* (R. & F.) in its outbreak area in French Sudan. *Locusta* 6: 3-63.
- Porta, J., M. López-Acevedo y C. Roquero. 1994. *Edafología para la Agricultura y el Medio Ambiente*. Ediciones Mundi-Prensa, Madrid. 807 pp.
- Przybyszewski, J. y J. L. Capinera. 1990. Spatial and temporal patterns of grasshopper (Orthoptera: Acrididae) phenology and abundance on a shortgrass prairie. *J. Kans. Entomol.* 63: 405-413.
- Rajakulendran, S.V., R. Pigott y G. L. Baker. 1993. Biology and phenology of giant grasshopper, *Valanga irregularis* (Walker) (Orthoptera: Acrididae), a pest of citrus, in central western New South Wales. *Aust. Entomol.* 20: 81-90.
- Redondo-Arámburo, A. 1988. *Manual de Edafología General*. Universidad Autónoma de Sinaloa, México. 55 pp.
- Rees, N. E. 1985. Suitability of selected north american grasshopper species as host for grasshopper parasites from Pakistan. *Agric. Ecosyst. Environ.* 12: 157-163.
- Rice, W. R. 1989. Analyzing tables of statistical test. *Evolution* 43: 223-225.
- Rios-Casanova, L. 1993. Análisis espacial y temporal de la comunidad de artrópodos epífitos del Pedregal de San Ángel, D. F. (México) Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. U.N.A.M., México. 105 pp.

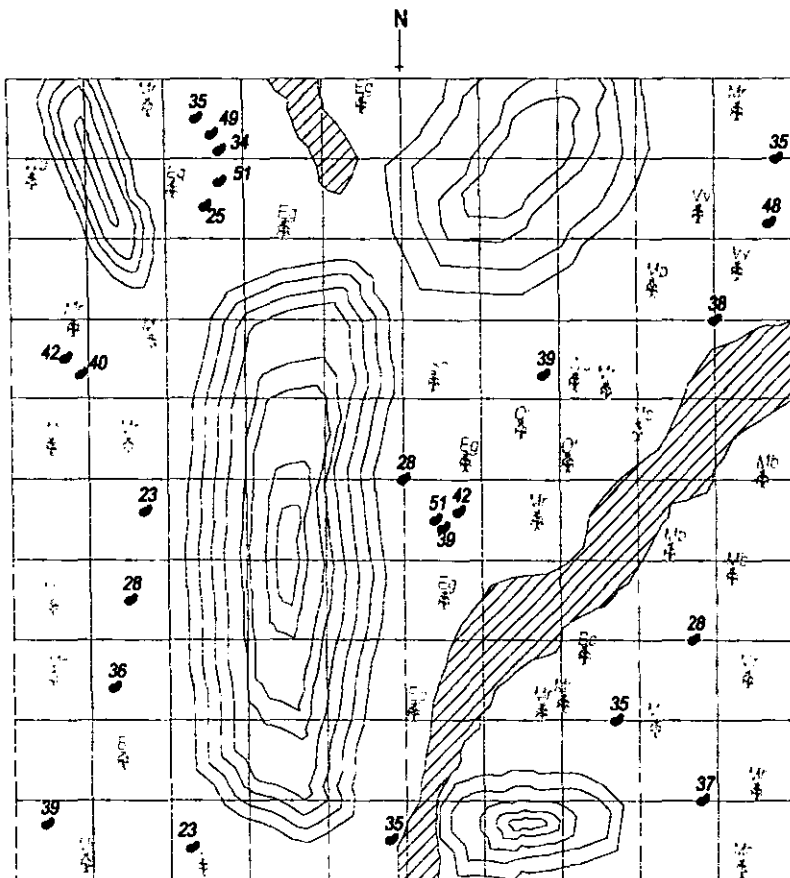
- Rios-Casanova, L. y Z. Cano-Santana. 1994. Análisis cuantitativo de los artrópodos epífitos del Pedregal de San Ángel. Pp. 275-282. En: Rojo A. (comp.). *Reserva Ecológica "El Pedregal" de San Ángel: Ecología, Historia Natural y Manejo*. U.N.A.M., México.
- Rivera-García, E. 1989. Utilización de los recursos alimenticios por Acrididos en pastizales áridos del Bolsón de Mapimí, Dgo., México. Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados, Montecillo, México. 76 pp.
- Rodell, C. F. 1977. A grasshopper model for a grassland ecosystem. *Ecology* 58: 227-245.
- Rojas-Ramírez, S. 1994. Control del chapulín (Orthoptera: Acrididae) en maíz (*Zea mays*) por sonidos de alta y baja frecuencia. Tesis Profesional. Depto. Ingeniería Mecánica Agrícola. Universidad Autónoma Chapingo Chapingo, México. 112 pp.
- Rzedowski, J. 1954. Vegetación del Pedregal de San Ángel (D. F., México). *An. Esc. Nat. Cien. Biol. I. P. N., Mex.* 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. 1. Continental, México. 403 pp.
- Sabrosky, C. W. 1991. A new genus and species of Chloropidae (Diptera) predaceous on grasshopper eggs. *J. Kans. Entomol. Soc.* 64: 221-224.
- Salt, R. W. 1949. Water uptake in eggs of *Melanoplus bivittatus* (Say.). *Can. J. Res.* 27: 236-242.
- Salt, R. W. 1952. Some aspects of moisture absorption and loss in eggs of *Melanoplus bivittatus* (Say.). *Can. J. Zool.* 30: 55-82.
- Sánchez, N. E. y J. A. Onsager. 1988. Life history parameters in *Melanoplus sanguinipes* in two crested wheatgrass pastures. *Can. Entomol.* 120: 39-44.
- Sanford, K. H. 1964. Eggs and oviposition sites of some predaceous mirids on apple trees (Hemiptera: Miridae). *Can. Entomol.* 96: 1185-1189.
- Sáringer, G. 1976. Oviposition behaviour of *Ceutorrhynchus maculaalba* Herbst. (Coleoptera: Curculionidae). *Symp. Biol. Hung.* 16: 241-245.
- 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. Nat. Autón. México, Ser. Zool.* 59: 139-152.

- Shah, P. A., I. Godonou, C. Gbongboui, A. Hossou y C. J. Lomer. 1998. Survival and mortality grasshopper egg-pods in semi-arid cereal cropping areas of Northern Benin. *Bull. Ent. Res.* 88: 451-459.
- Shulov, A. 1952. Observations on the behaviour and the egg development of *Tmethis pulchripennis asiaticus* (Uv.) *Bull. Res. Coun. Israel* 2: 249-254.
- Sibly, R. y K. Monk. 1987. A theory of grasshopper life cycles. *Oikos* 48: 186-194.
- Siddiqui, R.K., M. Mushtaque y T. Zafar. 1983. Description of a new species of *Scelio* (Hymenoptera: Scelionidae) reared from grasshopper eggs in Pakistan with notes on its, biology, ecology and behaviour. *Biologia (PAK)* 29: 121-132.
- Slifer, E. H. y R. L. King. 1961. The inheritance of diapause in grasshopper eggs. *J. Hered.* 52: 39-44.
- Smith, D. S. 1964. Ovarioles and developing eggs in grasshoppers. *Can. Entomol.* 96: 1255-1258.
- Soberón, M., R. M. Cruz y G. C. Jiménez. 1991. Ecología hipotética de la Reserva del Pedregal de San Ángel. *Ciencia y Desarrollo* 17: 25-38.
- Sokal, R. y J. Rohlf. 1995. *Biometry*. 3ª Edición. W.H. Freeman, Nueva York. 887 pp.
- Songa, J. M. y N. J. Holliday. 1997. Laboratory studies of predation of grasshopper eggs, *Melanoplus bivittatus* (Say), by adults of two species of *Pterostichus* (Bonelli) (Coleoptera: Carabidae). *Can. Entomol.* 129: 1151-1159.
- Southwood, T. R. E. 1978. *Ecological Methods*. Chapman Hall. Londres. 255 pp.
- Stiling, P. D. y D. R. Strong. 1982. Egg parasitism in the grasshopper *Orchelimum fidicinium* (Orthoptera: Tettigoniidae). *Fla. Entomol.* 65: 285-286.
- Stock S. P. y N. B. Camino. 1992. *Hexamermis ovistriata* (Nematoda: Mermithidae) a parasite of the grasshopper *Staurorhectus longicornis* (Orthoptera: Acrididae) in Argentina. *Fundam. Appl. Nematol.* 15: 15-18.
- Szentesi, A., T. L. Hopkins y R. D. Collins. 1996. Orientation responses of grasshopper, *Melanoplus sanguinipes*, to visual, olfactory and wind stimuli and their combinations. *Entomol. Exp. Appl.* 8: 539-549.
- Tinbergen, N. 1964. *Conducta Social en los Animales*. UTEHA, México. 209 pp.
- UNAM, Universidad Nacional Autónoma de México. 1997. Acuerdo de restructuración de la zona de la reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. *Gaceta UNAM (enero)*: 15-17.

- Uvarov, B. 1966. *Grasshoppers and Locust*, Vol. 1. Cambridge University Press, Cambridge. 550 pp.
- Uvarov, B. 1977. *Grasshoppers and Locust*, Vol. 2. Centre of Overseas Pest Research, Londres. 613 pp.
- Valiente-Banuet, A. y E. De Luna. 1990. Una lista florística actualizada para la reserva del Pedregal de San Ángel, México, D. F. *Acta Bot. Mex.* 9: 13-30.
- Vázquez, G. L. 1987. *Zoología del Phylum Arthropoda*. 6ª Edición. Interamericana, México 381 pp.
- Walker, T. J. 1980. Mixed oviposition an individual females of *Gryllus firmus*: graded proportions of fast developing and diapause eggs. *Oecologia* 47: 291-298.
- Walkley, M. S. y C. A. Black. 1934. Methods of soil analysis. *Soil Sci.*, 37: 29-35.
- Wall, R. y M. Begon. 1987. Individual variation and the effects of population density in the grasshopper *Chorthippus brunneus*. *Oikos* 49: 15-27.
- Whitman, D. W. 1990. Grasshopper chemical communication. Pp. 357-391. En: Chapman, R. F. y A. Joern (eds.). *Biology of the Grasshoppers*. John Wiley & Sons, Nueva York.
- Whitman, D. W. y L. J. Orsak. 1985. Biology of *Taeniopoda eques* (Orthoptera: Acrididae) in southeastern Arizona. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 78: 811-825.
- Wilén, C. A., J. S. Holt, N. C. Ellstrand y R. G. Shaw. 1995. Genotypic diversity of kikuyugrass (*Pennisetum clandestinum*) populations in California. *Weed Science* 43: 209-214.
- Wilén, C. A. y J. S. Holt. 1996. Spatial growth of kikuyugrass (*Pennisetum clandestinum*). *Weed Science* 44: 323-330.
- Woodrow, D. F. 1965a. Laboratory analysis of oviposition behaviour in the red locust *Nomadacris septemfasciata* (Serv). *Bull. Ent. Res.* 55: 733-745.
- Woodrow, D. F. 1965b. The responses of the African migratory locust *Locusta migratoria migratorioides* (R. & F.), to the chemical composition of the soil oviposition. *Anim. Behav.* 13: 348-356.
- Woomer, P., W. Asano y D. Pradhan. 1990. Environmental factors related to rhizobial abundance in kikuyugrass (*Pennisetum clandestinum*) pastures. *Trop. Agric.* 67: 217-220.

- Yi, S. y C. Guillot. 1999. Purification and characterization of an oviposition-stimulating protein of the long hyaline tubules in the male migratory grasshopper. *J. Insect Physiol.* 45: 143-150.
- Zar, J. H. 1984. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, Inc., Englewood Cliffs, Nueva Jersey. 258 pp.
- Zimin, L. S. 1938. The egg-pods of Acrididae. Morphology classification and ecology. *Pared. Faune USSR* 28: 83-90 pp.

Apéndice 1
Mapas de la distribución espacial de las ootecas y huevos de *Sphenarium purpurascens* en parcelas de 100 m² con presencia de *Muhlenbergia robusta* y *Pennisetum clandestinum*. Los símbolos de las plantas se encuentran en el Apéndice 2.



Parcela I Mr A Sitio plano con *Muhlenbergia robusta* U.N.A.M.

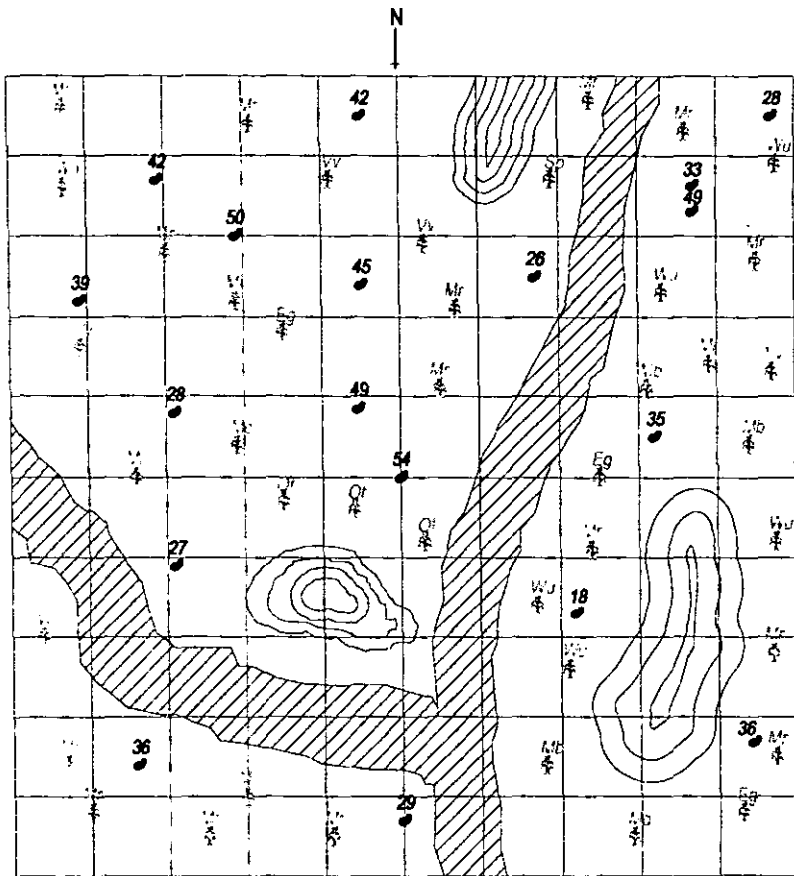
reserva del Pedregal de San Ángel, México D.F.

● ooteca de *Sphenarium purpurascens* 🌿 vegetación (ver apéndice No. 2)

El número que acompaña a la ooteca representa la cantidad de huevos en ella

⬛ Roca basáltica ▨ Grieta Esc. gráfica 0 1 2 3 4 5 m

sn	Estadístico	g.I.	P	patrón
1.44	$\bar{x} = 22.75$	4	<0.05	Agregado
	$t = 3.095$	99	<0.05	Agregado



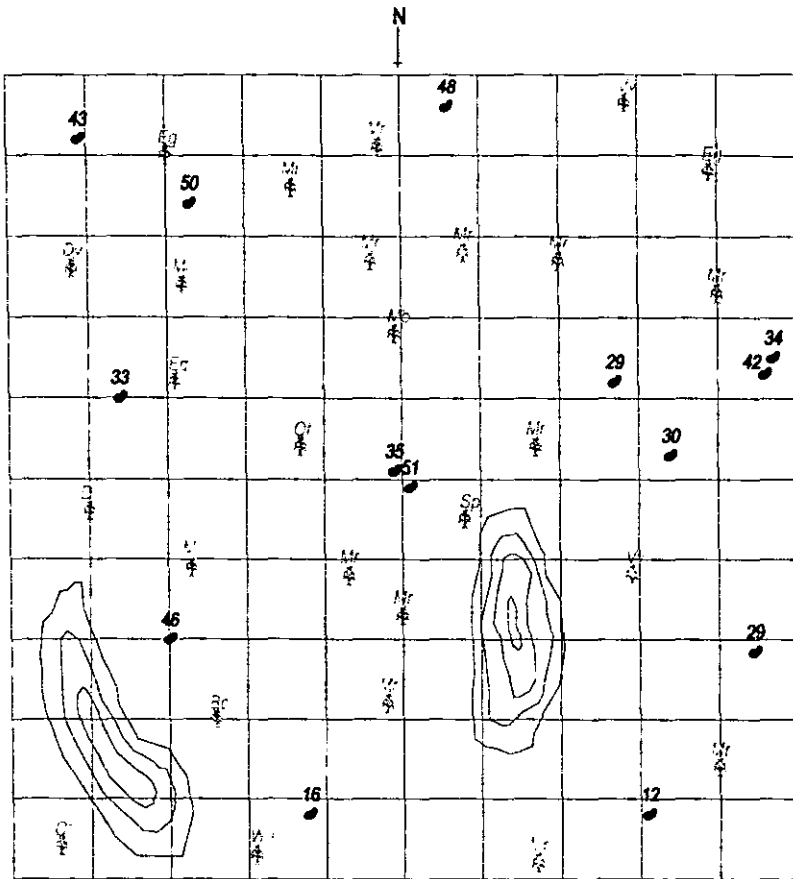
Parcela I Mr C Sitio plano con *Muhlenbergia robusta* U.N.A.M.
 reserva del Pedregal de San Ángel, México D.F.

● ooteca de *Sphenarium pupurascens* 🌿 vegetación (ver apéndice No. 2)

El número que acompaña a la ooteca representa la cantidad de huevos en ella

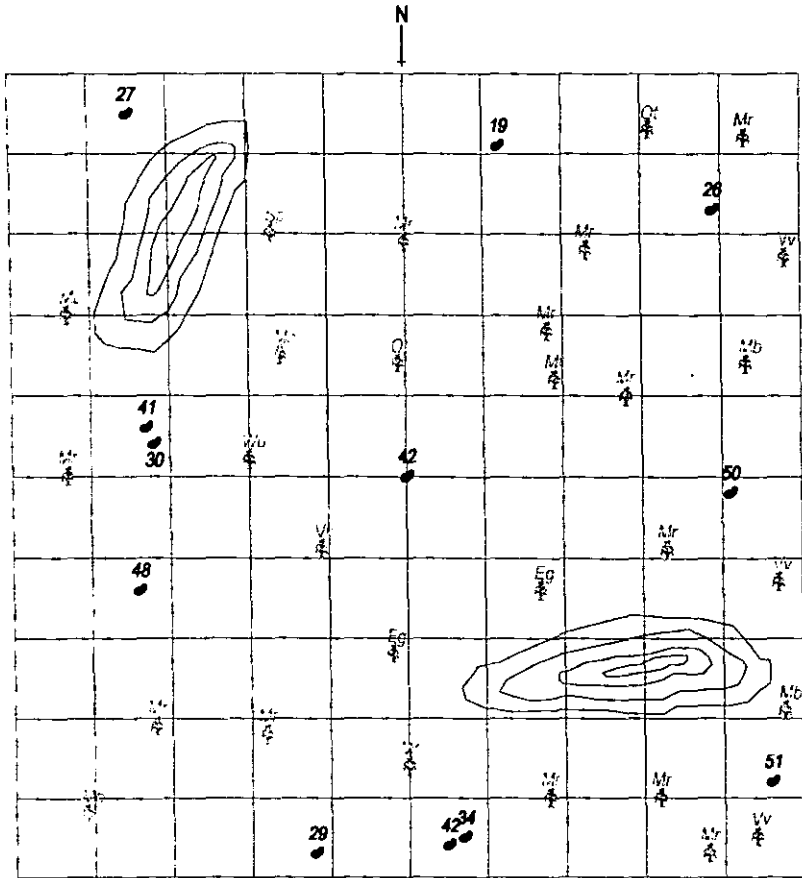
🗿 Roca basáltica 🏞️ Grieta Esc. gráfica 0 1 2 3 4 5

SP	Estadístico	g.l.	P	patrón
0.94	$\chi^2 = 0.23$	4	>0.05	Aleatorio
	$t = -0.42$	99	>0.05	Aleatorio



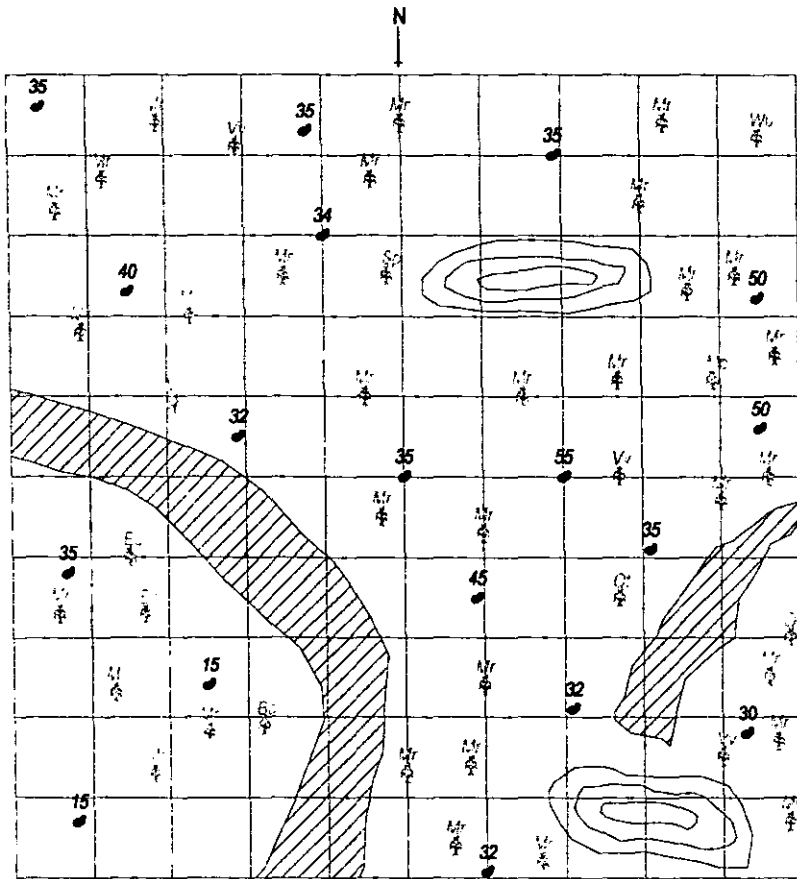
Parcela II Mr A Sitio plano con *Muhlenbergia robusta* U.N.A.M.
 reserva del Pedregal de San Ángel, México D.F.
 ● ooteca de *Sphenarium purpurascens* 🌿 vegetación (ver apéndice No. 2)
 El número que acompaña a la ooteca representa la cantidad de huevos en ella
 🗑️ Roca basáltica 📏 Grieta Esc. gráfica 0 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10

sig.	Estadístico	g.l.	P	patrón
1.01	$\chi^2 = 0.07$	3	>0.05	Aleatorio
	$t = 0.08$	99	>0.05	Aleatorio



Parcela II Mr B	Sitio plano con <i>Muhlenbergia robusta</i>	U.N.A.M.
reserva del Pedregal de San Ángel, México D.F.		
● ooteca de <i>Sphenarium purpurascens</i>	☼ vegetación (ver apéndice No. 2)	
El número que acompaña a la ooteca representa la cantidad de huevos en ella		
🗲 Roca basáltica	🗲 Grieta	Esc. gráfica

<i>sp</i>	Estadístico	g.l.	P	patrón
1.22	$\chi^2 = 3.6$	3	>0.05	Aleatorio
	$t = 1.54$	99	>0.05	Aleatorio



Parcela III Mr A Sitio plano con *Muhlenbergia robusta* U.N.A.M.

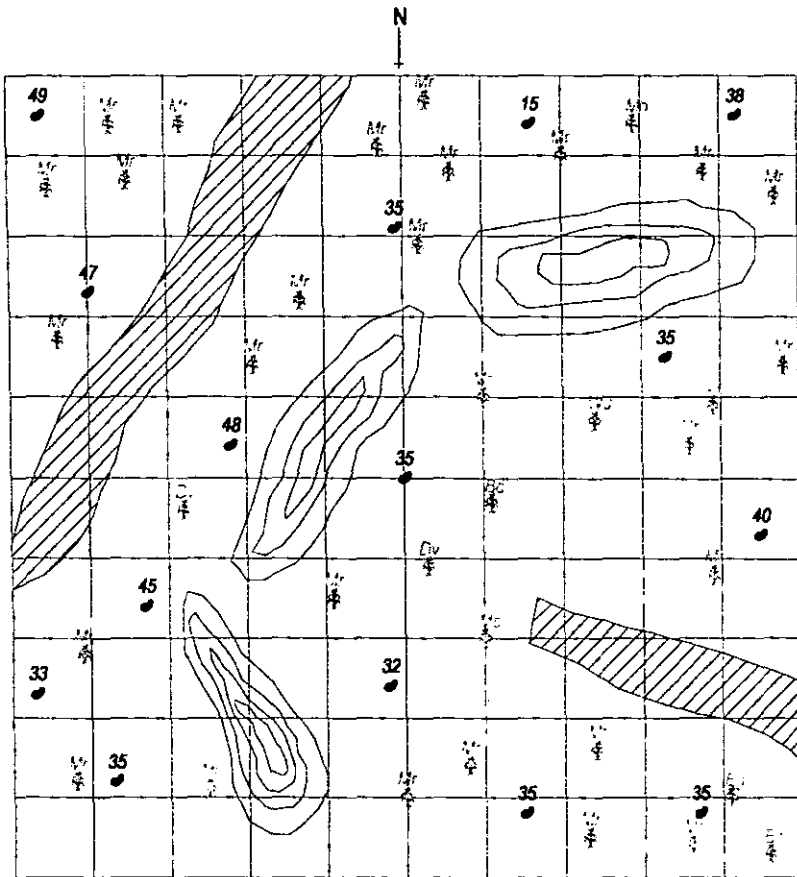
reserva del Pedregal de San Ángel, México D.F.

● ooteca de *Sphenarium purpurascens* 🌿 vegetación (ver apéndice No. 2)

El número que acompaña a la ooteca representa la cantidad de huevos en ella

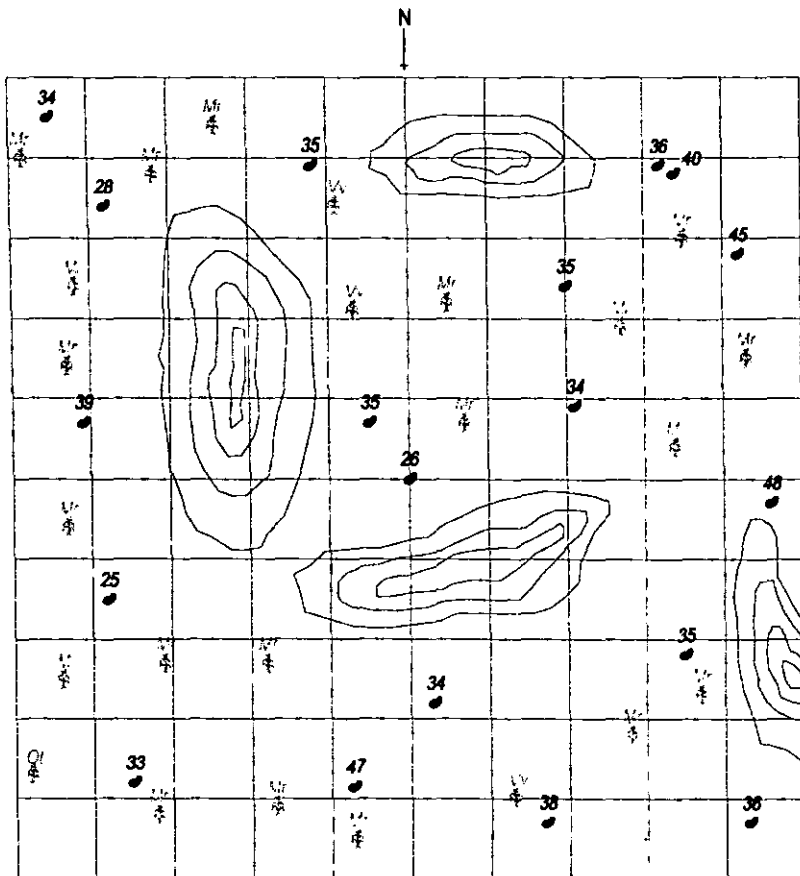
🗿 Roca basáltica 🏞️ Grieta Esc. gráfica

S_{99}	Estadístico	g.l.	P	patrón
0.82	$\chi^2 = 1.96$	2	>0.05	Aleatorio
	$t = -1.28$	99	>0.05	Aleatorio



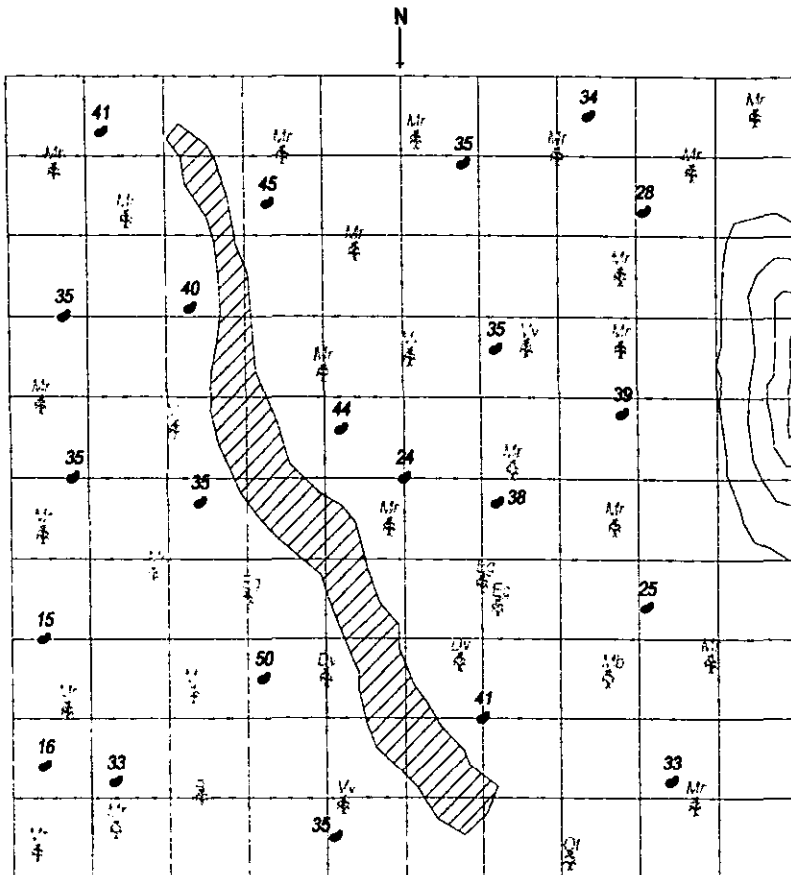
Parcela III Mr B Sitio plano con *Muhlenbergia robusta* U.N.A.M.
 reserva del Pedregal de San Ángel, México D.F.
 ● ooteca de *Sphenarctum purpurascens* 🌿 vegetación (ver apéndice No. 2)
 El número que acompaña a la ooteca representa la cantidad de huevos en ella
 🗑️ Roca basáltica 📏 Grieta Esc. gráfica 0 1 2 3 4 5

sp.	Estadístico	g.l.	P	patrón
0.86	$\chi^2 = 1.31$	2	>0.05	Aleatorio
	$t = -0.99$	99	>0.05	Aleatorio



Parcela IV Mr A Sitio plano con *Muhlenbergia robusta* U.N.A.M.
 reserva del Pedregal de San Ángel, México D.F.
 ooteca de *Sphenarium purpurascens* vegetación (ver apéndice No. 2)
 El número que acompaña a la ooteca representa la cantidad de huevos en ella
 Roca basáltica Grieta Esc. gráfica

esp	Estadístico	g.l.	P	patrón
1.03	$\chi^2 = 1.15$	3	>0.05	Aleatorio
	$t = 0.21$	99	>0.05	Aleatorio



Parcela IV Mr B Sitio plano con *Muhlenbergia robusta* U.N.A.M.

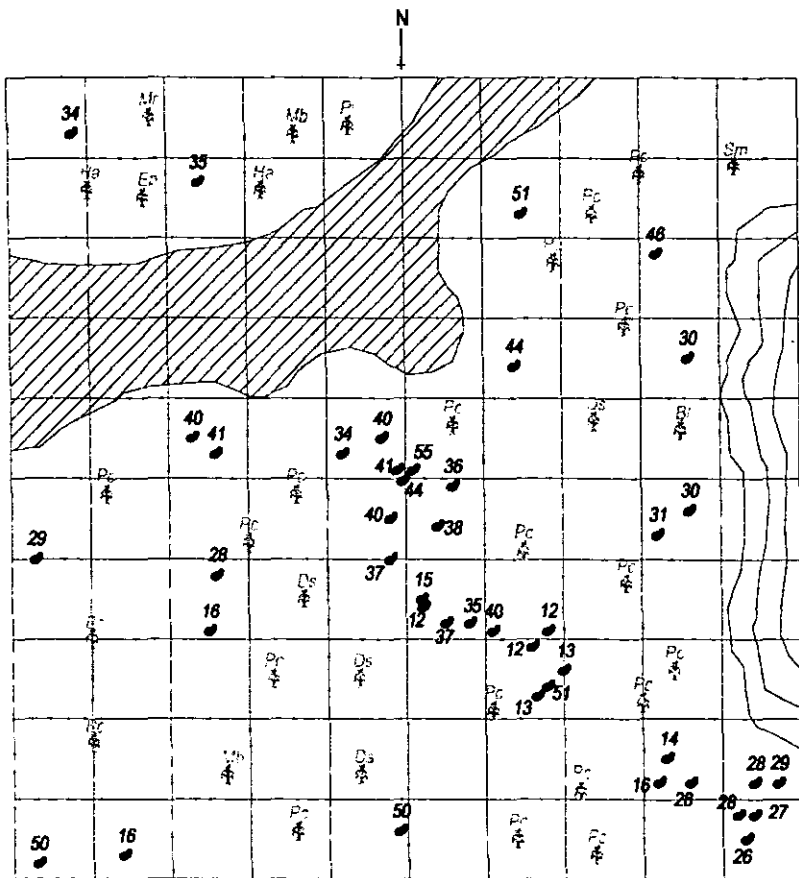
reserva del Pedregal de San Ángel, México D.F.

ooteca de *Sphenarium purpurascens* vegetación (ver apéndice No. 2)

El número que acompaña a la ooteca representa la cantidad de huevos en ella

Roca basáltica Grieta Esc. gráfica

$s\%_p$	Estadístico	g.l.	P	patrón
0.88	$\chi^2 = 0.93$	3	>0.05	Aleatorio
	$t = 0.85$	99	>0.05	Aleatorio



Parcela III Pc A Sitio plano con *Pennisetum clandestinum* U.N.A.M.

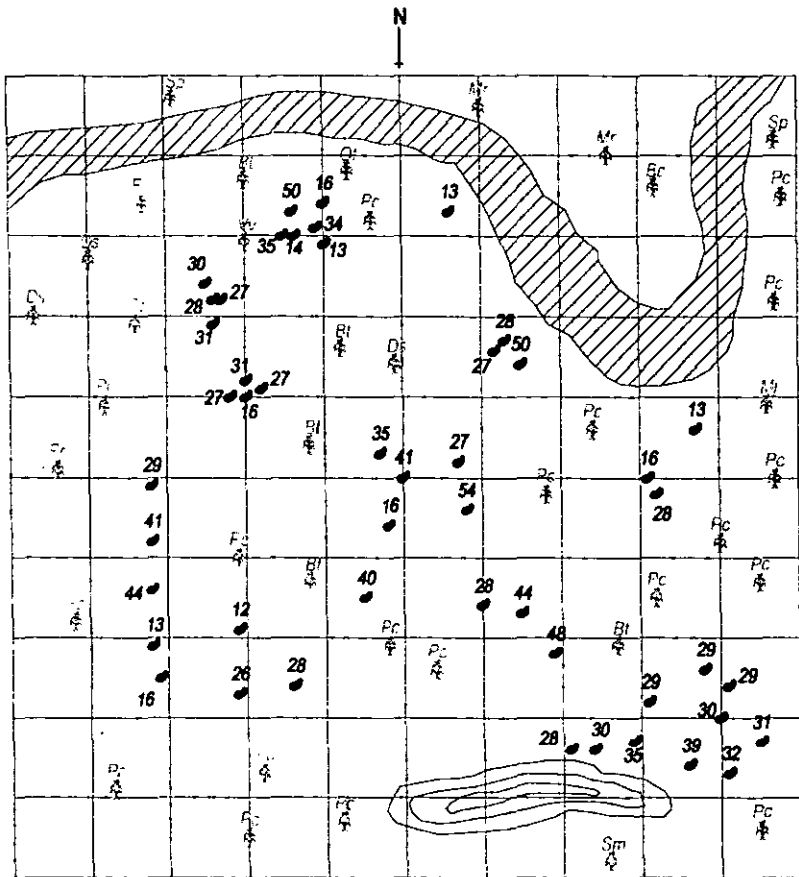
reserva del Pedregal de San Ángel, México D.F.

● coteca de *Sphenarium purpurascens* 🌿 vegetación (ver apéndice No. 2)

El número que acompaña a la coteca representa la cantidad de huevos en ella

🗨️ Roca basáltica 📏 Grieta Esc. gráfica 📏

s_{ij}	Estadístico	g.l.	P	patrón
1.88	$\chi^2 = 63.11$	5	<0.05	Agregado
	$t = 6.19$	99	<0.05	Agregado



Parcela III Pc B Sitio plano con *Pennisetum clandestinum* U.N.A.M.

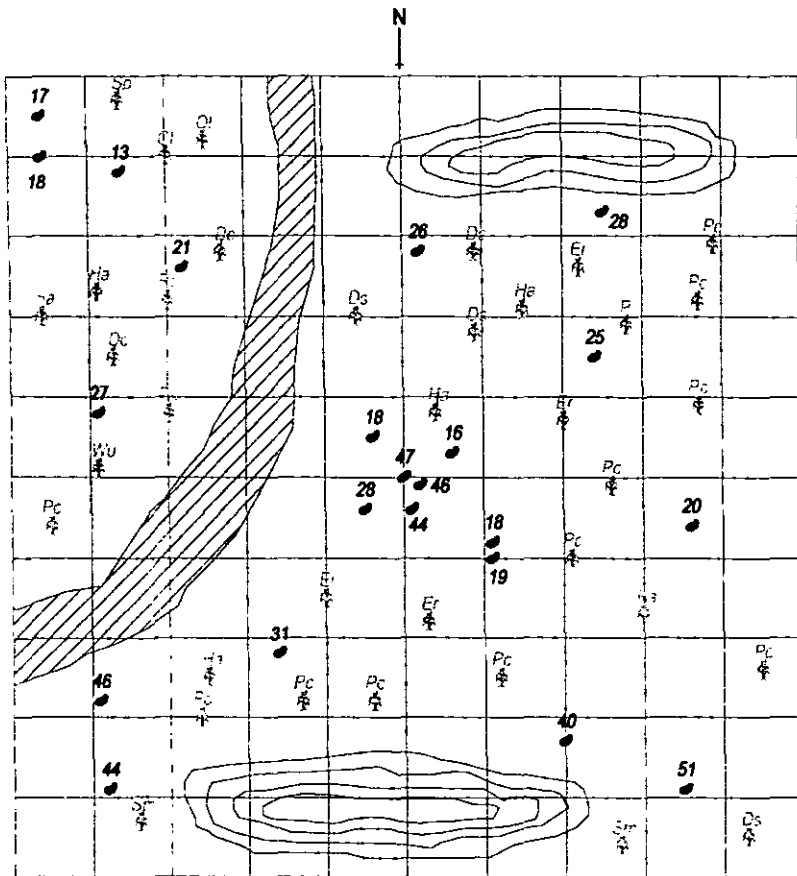
reserva del Pedregal de San Ángel, México D.F.

● ooteca de *Sphenarium purpurascens* 𐌂 vegetación (ver apéndice No. 2)

El número que acompaña a la ooteca representa la cantidad de huevos en ella

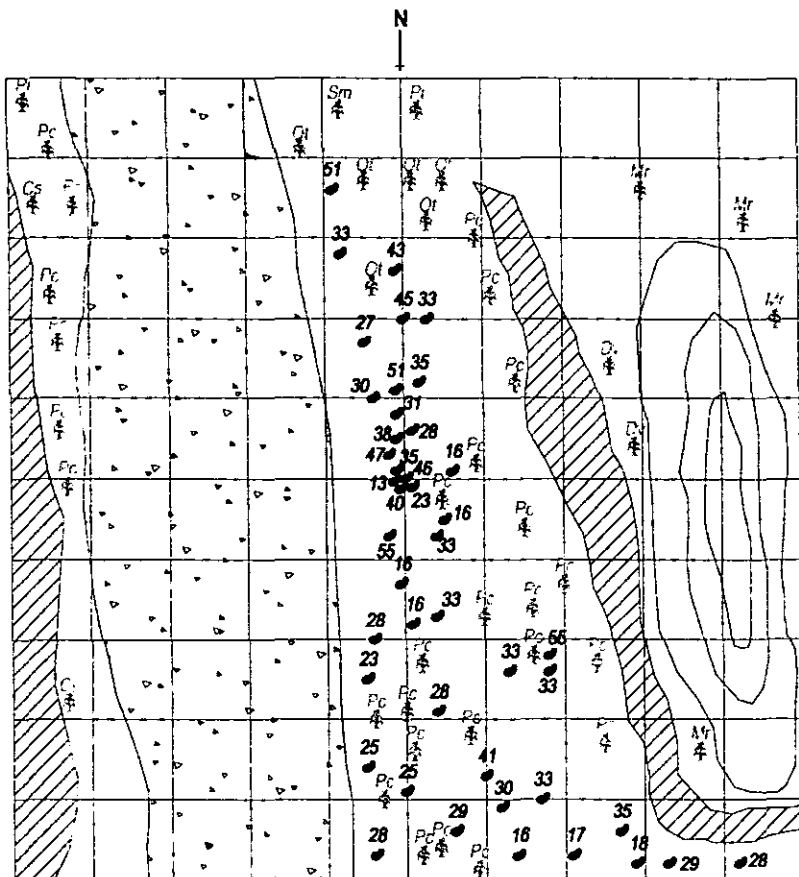
⊖ Roca basáltica ⊘ Grieta Esc. gráfica

S _p	Estadístico	g.l.	P	patrón
1.62	$\chi^2 = 20.4$	5	<0.05	Agregado
	$t = 4.35$	99	<0.05	Agregado



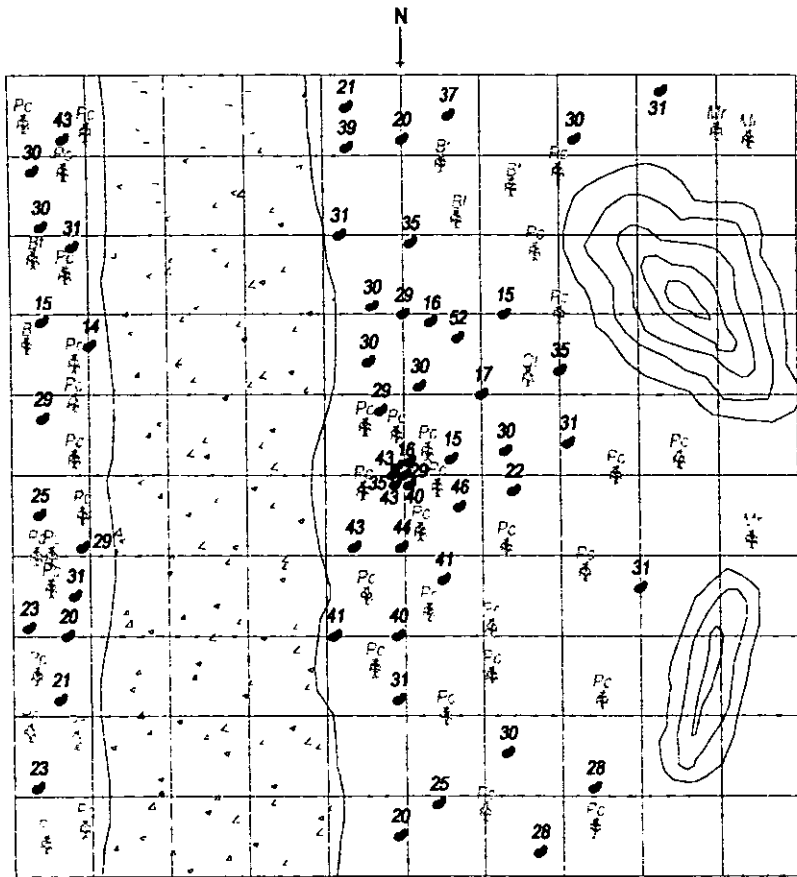
Parcela III Pc C	Sitio plano con <i>Pennisetum clandestinum</i>	U.N.A.M.
reserva del Pedregal de San Ángel, México D.F.		
● ooteca de <i>Sphenarium purpurascens</i>	☼ vegetación (ver apéndice No. 2)	
El número que acompaña a la ooteca representa la cantidad de huevos en ella		
▨ Roca basáltica	▨ Grieta	Esc. gráfica

SPU	Estadístico	g.l.	P	patrón
1.18	χ^2 3.11	3	>0.05	Aleatorio
	$t = 1.09$	99	>0.05	Aleatorio



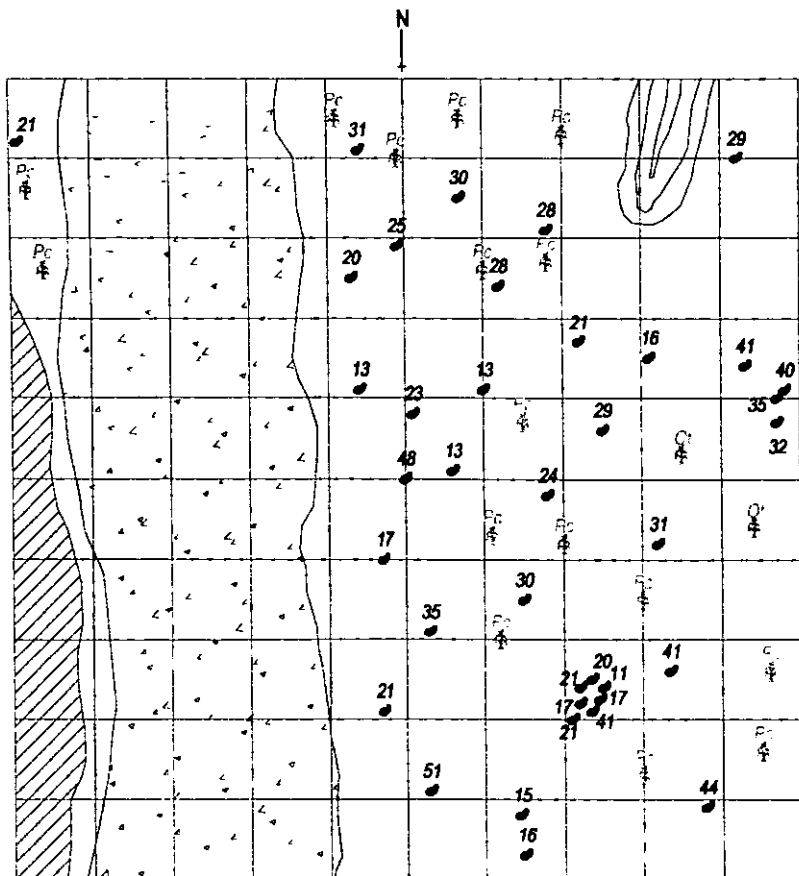
Parcela IV Pc A	Sitio plano con <i>Pennisetum clandestinum</i>	U.N.A.M.
reserva del Pedregal de San Ángel, México D.F.	Camino	
● ooteca de <i>Sphenarium purpurascens</i>	▲ vegetación (ver apéndice No. 2)	
El número que acompaña a la ooteca representa la cantidad de huevos en ella		
Roca basáltica	Grieta	Esc. gráfica

SP	Estadístico	g.l.	P	patrón
2.26	$\chi^2 = 1398.24$	7	<0.05	Agregado
	$t = 8.87$	99	<0.05	Agregado



Parcela IV Pc B	Sitio plano con <i>Pennisetum clandestinum</i>	U.N.A.M.
reserva del Pedregal de San Ángel, México D.F.	Camino	
ooteca de <i>Sphenarium purpurascens</i>	vegetación (ver apéndice No. 2)	
El número que acompaña a la ooteca representa la cantidad de huevos en ella		
Roca basáltica	Grieta	Esc. gráfica

S/N	Estadístico	g.l.	P	patrón
1.37	χ^2 11.15	5	<0.05	Agregado
	$t = 2.60$	99	<0.05	Agregado



Parcela IV Pc C Sitio plano con *Pennisetum clandestinum* U.N.A.M.

reserva del Pedregal de San Ángel, México D.F. Camino

ooteca de *Sphenarium purpurascens* vegetación (ver apéndice No. 2)

El número que acompaña a la ooteca representa la cantidad de huevos en ella

Roca basáltica Grieta Esc. gráfica

s^2	Estadístico	g.l.	P	patrón
1.44	$\chi^2 = 195.74$	6	<0.05	Agregado
	$t = 3.09$	99	<0.05	Agregado

Apéndice 2

Listado de la vegetación perenne >50 cm de alto presente en los mapas de distribución de ootecas y huevos.

Clave	Especie
Bt	<i>Bouvardia ternifolia</i>
Bc	<i>Buddleia cordata</i>
Bp	<i>Buddleia parviflora</i>
Cs	<i>Cissus sicyoides</i>
Dc	<i>Dahlia coccinea</i>
Ds	<i>Datura stramonium</i>
Dv	<i>Dodonaea viscosa</i>
Eg	<i>Echeveria gibbiflora</i>
Er	<i>Eucalyptus resinifera</i>
Ep	<i>Eupatorium petiolare</i>
Ha	<i>Heliantus annuus</i>
Mb	<i>Manfreda brachystachya</i>
Mj	<i>Mirabilis jalapa</i>
Mr	<i>Muhlenbergia robusta</i>
Ot	<i>Opuntia tomentosa</i>
Pc	<i>Pennisetum clandestinum</i>
Pi	<i>Phytolacca icosandra</i>
Sm	<i>Schinus molle</i>
Sp	<i>Senecio praecox</i>
Vv	<i>Verbesina virgata</i>
Wu	<i>Wigandia urens</i>

Apéndice 3

Técnicas edáficas empleadas en la caracterización fisicoquímica de las muestras con y sin ootecas de *Sphenarium purpurascens*.

Preparación de las muestras. El secado se logra con la exposición de las muestras al aire y al sol sobre una superficie plana. La molienda es la acción de romper los agregados originales que posee la muestra. Para este fin se emplea un mortero con pistilo fabricados en madera para que no altere la composición física ni química de las muestras y en el tamizado se usa una malla con 2 mm de diámetro.

Color. La prueba se realiza comparando un poco de suelo seco colocado sobre una placa de porcelana y se compara con las cartas de color de Munsell. Posteriormente con la finalidad de establecer la comparación del suelo en húmedo, la misma muestra se humedece homogéneamente con agua destilada. Se anota el matiz, brillo, intensidad y el nombre del color.

Densidad aparente [por el método de la probeta] (Baver y Gardenier, 1980; Redondo-Arámburo, 1988). Se pesa una probeta de 10 ml (V) limpia y seca ($p.p.s.$), en ella se coloca la cantidad de suelo necesaria para llenarla sin sobrepasar el menisco superior y posteriormente sobre una franela doblada en una mesa, se dan 10 golpes firmes con una frecuencia de un golpe por segundo y con una trayectoria vertical de 30 cm. La intensidad de cada golpe debe permitir el asentamiento de la muestra y no su emisión hacia la boca de la probeta. Se llena nuevamente la probeta con la muestra de suelo y es pesada ($p.p.g.$). La densidad aparente ($D.A.$) se calcula según la siguiente fórmula:

$$D.A. = \frac{(p.p.g.) - (p.p.s.)}{V}$$

Densidad real [por el método del picnómetro] (Baver y Gardenier, 1980; Gandoy-Bernasconi, 1991). Se pesan los picnómetros con sus tapones limpios, vacíos y secos (W_p). Se pesan 30 g de cada muestra de suelo, se les traslada a vasos de Berzelius y se les agrega 20 ml de peróxido de hidrógeno al 8%, se les agita y posteriormente se agregan otros 20 ml de la misma sustancia con la finalidad de eliminar la materia orgánica de las muestras y no intervenga en la determinación de la densidad de las partículas minerales. Las muestras con el peróxido se secan en una parrilla eléctrica por 24 h, se obtiene una submuestra de 10 g y el procedimiento de secado continúa en estufa por 24 h más a 105°C. Posteriormente, los 10 g de cada muestra se agregan a los picnómetros, se limpia su exterior de polvo y de grasa y nuevamente se registra el peso de los picnómetros (W_{ps}). Se aforan a la mitad con agua destilada previamente hervida y fría. Se asume que la densidad del agua es de 1 g/ml (φ_a). Se les mueve uniformemente para agitar las muestras y lograr el desprendimiento de las burbujas de aire presentes, también se les calienta en baño maría para desprender el máximo de oxígeno. A los picnómetros se les deja enfriar y se les afora a su máxima capacidad con agua destilada hervida y fría, se les coloca su tapón, se seca y se limpia el exterior de cada uno y se registra el peso de ellos (W_{psa}). Posteriormente, los picnómetros se vacían, se enjuagan con agua

destilada, se secan al vacío en presencia de cal viva por 24 h. y posteriormente, se les llena nuevamente con agua destilada hervida y fría, evitando que se hidraten las paredes externas y se registra su peso (W_{ps}). Finalmente, la *densidad real* ($D.R.$) se obtiene mediante la siguiente fórmula:

$$D.R. = \frac{\varphi \alpha (W_{ps} - W_p)}{(W_{ps} - W_p) - (W_{psa} - W_{pa})}$$

Textura [por el método del hidrómetro] (Bouyoucos, 1927). Se pesan 60 g de cada muestra y se les coloca en vasos de Berzelius. A cada una se les agrega 20 ml de H_2O_2 al 8% se les agita y nuevamente se agregan 20 ml de la misma sustancia con la finalidad de destruir la materia orgánica. Las muestras se secan en una parrilla eléctrica por 48 h. Posteriormente, se pesan 50 g de cada una y se les colocan en vasos de batidora, se les agrega agua hasta la segunda ranura del vaso, así también 10 ml de metasilicato de sodio ($\alpha = 36$) y 10 ml de oxalato de sodio al 5%. Las muestras se agitan en batidora por 10 min y posteriormente cada una se vacía a probetas de 1000 ml ayudándose con una piceta para trasvasar todo el suelo. Se completa con agua hasta los 1000 ml y se agita durante 1 min. Cuarenta segundos después de haber terminado de agitar, se mide la densidad con un hidrómetro de Bouyoucos (D_1), se registra la temperatura y se deja reposar por 120 min. Posteriormente se vuelve a medir la densidad (D_2) y se registra la temperatura. Las lecturas proporcionadas por el hidrómetro se corrigen agregando 0.2 unidades por cada grado centígrado por arriba de 20°C, o restando la misma cantidad por cada grado por debajo de esa temperatura. Finalmente, se calculan los porcentajes de arena, de limo y de arcilla:

$$\% \text{Arcilla} + \% \text{Limo} = 2(D_1)$$

$$\% \text{Arena} = 100 - (\% \text{Arcilla} + \% \text{Limo})$$

$$\% \text{Arcilla} = 2(D_2)$$

$$\% \text{Limo} = (\% \text{Arcilla} + \% \text{Limo}) - \% \text{Arcilla}$$

Estructura (Cuanalo de la Cerda, 1990). Los términos para el grado de desarrollo estructural son como sigue. (1) *Sin estructura*, las partículas no tienen ninguna unión y se observan sueltas. (2) *Débilmente desarrollada*, cuando los agregados están ligeramente formados y difícilmente se observan en el perfil cuando se resquebraja el suelo; en este caso se observa con muchos agregados rotos y mucho material sin agregación. (3) *Moderadamente desarrollada*, cuando los agregados están bien formados y definidos, y éstos son moderadamente durables y evidentes; se observa con muchos agregados bien definidos, algunos rotos y con poco material sin agregación. (4) *Fuertemente desarrollada*, cuando el material del suelo está en su mayor parte conformado por agregados bien definidos; en este caso, los agregados son durables y son muy evidentes en suelo sin alterar. De igual forma, otras características que son consideradas para la clasificación de los agregados son su tamaño y su forma, de modo que se pueden tener: (1) agregados muy finos (muy delgados), (2) finos (delgados), (3) grandes (gruesos), (4) muy grandes (muy gruesos). Finalmente, por su forma los agregados pueden ser: (1) prismáticos, (2) poliédricos, (3) esféricos o (4) esferoides.

Humedad [por el método de secado en estufa] (Redondo-Arámbruro, 1988; Gandoy-Bernasconi, 1991). Se toma una muestra de 100 g de suelo dentro de un bote de aluminio, se pasa el dispositivo (P_{shb}) y se seca a 105°C por 24 h, hasta obtener peso constante. Posteriormente, las muestras dentro de los botes se colocan en un desecador para enfriarse sin retener humedad ambiental. Se pesa el suelo seco en su bote (P_{ssb}) y posteriormente se pesa el bote perfectamente limpio y seco (P_b). El porcentaje de humedad (%H) se calcula de acuerdo a la siguiente fórmula:

$$\%H = \frac{(P_{shb} - P_{ssb})100}{(P_{ssb} - P_b)}$$

Materia orgánica (Walkley y Black, 1934). Se pesan 0.5 g de suelo (P_{suelo}) de cada muestra, se les coloca en matraces Erlenmeyer de 250 ml y a cada uno se les agrega 5 ml de dicromato de potasio ($K_2Cr_2O_7$) 1 N procurando que la sustancia se mezcle homogéneamente con las muestras y los matraces se agitan con un movimiento uniforme. Se agregan 10 ml de ácido sulfúrico concentrado (H_2SO_4), resbalándolo por las paredes de cada matraz, se sigue mezclando por 1 min para asegurar el contacto del reactivo con el suelo. Posteriormente las muestras se dejan reposar por 30 min. A continuación, se les agrega 100 ml de agua destilada, 5 ml de ácido fosfórico (H_3PO_4) al 90% y cinco gotas de bariosulfonato de difenilamina como indicador. Se les titula con sulfato ferroso ($FeSO_4$) 0.5 N hasta obtener el viraje del color, registrando el volumen utilizado (Vol_{FeSO_4}). Con la finalidad de evaluar la normalidad real (N_r) del $FeSO_4$ se preparan por duplicado "matraces de testigo" con todas las sustancias antes mencionadas, excepto suelo y se titulan con $FeSO_4$ 0.5 N. En cada caso se registra el gasto promedio de mililitros de $FeSO_4$ en los testigos ($Vol_{testigos}$) y se procede a calcular el porcentaje de materia orgánica (%M.O.) con la siguiente fórmula:

$$N_r = \frac{5}{Vol_{testigos}}$$

$$\%M.O = \frac{5 - [(Vol_{FeSO_4})(N_r)]}{P_{suelo}} \quad (0.69)$$

ANÁLISIS EDÁFICOS (MUESTRAS CON OOTECAS DE *Sphenarium purpurascens*)

<i>Muhlenbergia robusta</i> n=10															
Color		D.A.	D.R.	Porosidad		Textura		Estructura	Compactación	Humedad	pH		M.O.		
Seco	Humedo	g/cm ³	g/cm ³	%	% Arena	% Limo	% Arcilla				kg/m ²	%		H ₂ O 1:2.5	KCl 1:2.5
7.5YR3/2	10YR2/2	1.14	1.89	32.5	55.2	25.3	19.5		0.425	15.63	6.3	5.5	14.5		
7.5YR3/2	10YR2/2	1.14	1.89	32.5	55.3	26.4	18.3		0.436	14.52	6.3	5.5	14.5		
7.5YR3/2	10YR2/2	1.15	1.87	31.1	56.4	25.1	18.5	Estructura poco desarrollada, con algunos agregados subangulares y pequeños y frágiles	0.412	15.44	6.2	4.9	14.6		
7.5YR3/3	10YR3/2	1.14	1.88	32.1	55.2	25.3	19.5		0.452	13.95	6.0	5.5	14.5		
7.5YR3/3	10YR2/2	1.15	1.89	32.0	55.3	25.4	19.3		0.435	14.96	6.1	5.4	14.5		
7.5YR3/2	10YR3/2	1.14	1.87	31.7	55.4	26.1	18.5		0.425	15.45	6.0	5.5	14.6		
7.5YR3/2	10YR2/2	1.15	1.86	30.7	56.2	25.3	18.5		0.483	13.91	6.2	4.9	14.5		
7.5YR3/2	10YR2/2	1.15	1.85	30.3	56.3	25.4	18.3		0.413	15.62	6.2	5.2	14.6		
7.5YR3/2	10YR2/2	1.14	1.84	30.5	55.2	25.3	19.5		0.438	15.74	6.2	5.2	14.5		
7.5YR3/2	10YR2/2	1.14	1.88	32.1	55.2	25.3	19.5		0.471	14.53	6.3	5.2	14.5		
Pardo Oscuro	Pardo muy Oscuro	Migajón arenoso													
<i>Pennisetum clandestinum</i> n=10															
Color		D.A.	D.R.	Porosidad		Textura		Estructura	Compactación	Humedad	pH		M.O.		
Seco	Humedo	g/cm ³	g/cm ³	%	% Arena	% Limo	% Arcilla				kg/m ²	%		H ₂ O 1:2.5	KCl 1:2.5
10YR 3/3	10YR2/2	1.15	1.85	30.3	63.7	17.8	18.5		0.437	10.55	6.9	4.5	12.5		
10YR 3/3	10YR2/2	1.15	1.87	31.3	59.2	20.9	19.9	Débilmente desarrollada	0.452	11.34	5.2	4.2	12.5		
10YR 4/3	10YR2/2	1.14	1.83	30.1	58.5	22.0	19.5		0.492	10.34	6.2	5.2	12.4		
10YR 4/3	10YR2/2	1.14	1.86	31.3	61.7	18.5	19.8	poliedricos de caras planas y paredes muy finas y delicadas	0.435	10.45	6.1	5.4	12.6		
10YR 3/3	10YR2/2	1.15	1.85	30.3	57.7	22.8	19.5		0.472	10.53	6.2	5.2	12.4		
10YR 3/3	10YR2/2	1.15	1.86	30.7	62.8	17.4	19.8	0.412	11.41	6.4	5.2	12.5			
10YR 3/3	10YR2/2	1.14	1.83	30.1	59.3	20.8	19.9	0.424	10.33	6.0	5.5	12.5			
10YR 4/3	10YR2/2	1.14	1.82	29.6	59.8	20.7	19.5	0.415	10.35	5.9	5.5	12.5			
10YR 3/3	10YR2/2	1.15	1.85	30.3	60.1	20.0	19.9	0.427	11.45	5.2	4.2	12.5			
10YR 3/3	10YR2/2	1.14	1.86	32.3	59.2	21.3	19.5	0.425	11.33	6.0	5.5	12.5			
Pardo Oscuro	Pardo muy Oscuro	Migajón arenoso													
<i>Hoyas</i> n=5															
Color		D.A.	D.R.	Porosidad		Textura		Estructura	Compactación	Humedad	pH		M.O.		
Seco	Humedo	g/cm ³	g/cm ³	%	% Arena	% Limo	% Arcilla				kg/m ²	%		H ₂ O 1:2.5	KCl 1:2.5
10YR 3/3	10YR2/2	1.10	1.80	31.3	54.7	25.4	19.9	Débilmente desarrollada,	0.501	16.37	5.4	4.5	16.5		
10YR 3/3	10YR2/2	1.10	1.80	31.3	54.6	25.6	19.8		0.489	17.14	5.4	4.5	16.5		
10YR 3/3	10YR2/2	1.10	1.59	30.8	54.2	25.9	19.9	agregados	0.423	16.45	6.7	5.4	16.4		
10YR 3/3	10YR2/2	1.10	1.80	31.3	54.6	25.5	19.9	poliedricos	0.475	18.85	6.2	5.2	16.6		
10YR 3/3	10YR2/2	1.10	1.59	30.8	54.6	25.6	19.8	delgados	0.507	16.51	5.2	4.2	16.5		
Pardo Oscuro	Pardo muy Oscuro	Migajón arenoso													

D.A.= Densidad aparente, D.R.= Densidad real, %M.O.= cantidad porcentual de Materia orgánica

ANÁLISIS EDÁFICOS (MUESTRAS CON OOTECAS DE *Sphenarium purpurascens*)

Color		D.A.	D.R.	Porosidad		Textura		Estructura	Compactación	Humedad	pH		M.O.
Seco	Humedo	g/cm ³	g/cm ³	%	% Arena	% Limo	% Arcilla		kg/m ²	%	H ₂ O 1:2.5	KCl 1:2.5	%
10YR 3/3	10YR2/2	1.10	1.53	28.1	50.7	29.2	20.1	Debilmente desarrollada agregados poliedricos de caras planas	0.415	18.53	5.9	4.5	17.5
10YR 3/3	10YR2/2	1.10	1.54	28.6	51.3	27.2	21.5		0.419	19.48	5.1	4.5	17.5
10YR 3/2	10YR3/3	1.10	1.52	27.6	50.1	28.4	21.5		0.423	18.23	5.0	4.5	17.5
Pardo Oscuro	Pardo muy Oscuro												

ANÁLISIS EDÁFICOS (MUESTRAS SIN OOTECAS DE *Sphenarium purpurascens*)

Color		D.A.	D.R.	Porosidad		Textura		Estructura	Compactación	Humedad	pH		M.O.	
Seco	Humedo	g/cm ³	g/cm ³	%	% Arena	% Limo	% Arcilla		kg/m ²	%	H ₂ O 1:2.5	KCl 1:2.5	%	
7.5YR3/2	10YR3/2	1.13	1.61	29.8	49.6	28.8	21.6	Estructura poco desarrollada, con algunos agregados subangulares pequeños y fragiles	0.519	17.65	6.0	5.5	16.5	
7.5YR3/3	10YR3/2	1.13	1.61	29.8	48.5	29.4	22.1		0.514	16.47	6.1	5.5	16.5	
7.5YR3/3	10YR2/2	1.13	1.60	29.4	49.5	29.0	21.5		0.591	18.23	6.0	5.6	16.6	
7.5YR3/3	10YR2/2	1.13	1.61	29.8	49.5	29.0	21.5		0.531	17.35	6.2	5.2	16.6	
7.5YR3/2	10YR2/2	1.12	1.60	30.0	48.6	29.0	22.4		0.525	18.95	5.2	4.5	16.6	
7.5YR3/2	10YR2/2	1.13	1.61	29.6	48.6	28.9	22.5		0.405	16.52	5.9	5.4	16.5	
7.5YR3/2	10YR2/2	1.12	1.60	30.0	49.5	29.0	21.5		0.524	16.34	6.3	5.2	16.6	
7.5YR3/2	10YR2/2	1.12	1.61	30.4	48.9	28.3	22.6		0.499	17.83	6.3	5.2	16.6	
7.5YR3/2	10YR2/2	1.13	1.59	28.9	49.5	29.0	21.5		0.537	18.63	6.2	5.2	16.6	
7.5YR3/2	10YR2/2	1.13	1.61	29.8	49.6	28.6	21.8		0.521	18.94	6.2	5.2	16.6	
Pardo Oscuro	Pardo muy Oscuro													

Color		D.A.	D.R.	Porosidad		Textura		Estructura	Compactación	Humedad	pH		M.O.	
Seco	Humedo	g/cm ³	g/cm ³	%	% Arena	% Limo	% Arcilla		kg/m ²	%	H ₂ O 1:2.5	KCl 1:2.5	%	
10YR 3/3	10YR2/2	1.12	1.59	29.6	55.6	21.9	22.5	Debilmente desarrollada agregados poliedricos de caras planas y paredes muy finas y delicadas	0.622	15.36	5.3	4.5	14.3	
10YR 4/3	10YR2/2	1.12	1.58	29.1	55.8	21.7	22.5		0.582	16.25	6.2	5.2	14.3	
10YR 3/3	10YR2/2	1.12	1.58	29.1	55.5	21.9	22.6		0.593	15.34	6.2	5.2	14.3	
10YR 3/3	10YR2/2	1.13	1.60	29.4	55.4	22.0	22.6		0.527	16.29	5.0	4.5	14.3	
10YR 3/3	10YR2/2	1.12	1.58	29.1	55.0	22.5	22.5		0.579	16.32	6.3	5.2	14.3	
10YR 4/3	10YR2/2	1.12	1.59	29.6	55.5	22.0	22.5		0.541	16.47	6.6	5.5	14.3	
10YR 3/3	10YR2/2	1.13	1.58	28.5	55.6	21.9	22.5		0.581	15.33	6.6	5.5	14.5	
10YR 3/3	10YR2/2	1.12	1.60	30.0	55.6	21.7	22.7		0.594	15.34	6.0	5.5	14.5	
10YR 3/3	10YR2/2	1.12	1.60	30.0	55.5	22.0	22.5		0.571	15.21	6.2	5.2	14.5	
10YR 3/3	10YR2/2	1.13	1.59	28.9	55.6	21.9	22.5		0.538	15.32	6.2	5.2	14.5	
Pardo Oscuro	Pardo muy Oscuro													

D.A.= Densidad aparente, D.R.= Densidad real, %M.O.= cantidad porcentual de Materia orgánica

ANÁLISIS EDÁFICOS (MUESTRAS SIN OOTECAS DE *Sphenarium purpurascens*)

Hoyos		n=10												
Color		D.A.	D.R.	Porosidad		Textura		Estructura	Compactación	Humedad	pH		M.O.	
Seco	Humedo	g/cm ³	g/cm ³	%	% Arena	% Limo	% Arcilla		kg/m ³	%	H ₂ O 1:2.5	KCl 1:2.5	%	
10YR 3/2	10YR3/3	1.09	1.56	30.1	52.8	24.5	22.7		0.593	19.56	6.6	5.4	18.5	
10YR 3/2	10YR3/3	1.09	1.55	29.7	51.9	25.3	22.8		0.584	19.85	6.0	5.5	18.5	
10YR 3/3	10YR2/2	1.09	1.56	30.1	52.8	24.6	22.6		0.579	18.53	6.3	5.5	18.6	
10YR 3/3	10YR2/2	1.08	1.53	29.4	52.8	24.5	22.7	Débilmente desarrollada, agregados poliedricos delgados	0.594	21.37	6.3	5.5	18.6	
10YR 3/3	10YR2/2	1.08	1.52	28.9	52.8	24.6	22.6		0.578	21.45	6.2	5.3	18.6	
10YR 3/3	10YR2/2	1.09	1.52	28.3	52.8	24.6	22.6		0.594	19.98	6.3	5.5	18.6	
10YR 3/3	10YR2/2	1.09	1.52	28.3	52.8	24.6	22.6		0.571	19.87	6.2	5.3	18.5	
10YR 3/3	10YR2/2	1.08	1.52	28.9	52.9	24.6	22.5		0.523	21.34	6.6	5.4	18.5	
10YR 3/3	10YR2/2	1.09	1.52	28.3	52.8	24.6	22.6		0.541	22.55	6.6	5.4	18.5	
10YR 3/3	10YR2/2	1.09	1.52	28.3	52.8	24.6	22.6		0.579	22.36	6.4	5.2	18.6	
Pardo Oscuro	Pardo muy Oscuro	Migajón arcillo arenoso												

Grietas		n=10												
Color		D.A.	D.R.	Porosidad		Textura		Estructura	Compactación	Humedad	pH		M.O.	
Seco	Humedo	g/cm ³	g/cm ³	%	% Arena	% Limo	% Arcilla		kg/m ³	%	H ₂ O 1:2.5	KCl 1:2.5	%	
10YR 3/2	10YR 3/3	1.11	1.53	27.5	49.7	27.4	22.9		0.521	25.52	5.0	4.5	19.3	
10YR 3/3	10YR2/2	1.11	1.52	27.0	49.9	27.3	22.8		0.539	25.53	5.5	4.2	19.5	
10YR 3/3	10YR2/2	1.11	1.52	27.0	49.9	27.3	22.8	Débilmente desarrollada agregados poliedricos de caras planas	0.588	26.31	5.4	4.3	19.5	
10YR 3/2	10YR 3/3	1.11	1.52	27.0	49.9	27.2	22.9		0.574	25.45	5.5	4.5	19.6	
10YR 3/2	10YR 3/3	1.12	1.53	26.8	49.8	27.3	22.9		0.569	24.98	5.3	4.5	19.6	
10YR 3/3	10YR2/2	1.12	1.53	26.8	49.8	27.4	22.8		0.565	25.31	5.0	4.5	19.5	
10YR 3/3	10YR2/2	1.11	1.53	27.5	49.7	27.4	22.9		0.596	25.65	5.5	4.5	19.5	
10YR 3/2	10YR2/2	1.11	1.52	27.0	49.9	27.2	22.9		0.543	26.41	5.5	4.5	19.6	
10YR 3/2	10YR 3/3	1.11	1.53	27.5	49.9	27.3	22.8		0.579	26.64	5.4	4.3	19.6	
10YR 3/3	10YR2/2	1.11	1.52	27.0	49.9	27.2	22.9		0.589	26.71	5.5	4.5	19.6	
Pardo Oscuro	Pardo muy Oscuro	Migajón arcillo arenoso												

D.A.= Densidad aparente, D.R.= Densidad real, %M.O.= cantidad porcentual de Materia orgánica