

00377
5



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS

EL PAPEL DE DISTINTOS ÓRGANOS SENSORIALES DE
Sphenarium purpurascens (ORTHOPTERA: PYRGOMORPHIDAE)
EN LA SELECCIÓN DE SU SITIO DE OVIPOSICIÓN

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE :
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)
P R E S E N T A :
BIÓL. IVÁN ISRAEL CASTELLANOS VARGAS

DIRECTOR DE TESIS: DR. ZENÓN CANO SANTANA

MÉXICO, D.F. NOVIEMBRE DE 2003



A



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
COORDINACIÓN



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

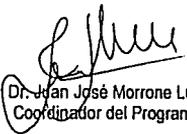
Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 8 de septiembre de 2003, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) del alumno(a) Castellanos Vargas Iván Israel, con número de cuenta 95503547, con la tesis titulada: "El papel de distintos órganos sensoriales de *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae) en la selección de su sitio de oviposición", bajo la dirección del(a) Dr. Zenón Cano Santana.

Presidente:	Dr. Alfonso Neri García Aldrete
Vocal:	M. en C. Enrique González Soriano
Secretario:	Dr. Zenón Cano Santana
Suplente:	Dr. Juan Servando Núñez Farfán
Suplente:	Dr. Raúl Cueva del Castillo Mendoza

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 8 de octubre de 2003.


Dr. Juan José Morrone Lupi
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

B

"El papel de distintos órganos sensoriales de *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae) en la selección de su sitio de oviposición"

Es una tesis de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) realizada en el Laboratorio de Ecología de la Facultad de Ciencias de la U.N.A.M., entre agosto de 2001 y junio de 2003, con el patrocinio del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) No. 167287 y con apoyo de la Dirección General de Estudios de Posgrado de la U.N.A.M. (DGEP-UNAM).

C

Dedicatoria

Con todo mi cariño, mi admiración y respeto dedico todo el esfuerzo y el sacrificio puesto en este trabajo a mi gran amigo Navi Sonalleysac Sagrav, excelente persona, científico, artista plástico, músico y poeta.

A ti, porque a lo largo de veinticinco años me haz permitido acercarme a la fortaleza de tu indómito espíritu que también es incansable, aventurero y soñador.

A ti, porque a lo largo de veinticinco años me haz compartido tus sueños, anhelos, añoranzas y tristezas dentro de una tierna, franca y sincera amistad; que nos ha consolidado como una sola persona.

A ti, porque veinticinco años es todo el tiempo para la vida del joven, suficiente para la madurez personal y poco para la historia y la cultura de una nación.

A ti, porque veinticinco años representan la suma de un trabajo ininterrumpido y la asimilación de experiencias enriquecedoras y gratificantes.

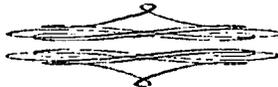
A ti, porque veinticinco años significa estar plenamente convencido del camino tomado y haber tenido la oportunidad para demostrarlo, pudiendo profundizar en ello.

Finalmente a ti amigo del alma, porque realmente Tu y Yo...

Somos lo que hacemos,
somos lo que pensamos,
somos lo que sentimos,
somos lo que soñamos,
somos un deseo escondido en el corazón de la vida,
somos uno mismo,
somos nosotros.

I.C.V.

∴



Toda idea científica nueva pasa a través de tres etapas:
PRIMERO, la gente dice que no es verdad
LUEGO, que es verdad pero que no es importante
Y FINALMENTE, se acepta que es verdad e importante; pero que no es nueva
Max Planck

E

Ahora estoy de regreso
llevé lo que la ola para romperse lleva
sal, espuma y estruendo
y toqué con mis manos una criatura viva
el silencio.
Heme aquí, suspirando
como el que ama y se acuerda y esta lejos
Rosario Castellanos

Necesito buscar lo que soy en lo que escribo,
que es el resultado escrupuloso y meditado de lo que veo y pienso.
Es entonces, en la paz de mi habitación o de un bistró,
cuando puedo meterme cara a cara conmigo mismo y evitar
toda fórmula amañada de literatura y poder expresarme sin esfuerzo.
Sólo así me siento honesto, tenaz y firme
Antoine de Saint-Exupéry

Cuatro son las claves del éxito:
PRIMERO: desearlo
SEGUNDO: intentarlo
TERCERO: realizarlo y
CUARTO: saber disfrutarlo con sencillez
I.C.V.

F

Agradecimientos

Estoy plenamente convencido de una cosa y es que detrás de todo trabajo de investigación, por pequeño y modesto que sea, siempre hay toda una infraestructura de recursos humanos, materiales, personales e institucionales que en mayor o menor proporción, siempre permiten que llegue a buen fin. La elaboración de esta tesis de Maestría no ha sido la excepción, por lo que sinceramente espero no olvidar el apoyo de nadie en mis agradecimientos.

Primeramente deseo expresar un agradecimiento muy especial para *Nuestra Máxima Casa de Estudios*, la Universidad Nacional Autónoma de México. Por haberme otorgado la oportunidad de ser parte de ella, por permitirme seguir con ella, por forjarme como profesionista y también como mejor ser humano; con una filosofía de la vida fundamentada en tres principios edificadores: la libertad, la igualdad y la fraternidad.

Estoy muy agradecido con mi director de tesis en el Posgrado, el Dr. Zenón Cano-Santana del Departamento de Ecología y Recursos Naturales de la Facultad de Ciencias de la U.N.A.M., por haber aceptado bajo protesta, en contra de su voluntad y renuenteemente, la dirección de este proyecto originalmente alejado de sus intereses y prioridades académicas. Se dice que: *los hijos pródigos siempre regresan al nido* pero, lo que Yo particularmente creo es que en realidad nunca fui y por ello, me sentí como en casa y me atreví a proponerle este proyecto dentro de una nueva aventura llamada Maestría.

Dr. Zenón, simplemente muchas gracias por ser un excelente Profesor en todos los aspectos. Muchas gracias por ser una persona con alta calidad humana, de espíritu noble y sencillo. Muchas gracias por haber confiado nuevamente en mí y en mi capacidad académica y finalmente, muchas gracias por todos estos años de sincera y franca amistad. *La confianza no se compra, no se vende, no se presta, no se regala; se gana día con día.* I.C.V.

También deseo expresar mi más sincero agradecimiento a los integrantes de mi Comité Tutorial quienes semestre tras semestre y siempre puntualmente en cada cita, estuvieron en la mejor disposición de escuchar los avances del proyecto. Gracias por hacerme extensivos todos sus comentarios, correcciones y sugerencias, que enriquecieron las discusiones académicas en los exámenes tutorales y que finalmente hoy, se ven reflejados en esta tesis. Por las razones anteriores deseo agradecer además del Dr. Zenón, al M. en C. Enrique González-Soriano del Instituto de Biología de la U.N.A.M., por todas las facilidades prestadas para la elaboración de las microfotografías de esta tesis, así como por la información y la asesoría proporcionada durante su curso en el Posgrado. También le agradezco al Dr. Juan Núñez-Farfán del Instituto de Ecología de la U.N.A.M., por sus más finas atenciones para conmigo, por su paciencia al escuchar el avance de los resultados y por revisar el manuscrito de la tesis cada semestre. Gracias por toda la asesoría académica; así como también por la amistad y todo el apoyo a lo largo de estos semestres.

Deseo agradecer al Dr. Alfonso García-Aldrete del Instituto de Biología de la U.N.A.M. y al Dr. Raúl Cueva del Castillo-Mendoza de la Facultad de Estudios Superiores-Iztacala de la U.N.A.M. por fungir como Jurado para el examen de grado y por aceptar revisar esta tesis de manera rápida y meticulosa. Agradezco todas sus valiosas observaciones, sus comentarios y las sugerencias para la versión final de mi trabajo.

Deseo expresar un agradecimiento muy especial para la Dra. Dení Rodríguez-Vargas, Jefa de la División de Estudios de Posgrado de la Facultad de Ciencias y también para el Dr. Juan José Morrone-Lupi, Coordinador del Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas de la U.N.A.M. porque gracias a la intervención de ambos, los trámites de la obtención del grado se agilizaron y estuvieron antes de lo previsto. Estimados Doctores, el trabajo que desempeñan es realmente excelente y ustedes tienen una alta calidad humana. Espero que algún día me perdonen por todas las molestias que les di en sus oficinas. En verdad, en verdad os digo que no fueron en vano, pues aquí está terminada la tesis.

G

Le agradezco enormemente al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología de México (CONACYT), el haberme patrocinado los estudios de Maestría mediante la aprobación de la beca-crédito con número de registro ICV-167287, con la cual pude mantenerme económicamente a lo largo de cuatro semestres.

Así también, estoy en deuda con la Dirección General de Estudios de Posgrado (DGEP) de la U.N.A.M. por haberme proporcionado una beca complementaria que me permitió vivir un poco más holgadamente y también, por permitirme imprimir la versión final de este trabajo.

Estoy muy agradecido con el Laboratorio de Ecología de la Facultad de Ciencias de la U.N.A.M. y todo su personal docente, del cual formo parte desde hace tiempo, porque en buena medida todos colaboraron en el perfeccionamiento de este trabajo desde sus fases iniciales. ¡Gracias por seguirme soportando!

También extendo un agradecimiento para la M. en C. Berenit Mendoza-Garfias, del Instituto de Biología de la U.N.A.M., por toda su atención y por las facilidades prestadas para la elaboración de una parte central de esta tesis en las instalaciones del Microscopio Electrónico de Barrido. Muchas gracias por tu entrega, por tu amistad, tu sinceridad y por tomar con tanta seriedad mi trabajo como si fuera tuyo.

Deseo externar un agradecimiento para la M. en C. Guillermina González-Mancera del Departamento de Ingeniería Química y Metalúrgica de la Facultad de Química de la U.N.A.M.; por toda su ayuda, por su asesoría con las técnicas en el barrido electrónico y por todas las charlas académicas que sostuvimos. Gracias por tu paciencia y por la amistad que nos une.

Doy un agradecimiento muy sentido y muy especial al Profesor Haroldo Toro[†], incansable investigador Entomólogo de la Universidad Católica de Valparaíso en Chile, quien se mantuviera en activo hasta el último día y quien me ayudó, gustosa y desinteresadamente a identificar e interpretar los receptores en las microfotografías de los órganos sensoriales del chapulín mexicano *Sphenarium purpurascens*. Descanse en paz estimado Maestro. *Hasta siempre compañero, colega y amigo.* I.C.V.

Mi reconocimiento especial un para un excelente amigo, colega y maestro, el ingenioso y erudito Profesor Dr. Carlos Martorell-Delgado de la Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales (ahora en la Fac.). Por todo el interés que demostró en mi tesis y por su asesoría técnica y estadística en el manejo del paquete Glim. Ojalá y algún día volvamos a coincidir en un grupo de Ecología I para impartir clases en la licenciatura y vivir nuevas aventuras en el campo.

Agradezco también al Biól. Marco Antonio Romero-Romero por toda la ayuda y la asesoría brindada en el manejo del equipo de computo del Laboratorio de Ecología de la Facultad de Ciencias. También por su asistencia para la digitalización de las imágenes de esta tesis y por su amistad a lo largo de estos años.

Estoy en deuda con la Biól. Diana Jimena Castro-Gerardino por toda su confianza, por su amistad y por compartir conmigo una parte de su información bibliográfica que redondeó el marco teórico de este trabajo. Muchas gracias por tu asesoría con la interpretación fotográfica.

Deseo agradecer a todos aquellos amigos y compañeros con los que conviví en la Maestría y que de una forma u otra influyeron en mi formación académica. Le estoy muy agradecido a: María Colín (Maripili), Oswaldo Núñez (Osvi), Ramiro Gómez (Rampis), Elliot Zarza (Elli), José Luis Mena (El ratón peruano), Arnoldo Flores (Arni), Areli Santos (Prima Arela) y Orelia Delgado (Ofe) por toda su amistad, por su confianza y porque sin ustedes, no hubiera sido la misma aventura esta Maestría.

Agradezco infinitamente a mis "alumnillos y alumnillas" de Ecología I de los semestres 2002-II y 2003-I, porque de todos y cada uno de ellos, también se aprenden cosas nuevas día a día. Porque gracias a sus preguntas e inquietudes me hacen mantenerme actualizado y al día. Gracias a todos ellos (y a los que vendrán en un futuro, espero no tan lejano) es que me puedo seguir manteniendo "vivo" académicamente hablando, ya que después de todo ¿qué es un pastor sin su rebaño? I.C.V.

H

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

Deseo expresar un agradecimiento muy especial para mi abuela, la Sra. Carmen González-Galicia, porque afortunadamente sigue conmigo y sigue cuidándome. Gracias por seguir siendo tan importante en mi vida, gracias por enseñarme día a día a apreciar la vida misma. Mil gracias por seguir contagiándome con tus ganas y deseos de vivir cada instante que la vida nos ofrece. Tu ejemplo de lucha, esfuerzo, sacrificio y trabajo es digno de admiración, es mi inspiración y por eso sigues estando en mi corazón. Simplemente, gracias por seguir siendo parte de mi vida, gracias por ser parte de esta nueva historia llamada Posgrado.

Con todo mi cariño hago un reconocimiento muy especial a la I.Q. Mónica G. Perry-Rioja por toda su paciencia, por su comprensión y cariño, por la esencia del sentimiento que nos ha unido y por todos los increíbles y mágicos momentos que hemos compartido.

Mónica: soy vecino de este mundo por un rato y hoy coincide que también tu estas aquí, ¡coincidencias tan extrañas de la vida! tantos siglos, tantos mundos, tanto espacio y coincidir.

Mónica: si la vida se sostiene por instantes y un instante es el momento de existir; si tu vida es otro instante ¡no comprendo! tantos siglos, tantos mundos, tanto espacio y coincidir.

No se ama lo que no se conoce, no se conoce lo que no se vive, no se vive lo que no se siente. I.C.V.

Finalmente, (y porque los últimos serán los primeros) le agradezco eternamente toda la cordialidad, el cariño y el respeto a mi familia, integrada además de mi Abue; por excelentes personas todas y cada una de ellas: la Enf. Carmen Vargas, el Dr. Francisco Castellanos, Hayde Castellanos, la tía Mary Valencia y mis primos Juan Castellanos y Ernesto Acevedo. A ustedes les debo todo su apoyo moral, sentimental y económico. A todos y cada uno de ustedes gracias por existir, por ser parte de mi vida y por ser parte de esta nueva aventura llamada Posgrado.

I

ÍNDICE

Resumen	I
I. INTRODUCCIÓN	
1.1. Importancia de la selección del sitio de oviposición	1
1.2. Factores que intervienen en la selección del sitio de oviposición	2
1.3. Los órganos sensoriales y la conducta de oviposición de los chapulines	6
1.4. Selección del sitio de oviposición de <i>Sphenarium purpurascens</i>	9
II. OBJETIVOS E HIPÓTESIS	11
III. HISTORIA NATURAL DE <i>SPHENARIUM PURPURASCENS</i>	
3.1. Morfología y distribución geográfica	12
3.2. Ecología y comportamiento	12
3.3. Ciclo de vida y oviposición	13
IV. MATERIALES Y MÉTODOS	
4.1. Sitio de colecta de insectos	15
4.2. Experimentos para la selección del sitio de oviposición	15
4.3. Análisis microscópico	19
V. RESULTADOS	
5.1. Selección del sitio de oviposición en función de las partículas edáficas	20
5.2. Selección del sitio de oviposición en función de la humedad edáfica	25
5.3. Micromorfología de los órganos sensoriales	28
VI. DISCUSIÓN	
6.1. Selección del sitio de oviposición en función de las partículas edáficas	42
6.2. Selección del sitio de oviposición en función de la humedad edáfica	45
6.3. Implicaciones del dimorfismo sexual en los órganos sensoriales	49
6.4. Otras funciones de las sedas del ovipositor	51
VII. CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS	52
Literatura citada	54

2

Resumen

Este trabajo cumplió con tres objetivos: (1) evaluar la importancia del ovipositor, las antenas y los tarsos del chapulín *Sphenarium purpurascens* en la selección del sitio de oviposición en función de un gradiente de tamaño de partículas edáficas y de un gradiente de humedad edáfica; (2) determinar el efecto de la fecha de oviposición sobre la selección del sitio en ambos gradientes y (3) conocer la micromorfología de las sedas sensoriales de las antenas, los tarsos y del ovipositor de las hembras. Se encontró un efecto significativo del tratamiento (bloqueo de los órganos sensoriales) y de la fecha (del periodo de oviposición) pero no de la interacción sobre el tamaño de las partículas edáficas seleccionadas para la oviposición. Las hembras del control (sin órganos sensoriales bloqueados) eligieron partículas grandes, de entre 0.03 y 0.5 mm ($0.294 \pm \text{e.e. } 0.033$ mm), mientras que las hembras con el ovipositor bloqueado eligieron partículas pequeñas, de entre 0.006 y 0.1 mm de diámetro (0.163 ± 0.040 mm). La selección de sitios de oviposición, en función de la textura edáfica, que realizaron las hembras con los tarsos bloqueados y las antenas bloqueadas no varió significativamente en relación a la selección que hicieron las hembras del control. Se encontró que al inicio del periodo de oviposición (agosto y septiembre) las hembras seleccionaron partículas grandes (0.213 ± 0.129 mm); durante la primera mitad de septiembre y la segunda mitad de noviembre las hembras seleccionaron partículas medianas (0.145 ± 0.131 mm); en octubre y la primera quincena de noviembre y de diciembre, las hembras seleccionaron partículas pequeñas (0.107 ± 0.115 mm) y finalmente, la selección de tamaño que las hembras realizaron durante la última quincena del periodo no difirió de la que realizaron al inicio de la temporada (0.177 ± 0.105 mm).

También se encontró un efecto significativo del tratamiento y de la interacción fecha \times tratamiento pero no de la fecha sobre el porcentaje de humedad edáfica seleccionado para ovipositar. Las hembras del control y las de los tarsos bloqueados depositaron sus ootecas en suelos cuya humedad varió entre 0 y 40%. Las hembras con las antenas bloqueadas depositaron sus ootecas en suelos con humedad entre 70 y 100%; mientras que las del ovipositor bloqueado las depositaron en suelos con humedad entre 70 y 90%.

Las microfotografías de las antenas sugieren que no existen diferencias anatómicas entre los receptores cónicos de humedad de las antenas del macho y de la hembra; no obstante, estas últimas poseen receptores campaniformes huecos posiblemente relacionados con la captación de salinidad. Las microfotografías de los tarsos evidenciaron que los machos poseen

una mayor cantidad de sedas mecanorreceptoras con forma de pelo y terminadas en punta en comparación con las hembras. Éstas últimas poseen además otro tipo de sedas en los tarsos, las cuales terminan en punta roma, no fue evidente su articulación y posiblemente, su función sea permitir que la hembra se adhiera mejor a la vegetación. Las microfotografías del ovipositor evidenciaron tres tipos de sedas sensoriales diferentes: (1) sedas tricoides largas y delgadas, posiblemente relacionadas con la captación de estímulos mecánicos; (2) sedas campaniformes, similares a las antenas, relacionadas con la captación de humedad del sustrato; y (3) sedas quimiorreceptoras de contacto con forma de domo, posiblemente relacionadas con la captación de acidez del suelo. Existe dimorfismo sexual en las antenas de la especie, seguramente como producto de la evolución de los sexos en nichos funcionales distintos. En los machos la papila olfatoria (conformada por sensilas placoideas) ocupa una posición apical y es más grande en relación a la que poseen las hembras. Se propone que los órganos sensoriales de *S. purpurascens* no poseen el mismo valor de importancia al elegir el sitio de oviposición. Las antenas no son usadas para elegir un sitio en función de su textura y por su parte, los tarsos carecen de importancia al elegir un sitio en función de la humedad. El ovipositor es un órgano sensorial complejo, posee la capacidad de detectar la textura y la humedad al mismo tiempo y además, trabaja complementariamente con las antenas para evaluar la humedad del sustrato.

I. INTRODUCCIÓN

1.1. Importancia de la selección del sitio de oviposición

Para la comprensión del ciclo de vida de los insectos que regulan la dinámica de la comunidad y el funcionamiento ecosistémico, los estudios sobre la selección del hábitat para la oviposición son importantes (Odum, 1972; Krebs, 1985) y cobran mayor relevancia en los agroecosistemas; donde los insectos se convierten en plaga y afectan negativamente los cultivos reduciendo la productividad agrícola y la calidad de los alimentos (Méndez-Tolentino, 1992).

La oviposición es el proceso con el cual las hembras cumplen una de las partes más importantes de su ciclo reproductivo; pues permite la permanencia de su descendencia, en estado de latencia, cuando las condiciones ambientales del entorno son hostiles para los adultos (Ando y Yamashiro, 1993; Ayasse y Paxton, 2002) y la autopropagación de la especie (Brusca y Brusca, 1990). La selección del sitio de oviposición es importante en la vida de los ortópteros ya que mediante este proceso se elegirán las características bióticas, físicas y químicas del hábitat que determinarán el éxito de la eclosión, la sobrevivencia de los huevos y de los primeros estadios ninfales (Monk, 1985; Cherrill, 2002). La selección del hábitat para la oviposición posee una mayor importancia para aquellas especies de chapulines que habitan en localidades cuyo ambiente varía estacionalmente o posee estocasticidad ambiental, ya que las condiciones climáticas para la sobrevivencia de los adultos pueden variar aleatoriamente y serán un factor condicionante para acelerar la elección de pareja, el apareamiento y la oviposición (Chapman, 1976; Uvarov, 1977; Pitt, 1999; Cueva del Castillo y Núñez-Farfán, 2002).

El chapulín senegalés *Oedaleus senegalensis* garantiza la sobrevivencia de sus huevos al dejarlos en suelos cubiertos de vegetación donde éstos puedan eclosionar y, posteriormente, donde las ninfas puedan refugiarse de los depredadores (Colvin, 1996). En ambientes desérticos algunas especies de langostas, como *Schistocerca gregaria*, *S. migratoria* y el chapulín *Melanoplus sanguinipes* suelen ovipositar en ambientes sombreados que permiten a sus huevos soportar la desecación severa y también les

PAGINACION DISCONTINUA

permite tolerar las variaciones extremas de temperatura del suelo (Chapman, 1976; Uvarov, 1977; Hilbert *et al.*, 1985; Sánchez y Onsager, 1988).

1.2. Factores que intervienen en la selección del sitio de oviposición

Los principales factores que intervienen en la selección del sitio de oviposición son: la disponibilidad de recursos, las interacciones competitivas, el parasitismo y la depredación, que caracterizan a cada hábitat (Hewitt, 1985; Brown, 1990; Dysart, 1995; Baker *et al.*, 1996; Islam *et al.*, 1996; Holt y Colvin, 1997; Songa y Holliday, 1997; Shah *et al.*, 1998; Pitt, 1999). Por su parte, la condición fisiológica de la hembra relacionada con su emergencia, su edad al momento de la cópula y la edad a la que oviposita también son factores condicionantes para la selección del sitio de oviposición (Mangel y Heimpel, 1998; Cherrill, 2002).

1.2.1. Las interacciones. La competencia intra e interespecífica constituyen factores que regulan la selección y el uso de un hábitat para la oviposición (Brown, 1990; Begon *et al.*, 1996). Para el chapulín mexicano *Sphenarium purpurascens* Charpentier (Orthoptera: Pyrgomorphidae), cuando el sustrato para la oviposición es limitado y la densidad de las hembras ovipositantes es alta, se puede favorecer la competencia por interferencia en el uso del recurso y también, se observan agresiones directas entre las hembras (Castellanos-Vargas, 2001).

Por su parte, la acción parasitaria y patógena de varias especies también es un factor determinante en la selección del hábitat para los huevos de los chapulines. Por ejemplo, varias especies de la familia Acrididae eligen sus sitios de oviposición preferentemente en ambientes secos ya que en suelos saturados con agua se puede favorecer el ataque de nemátodos y bacterias (Stock y Camino, 1992). Para el chapulín *Orchelimum fidicinium* se ha demostrado que la acción entomopatógena causada por hongos también es un factor determinante en la selección del sitio de oviposición, pues para evitar el ataque de hongos en sus ootecas, la hembra elige sitios secos y soleados (Stiling y Strong, 1982). De manera consistente, en varias especies de chapulines paquistanies se ha demostrado que las hembras poseen preferencias muy similares en la selección del sitio de oviposición, por lo que las ootecas tienden a estar agregadas en el hábitat y ello es un factor que facilita la actividad de los parásitos y los depredadores sobre los huevos, reduciendo la eclosión ninfal (Rees, 1985; Mahmood y Qazi, 1989).

Del mismo modo, la acción de los parasitoides juega un papel importante en la selección del hábitat. Por ejemplo, en varias especies de acridíidos, la selección de un ambiente hipogeo a más de 4 cm de profundidad evita el ataque de los himenópteros parasitoides de la familia Scelionidae (Siddiqui *et al.*, 1983; Dysart, 1995).

Por otro lado, la depredación también es una interacción que puede regular las preferencias de selección de hábitat para los huevos; tal es el caso del tetigónido hindú *Conocephalus longipennis* que deposita sus huevos en la parte más profunda de los tallos del arroz ello dificulta su localización por parte del coleóptero depredador *Scirpophaga incertulas* (Islam *et al.*, 1996). Del mismo modo, en varias especies de chapulines, las hembras seleccionan sus sitios de oviposición en ambientes de difícil acceso y localización para los dípteros que depredan sus huevos (Dysart, 1991).

1.2.2. La condición fisiológica de la hembra. Recientemente se ha demostrado que en chapulines univoltinos que habitan en localidades estacionales, la edad materna es el principal factor fisiológico que determina la selección de un hábitat para los huevos (Cherrill, 2002). En el caso del chapulín *Chorthippus brunneus* las hembras senescentes y que emergen tardíamente, reducen significativamente su selectividad, de modo que éstas suelen dejar sus ootecas en cualquier sitio. Asimismo, se reduce el tamaño de sus puestas (de 32.5 a 28.3 huevos) y también el tamaño corporal de su descendencia (de 1.50 a 1.03 cm de longitud del fémur III) (Cherrill, 2002).

1.2.3. Los factores edáficos. Para el caso de algunas especies de chapulines y langostas que depositan sus huevos en el suelo, se ha sugerido que las principales características edáficas que determinan la utilización de un sitio para la oviposición son el color, la porosidad, la textura, la pedregosidad, la estructura, la compactación, la humedad, el pH, la salinidad, la temperatura y el contenido de materia orgánica (Salt, 1949, 1952; Popov, 1958; Woodrow, 1965b; Norris, 1970; Bhatnagar y Pfadt, 1973; Uvarov, 1977; Chapman y Joern, 1990; Castellanos-Vargas, 2001), según se explica a continuación:

(1) *El color.* El color del suelo es una característica que involucra la protección de los huevos desde dos perspectivas distintas; cuando los huevos carecen de defensas químicas son más vulnerables a la depredación y poseen coloraciones crípticas en relación al suelo y con ellas dificultan su localización para los depredadores, entre los

que se encuentran principalmente algunos coleópteros y aves paseriformes (Woodrow, 1965b; Islam *et al.*, 1996; Ayasse y Paxton, 2002; Blum y Hilker, 2002; Janz, 2002). Por otro lado, cuando los huevos poseen sustancias tóxicas también poseen coloración aposemática con la cual se hacen evidentes en el medio y dan aviso de su peligrosidad ante sus depredadores potenciales. En este último caso el sitio de oviposición puede ser un sustrato con coloración contrastante (Blum y Hilker, 2002; Janz, 2002).

(2) *La porosidad*. Es una característica edáfica que facilita la penetración del ovipositor cuando el suelo posee un nivel superior al 12% de espacio ocupado por poros llenos de aire (Uvarov, 1977); y también es una característica que favorece la oxigenación y la respiración de los huevos y los embriones (Eisenbeis y Wichard, 1985).

(3) *La textura*. Un balance adecuado de arenas, limos y arcillas favorece la formación adecuada de las paredes de las ootecas (Pickford, 1966, 1972). Uvarov (1977) encontró que los suelos en donde algunos 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. En ambientes áridos, algunos chapulines como *Taeniopoda eques*, *Sphingonotus carinatus* y *Aiolopus thalassinus* 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). Por su parte, Parker (1930) y Rivera-García (1989) 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; esto es, al máximo valor de contenido de agua que puede retener una muestra de suelo a una presión de 33 kPa (Porta *et al.*, 1994); y probablemente, los huevos morirían por ataque de hongos o bacterias en este ambiente reductivo y anóxico.

(4) *La pedregosidad*. Es una característica edáfica estrechamente relacionada con la textura y la porosidad, en ella se considera la cantidad, el tamaño, la clase y la forma de las rocas de los suelos; de tal forma que es un factor determinante del drenaje del suelo

(Porta *et al.*, 1994) y puede 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 (Rivera-García, 1989).

(5) *La estructura.* Es una propiedad edáfica relacionada directamente con los agregados del suelo y se encarga de brindar protección mecánica a los huevos una vez que son depositados en el sustrato (Uvarov, 1977).

(6) *La compactación.* Es una propiedad que se interpreta como la resistencia que opone el suelo a ser penetrado por la hembra (Uvarov, 1928). Por ello las hembras regularmente seleccionan sitios con suelos en donde sus ovipositores pueden penetrar con facilidad, posean espacio poroso del 12%, predominancia textural de arenas finas y limos gruesos (Uvarov, 1977).

(7) *La humedad.* Es un factor que permitirá la hidratación de los huevos, lo cual determina la eclosión (Iheagwam, 1983, 1985; Ando y Yamashiro, 1993). Por ejemplo, las hembras grávidas del chapulín marroquí *Doclostaurus maroccanus* ovipositan en suelos con 10% de humedad en tanto que las hembras de *S. gregaria*, *L. migratoria* y *Oedipodia* sp. prefieren ovipositar en suelos con sólo el 5% (Uvarov, 1977). De manera semejante, los sitios de oviposición del chapulín *Paulinia acuminata* tienen niveles de 41% de humedad (Vieira y Adis, 2000).

(8) *El pH.* Se ha propuesto que la selección de sustratos moderadamente ácidos para la oviposición puede cumplir una función antibiótica, pues atenúa el ataque de bacterias y hongos (Agarwal y Krishnananda, 1976); y posiblemente reduce las probabilidades de un ataque por nemátodos, pues estos organismos son muy sensibles a las variaciones de acidez en los sustratos (Stock y Camino, 1992; F. Franco, com. pers.).

(9) *La salinidad.* Puede ser un factor capaz de poner en estrés hídrico a los huevos y provocarles un desbalance osmótico manifestándose como la pérdida de agua hacia el suelo, lo que produciría la desecación y la muerte de los embriones (Salt, 1949, 1952; Woodrow, 1965b). Las hembras de *Nomadacris septemfasciata* y *L. migratoria migratoroides* reconocen niveles de 15% de humedad, pH 6 y 2.5 mmhos/cm de salinidad en el suelo (Hafez e Ibrahim, 1965c; Woodrow, 1965b; Norris, 1970).

(10) *La temperatura.* La temperatura es uno de los principales factores determinantes para el desarrollo embrionario y la puesta de los huevos de los chapulines (Parker,

1930; Uvarov, 1966; Pickford, 1972; Rodell, 1977). Estudios recientes han sugerido que la temperatura es uno de los factores principales que le indican a la hembra el sitio con las mejores características para la incubación adecuada de sus huevos (Uvarov, 1977; McCaffery y Page, 1982; Chapman y Joern, 1990). Se ha propuesto que la temperatura que alcanzan los suelos (aproximadamente 45°C al medio día en el verano del hemisferio norte) tiene un efecto benigno sobre el desempeño de los embriones, razón por la cual puede estar ligada con la selección del sitio de oviposición (Hilbert *et al.*, 1985). Uvarov (1966) encontró un decremento de 45% en la viabilidad de los huevos de *L. migratoria* sometidos a -20°C mientras que aquellos sometidos a -30°C, y que además no estaban en diapausa, alcanzaron una mortalidad del 100%. De manera consistente, este mismo autor reportó que *L. migratoria* prefirió ovipositar en sitios localizados bajo la sombra de las plantas, donde la radiación y la temperatura diurna fueron más bajas que en los sitios abiertos. En particular, la temperatura diurna en éstos últimos fue 3°C más alta que a la sombra (Uvarov, 1928, 1966, 1977).

(11) *La materia orgánica.* Se ha propuesto que los procesos biofísicoquímicos que intervienen en la descomposición de la materia orgánica son determinantes para que una hembra grávida emplee sólo una porción de suelo para ovipositar (Castellanos-Vargas, 2001). Posiblemente los huevos, ante los procesos propios de la descomposición, quedan a merced de agentes patógenos como hongos y bacterias que les provocarán la muerte o dificultarán su eclosión (Inglis *et al.*, 1998) y posiblemente, en este tipo de ambientes también se dificulte la captación de oxígeno por parte de los huevos y se produzca su asfixia en un ambiente enriquecido de CO₂ producto de la descomposición. Por ejemplo, se ha demostrado que las hembras de *S. purpurascens* evitan depositar sus huevos en ambientes edáficos con un nivel superior a 16% de materia orgánica ya que generalmente estos suelos también se caracterizan por presentar altos niveles de humedad, predominancia de arcillas en su composición textural, alta compactación y baja porosidad (Castellanos-Vargas, 2001).

1.3. Los órganos sensoriales y la conducta de oviposición de los chapulines

Para un gran número de especies de langostas y chapulines que depositan sus huevos en el suelo se ha sugerido que la selección de sus sitios de oviposición se realiza

mediante los órganos de los sentidos, ubicados en el aparato ovipositor, las antenas y los tarsos de las patas (Uvarov, 1928, 1977).

En los chapulines, al igual que en otros insectos, los órganos de los sentidos están cubiertos por sedas con morfología semejante a la de un pelo, y éstas son estructuras asociadas con células y fibras nerviosas sensibles a los movimientos y a los cambios de presión que modifican la posición de la seda y ésta, a su vez, ejerce presión sobre terminaciones nerviosas, generando la transmisión del estímulo al resto del sistema nervioso (Ross, 1968; Wigglesworth, 1972; Blaney y Simmonds, 1990; Llanderal, 2000).

Se ha demostrado que en los insectos existe una tendencia evolutiva de centralización de órganos sensoriales en la cual, las sedas tienden a estar agrupadas en una misma estructura somática, conformando receptores nerviosos más complejos a los cuales se les clasifica en función del tipo de estímulo que son capaces de captar (Atkins, 1980). De esta manera, en las antenas se agrupan las sensilas relacionadas con la captación de estímulos químicos, entre ellas destacan: *las hidrorreceptoras* (Loftus, 1976; Harbach y Larsen, 1977; Yokohari, 1978; Baur *et al.*, 1998); *las salinorreceptoras* (Woodrow, 1965a; Blaney y Simmonds, 1990); *las pH-receptoras* (Woodrow, 1965a; Blaney y Simmonds, 1990); *las termorreceptoras* (Hodgson, 1973; Loftus, 1976) y *las odorirreceptoras* (Blaney y Simmonds, 1990; Gullan y Cranston, 1994; Guillot, 1995; Mcneely y Singer, 2001).

En el caso de los palpos bucales se ha demostrado la presencia de *hidrorreceptores* y además, sensilas relacionadas con la captación de sabores (Hodgson, 1973; Blaney y Simmonds, 1990; Mcneely y Singer, 2001).

Los ojos compuestos y los ocelos son el resultado de la agrupación de las sensilas omatidias que son más complejas desde un punto de vista estructural, morfológico y funcional, pues son las encargadas de la captación de la luz y de sus cualidades, con lo cual se produce la visión (Essig, 1942; Ross, 1968; Borror *et al.*, 1989; Gullan y Cranston, 1994; Guillot, 1995).

Por otro lado, la captación de estímulos mecánicos, que implican contacto físico, quedan a cargo de sensilas especializadas o *mecanorreceptoras*, que se encuentran distribuidas en todo el cuerpo y generalmente, adquieren forma de pelos o espinas, y cuya estimulación se produce mediante el contacto directo con superficies del medio

(Essig, 1942). En los chapulines, los principales mecanorreceptores son aquellos que le permiten al insecto saber su ubicación, su posición y el espacio físico que ocupa; tal es el caso de los *propioceptores* que generalmente están ubicados internamente en las patas, el tórax y las genas (Atkins, 1980; Borror *et al.*, 1989; Lactin y Johnson, 1998).

El aparato ovipositor de los ortópteros que depositan sus huevos en el suelo, está conformado por dos pares de valvas externas, un par de valvas internas, el canal de salida de los huevos y conforma la última porción abdominal de las hembras (Uvarov, 1928). Este aparato juega un papel muy importante como órgano sensorial del tacto y está especializado en la captación de ciertas cualidades fisicoquímicas de los sustratos, tales como la dureza (compactación), la estructura, la textura del suelo, la salinidad y la humedad (Schwartzkopff, 1973; McIver, 1975; Harbach y Larsen, 1977; Uvarov, 1977; Baur *et al.*, 1998; Castellanos-Vargas, 2001). Las valvas son apéndices no ambulacrales muy esclerosados que están cubiertos con abundantes sensilas, por lo que poseen especial importancia como órganos de excavación y al mismo tiempo tienen una función táctil (Jamieson, 1998). En algunas especies de chapulines, los cercos del abdomen de las hembras, están muy cercanos al ovipositor y también poseen terminaciones nerviosas muy sensibles a variaciones sutiles de la humedad del suelo y posiblemente, intervienen en la selección del sitio de oviposición ya que para depositar los huevos deben enterrar en su totalidad el abdomen y en algunos casos, hasta dos cuartas partes del tórax (Atkins, 1980; Borror *et al.*, 1989; obs. pers.).

Por las razones anteriores el aparato ovipositor (en conjunción con los cercos), puede ser en términos de complejidad funcional, un órgano central en el proceso de selección del sitio de oviposición y posiblemente, asuma una doble función como órgano sensorial; es decir junto con las antenas puede captar y evaluar las cualidades químicas del suelo y por otro lado, posiblemente tiene una labor complementaria con los tarsos de las patas para captar y evaluar las características mecánicas del suelo idóneas del microhábitat para los huevos (Langmaack y Schrader, 1997).

Como ejemplo de lo anterior, se ha demostrado que la selección del sitio de oviposición de la langosta *N. septemfasciata* se realiza mediante las antenas al lograr el reconocimiento de pH neutro y baja salinidad en los suelos de los desiertos donde habita (Woodrow, 1965a). Mientras que la langosta africana *L. migratoria migratorioides*

selecciona su sitio de oviposición mediante el ovipositor en suelos cubiertos con vegetación herbácea y con 30% de humedad (Woodrow, 1965b). En ambos estudios se describe la conducta de las hembras al momento de elegir el microhábitat para sus huevos: en el caso de *N. septemfasciata* se reportó una actividad palpatoria con las antenas sobre la porción de suelo elegido, mientras que en *L. migratoria migratorioides* se describió una actividad palpatoria con el aparato ovipositor sobre el suelo (Woodrow, 1965a, b).

Debido a lo anterior, recientemente se ha sugerido la existencia de distintos tipos de quimiorreceptores en algunas partes del cuerpo de los chapulines, así como en otros grupos de artrópodos (Zacharuk, 1980; Blaney y Simmonds, 1990; Guffey *et al.*, 2000; Sen y Mitchell, 2001), entre éstos destaca la presencia de *quimiorreceptores de contacto*, cuya activación ocurre mediante el contacto directo de las quimiosensilas con la fuente del estímulo (Blaney y Simmonds, 1990; Llanderal, 2000). Del mismo modo, muchos insectos logran mejorar el funcionamiento de estos receptores químicos al tocar y frotar, con las estructuras sensoriales (antenas, palpos, patas y ovipositor) la fuente del estímulo a través de conductas palpatorias. En conclusión, la conducta palpatoria de los chapulines exhibida al momento de elegir un sitio de oviposición en el suelo puede ser originada por dos causas principales: (1) por la presencia de mecanorreceptores que se especializan en la identificación de alguna característica mecánica del sustrato, como su compactación o dureza, o bien (2) por la presencia de quimiorreceptores de contacto especializados en la captación de algún estímulo químico como la humedad, la salinidad o el pH del suelo.

1.4. Selección del sitio de oviposición de *Sphenarium purpurascens*

Para el caso del chapulín mexicano *S. purpurascens* se ha sugerido que la principal característica edáfica en determinar la selección de su sitio de oviposición, en los suelos del Pedregal de San Ángel es el porcentaje de arcilla, ya que se ha demostrado que esta característica tiene el más alto coeficiente de determinación ($r^2 = 0.949$) en la elección del microhábitat para los huevos (Castellanos-Vargas, 2001). La cantidad de arcillas del suelo, está correlacionada con varias características determinantes en la selección del sitio de oviposición, tales como la compactación, la humedad y el contenido de materia orgánica del suelo (Castellanos-Vargas, 2001).

A pesar de estos avances, actualmente se desconoce cuáles son los mecanismos proximales mediante los cuales esta especie reconoce el sitio más adecuado para su oviposición. Castellanos-Vargas (2001) propuso que el sentido del tacto posiblemente tiene un mayor peso en el reconocimiento de las características edáficas que le son favorables a los huevos, dado que momentos antes de la oviposición la hembra despliega una actividad indagatoria en la cual, toca el suelo con los tarsos de sus patas; posteriormente, toca el sustrato con las antenas y el aparato ovipositor y, finalmente realiza en promedio 17 intentos de oviposición previos a depositar la ooteca.

Por las razones anteriores se espera que, si en esta especie algunos de los órganos sensoriales involucrados en la valoración de las características de textura y humedad son bloqueados experimentalmente, las hembras elijan equivocadamente los sitios de oviposición, poniendo en riesgo la sobrevivencia de sus huevos y posiblemente de sus ninfas.

II. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

El objetivo principal de esta investigación fue determinar el papel de los órganos sensoriales, como los tarsos de las patas, las antenas y el ovipositor, en la selección del sitio de oviposición de *Sphenarium purpurascens*.

Los objetivos particulares fueron los siguientes:

1. Determinar la importancia de los tarsos, las antenas y del ovipositor al seleccionar el sitio de oviposición en función de un gradiente de tamaño de partículas del suelo y en función de un gradiente de humedad edáfica.
2. Conocer la micromorfología de los receptores involucrados en la selección del sitio de oviposición, mediante el análisis microscópico de barrido de las antenas, los tarsos y del ovipositor.
3. Determinar la variabilidad temporal de la selectividad de la hembra al momento de elegir el sitio de oviposición en un gradiente de tamaño de partícula de suelo y en un gradiente de humedad edáfica.

Las hipótesis que se plantearon en este trabajo fueron las siguientes:

1. Si los órganos de los sentidos de *S. purpurascens* (tarsos, antenas y ovipositor) son importantes para la selección de su sitio de oviposición entonces, al bloquearlos experimentalmente ovipositará en lugares con características distintas a las de los sitios seleccionados por las hembras sin el bloqueo.
2. Si la aproximación de la estación invernal representa para las hembras un efecto negativo de selección natural entonces, se espera que éstas sean menos selectivas al elegir el sitio en fechas tardías del periodo de oviposición, por lo que depositarán sus ootecas al azar o en una fracción de suelo distinta a la que se selecciona al principio de la temporada.

III. HISTORIA NATURAL DE *SPHENARIUM PURPURASCENS*

3.1. Morfología y distribución geográfica

Sphenarium purpurascens es un chapulín que presenta el fastigio simétricamente dividido por una línea media, posee un cuerpo robusto y fusiforme, el pronoto tiene forma de silla de montar, es convexo, con una quilla longitudinal fina y posee 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, en particular las hembras tienen 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, que tienen forma de tenazas diminutas muy esclerosadas y están cubiertas con abundantes sensilas que funcionan como órganos táctiles y de excavación (Jamieson, 1998). La cabeza es triangular y en las hembras adultas ésta es más grande que en los machos. Asimismo, las antenas de las hembras son más cortas, los ojos son más pequeños y los fémures de las patas son más delgados que en los machos (Serrano-Limón y Ramos-Elorduy, 1989).

Sphenarium purpurascens es una especie tropical exclusivamente americana (Kevan, 1977a) que se distribuye en el centro, sur y occidente de la República Mexicana en 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 y Montoya, 1993; 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 ya que se alimenta de al menos 43 especies de plantas (Cano-Santana, 1987, 1994; Mendoza y Tovar, 1996); y al mismo tiempo es alimento de varias especies de arañas (Cano-Santana, 1994); de aves (M. C. Arizmendi, com. pers.) y de mamíferos (J. C. Chávez-Tovar, com. pers.).

Las ninfas y los adultos son más activos durante el mediodía, cuando hace más calor y su actividad decrece muy temprano y por la tarde (Serrano-Limón y Ramos-

Elorduy, 1989). Se le encuentra sobre las hojas, prácticamente distribuido de manera uniforme sobre varias especies de 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 días muy nublados y fríos este chapulín tiende a descender de la vegetación y a permanecer en las base de las plantas y al incrementar la temperatura asciende por los tallos y se postra en las hojas (obs. pers.).

Mendoza y Tovar (1996) estudiaron la conducta de forrajeo y el uso de la vegetación por parte de este herbívoro en la reserva del Pedregal de San Ángel encontrando que es relativamente generalista aunque muestra preferencia hacia algunas plantas, pues le observaron desplazándose entre varias especies seleccionando su alimento. También, encontraron que este insecto puede emplear la vegetación para otras actividades tales como protección, termorregulación o apareamiento. Las especies más frecuentemente empleadas para estos últimos propósitos son: el nopal *Opuntia tomentosa*, el amole *Manfreda brachystachya* y el zacatón *Muhlenbergia robusta*.

En su conducta de apareamiento se ha registrado una conducta de rechazo de las hembras jóvenes hacia los machos, una conducta de resguardo postcopulatoria por parte de los machos y conductas de desplazamiento agresivo entre los machos por el acceso a las hembras (Cueva del Castillo, 1994; Cueva del Castillo *et al.*, 1999).

Se han descrito cinco patrones conductuales relacionados con la selección del sitio de oviposición de esta especie, entre ellos destaca una actividad palpatoria con los tarsos sobre el suelo, una actividad palpatoria con las antenas sobre el sustrato y también con el ovipositor, movimientos de apertura y cierre de las valvas del ovipositor e intentos de oviposición (Castellanos-Vargas, 2001). Se ha sugerido que el uso de los órganos de los sentidos, principalmente los del tacto, son de especial importancia para una selección adecuada del sitio oviposición (Castellanos-Vargas, 2001).

3.3. Ciclo de vida y oviposición

Sphenarium purpurascens es una especie univoltina, cuyo ciclo de vida dura 252.4 días en promedio en la reserva del Pedregal de San Ángel (Serrano-Limón y Ramos-Elorduy, 1989). Es un insecto paurometábolo que en esta misma localidad presenta cinco estadios de desarrollo; las ninfas eclosionan a fines de mayo y principios de junio en tanto que los adultos aparecen en forma gradual a partir de agosto y todos mueren

hacia finales de diciembre (Márquez, 1968; Cano-Santana y Oyama, 1992). Algunas poblaciones 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 por 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).

El periodo de oviposición de esta especie en la reserva del Pedregal abarca de mediados de agosto a finales de diciembre y las hembras pueden poner hasta dos ootecas con 29 huevos en promedio (Serrano-Limón y Ramos-Elorduy, 1989; Camacho-Castillo, 1999), son depositadas entre 1.5 y 3.0 cm de profundidad en el suelo (Serrano-Limón y Ramos-Elorduy, 1989; Méndez y Montoya, 1993). Las ootecas permanecen en este medio por más de cinco meses (166 días) donde posiblemente soportan cambios de temperatura extremos, así como la deshidratación por sequía (obs. pers.). En la reserva del Pedregal se ha demostrado que las hembras ovipositan preferencialmente en sitios con topografía plana, con un estrato vegetal herbáceo dominado por pastos como *Muhlenbergia robusta* y *Pennisetum clandestinum*, donde además la humedad edáfica suele ser de 20% en promedio, la radiación solar es elevada, el tipo de suelo es migajón arenoso y la cantidad de materia orgánica es significativamente menor en comparación con los ambientes abruptos de la localidad (Camacho-Castillo, 1999; Castellanos-Vargas, 2001).

IV. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1. Sitio de colecta de insectos

La colecta de los ejemplares de *S. purpurascens* se realizó en la reserva del Pedregal de San Ángel, ubicada al SO 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.

La localidad presenta un clima templado subhúmedo con régimen de lluvias de verano, la temperatura media anual es de 16.1°C y la precipitación promedio anual es de 835.2 mm; posee una estacionalidad marcada, con una temporada seca de noviembre a abril y una estación lluviosa, que en forma moderada inicia en mayo y tiene su máximo hacia julio y desciende hacia octubre (César-García, 2002).

El tipo de vegetación que presenta la localidad es un matorral xerófilo, donde se puede observar un estrato herbáceo bien desarrollado, un estrato arbustivo de menor importancia y algunos elementos arbóreos (Cano-Santana, 1994). La topografía es accidentada, no obstante se pueden encontrar zonas con declive poco pronunciado y también sitios completamente planos (Cano-Santana, 1994).

4.2. Experimentos para la selección del sitio de oviposición

Con la finalidad de determinar el papel de los órganos de los sentidos involucrados en la selección del sitio de oviposición, en 2002 se llevó a cabo lo siguiente:

4.2.1. Cultivo y formación de parejas. En julio de 2002 se realizaron colectas semanales de chapulines de cuarto y quinto estadios en la reserva del Pedregal de San Ángel para la conformación de un cultivo. Los ejemplares se llevaron al laboratorio donde se les proporcionó agua, alimento y las condiciones ambientales descritas más adelante.

A partir del momento en el que aparecieron los primeros adultos (agosto de 2002), los chapulines fueron separados por cohorte y agrupados por sexo, con la finalidad de contar con hembras vírgenes y poder controlar el periodo en el que copularon. Al controlar la fecha de la cópula, se pudo garantizar que todas las hembras estuvieran inseminadas y que depositaran sus huevos con una frecuencia quincenal dentro del periodo de oviposición, el cual comprende entre los meses de agosto a diciembre (Castellanos-Vargas, 2001).

Los integrantes de las parejas de chapulines fueron elegidos al azar en las cajas donde estaban agrupados. Las parejas permanecieron juntas por un periodo de quince días durante el cual copularon reiteradamente. Con lo anterior se garantizó que la hembra estuviera inseminada y que los huevos alcanzaran un estadio de desarrollo adecuado, pues aproximadamente tardan dos semanas en crecer (Castellanos-Vargas, 2001). Posteriormente, a la hembra se le aplicó sólo uno de los tratamientos experimentales descritos más adelante. La formación de parejas y el tiempo de unión, se repitieron quincenalmente hasta cubrir en su totalidad el periodo de oviposición de la especie.

4.2.2. Tratamientos. Un día antes de comenzar cada observación quincenal, a las hembras de cada pareja se les aplicó sólo uno de los siguientes tratamientos a fin de montar los diseños experimentales descritos más adelante. De manera consistente, la asignación de cada una de las hembras a los diferentes tratamientos también se realizó al azar. Los tratamientos fueron los siguientes:

(a) Con antenas bloqueadas. A las hembras se les bloquearon las antenas aplicándoles parafina líquida.

(b) Con patas bloqueadas. A otras hembras se les aplicó la parafina líquida en la porción proximal y distal de los tarsos de las seis patas.

(c) Con ovipositor bloqueado. A otras hembras se les aplicó parafina líquida sobre las valvas del ovipositor y los cercos, procurando evitar el bloqueo del canal de salida de los huevos.

(d) Control. Estuvo conformado por hembras a las cuales no se les bloqueó ninguno de los órganos de los sentidos.

Los detalles de la técnica del bloqueo con parafina se describen ampliamente en Sáringer (1976) y Jamieson (1998).

4.2.3. Experimentos. En el periodo de oviposición de 2002 se realizaron dos experimentos, uno para determinar el efecto de los tratamientos y la fecha del periodo de oviposición sobre la selección del sitio en suelos con partículas de distinto tamaño y otro para evaluar ambos efectos sobre la selección del sitio de oviposición en suelos con diferentes niveles de humedad.

(a) Efecto de la textura. A fin de conocer el efecto de los órganos bloqueados y la fecha del período de oviposición sobre la selección de sitios con diferente textura del suelo, se usaron nueve diferentes categorías de tamaños de partículas edáficas. Para ello, se tamizaron varias muestras de suelo de la reserva del Pedregal usando los siguientes diámetros de malla: 2.0, 0.5, 0.2, 0.1, 0.07, 0.03, 0.006, y 0.004 mm. En una caja de plástico de 25.5 × 11.5 × 11.5 cm se ajustaron nueve divisiones del mismo tamaño con barreras de plástico de 2.5 mm de ancho y cada división fue llenada con 5 cm de cada fracción de suelo separada mediante el tamizado. Cada fracción del suelo fue etiquetada en función de sus marcas medias de clase que fueron calculadas como el promedio de dos diámetros de malla consecutivos, y para el caso de las fracciones de 2.0 mm de diámetro, todas las partículas con tamaños superiores a 3.0 mm fueron extraídas manualmente. En la caja se puso solamente una hembra grávida correspondiente a un sólo tratamiento. Cada tratamiento contó con 12 repeticiones con las mismas condiciones explicadas del diseño, y cada 15 días se repitió el ensayo. Quincenalmente se registraron las fracciones de suelo usadas por cada hembra para la oviposición. Si una hembra ovipositaba más de una vez, entonces se registraba el promedio de las marcas medias de clase de los intervalos de tamaño de las partículas correspondientes a cada ooteca depositada.

(b) Efecto de la humedad del suelo. Para conocer el efecto del bloqueo de los órganos sensoriales y la fecha del período de oviposición sobre la selección de sitios de oviposición con diferente humedad, se usaron 11 valores de humedad edáfica (de 0 a 100% con incrementos de humedad de 10%). Para ello, en una caja de plástico de 25.5 × 11.5 × 11.5 cm se colocaron 5 cm de suelo sin tamizar. El suelo se tomó de un sitio plano de la reserva del Pedregal y, en un trabajo previo, se determinó que su composición textural en promedio fue de 55% arena, 26% limo y 19% arcilla (Castellanos-Vargas, 2001). En la caja se ajustaron 11 divisiones del mismo tamaño, con barreras de plástico de 2.5 mm de ancho y a cada una de las divisiones, se le agregó diferente cantidad de agua con el fin de obtener la humedad deseada mediante un higrómetro edáfico (Lincoln mod. 68596). En la caja se colocó una hembra grávida sometida a un sólo tratamiento. Cada tratamiento contó con 12 repeticiones y cada 15 días se repitió el ensayo. Al final de cada ensayo se registraba la humedad

seleccionada para la oviposición anotando el valor correspondiente por cada ooteca depositada. Si una hembra ovipositaba más de una vez, entonces se registraba el promedio de los valores de humedad edáfica usados por cada ooteca depositada.

4.2.4. *Condiciones del cultivo y de los experimentos.* Los experimentos tuvieron una duración de cuatro meses y medio (de mediados de agosto a diciembre). A los organismos se les revisó el estado del bloqueo de parafina cada tres días y en caso de haberse desprendido, se volvía a aplicar. Todas las cajas (tanto del cultivo, como las utilizadas en los experimentos) fueron mantenidas a una temperatura de 19°C, a una humedad relativa de 16% y un fotoperiodo luz:oscuridad de 13:11 h. A los chapulines se les proporcionó agua *ad libitum* y alimento conformado por 10 g de follaje fresco de al menos siete de las siguientes especies, de acuerdo a su disponibilidad en campo: *Manfreda brachystachya*, *Eupatorium petiolare*, *Stevia ovata*, *Verbesina virgata*, *Wigandia urens*, *Salvia mexicana*, *Buddleia cordata*, *Dahlia coccinea*, *Senecio praecox*, *Dioscorea galeottiana* y *Mirabilis jalapa*, las cuales componen parte de la dieta de este insecto, según lo reportaron Mendoza y Tovar (1996). El agua y el alimento se les cambió cada dos días y eran depositados en uno de los extremos de las cajas a fin de que no obstruyeran el acceso a las porciones de suelo que se le ofrecieron a las hembras. En el experimento del efecto del tamaño de las partículas edáficas, la humedad de los sustratos se mantuvo en 20%, mientras que para el caso del experimento de la humedad, a cada una de las fracciones se le revisó el nivel de este parámetro diariamente a las 8:00, a las 12:00 y a las 19:00 h. En caso de que alguna hembra muriera durante los ensayos quincenales no se le substituyó.

4.2.5. *Análisis estadístico.* En el caso del experimento de tamaños de partículas, las marcas medias de clase fueron normalizadas aplicando una corrección logarítmica (Zar, 1999); posteriormente se realizó un ANdeVA de dos vías para evaluar el efecto de la fecha (del periodo de oviposición) y del tratamiento (bloqueo) sobre el tamaño de partícula utilizada por las hembras para ovipositar. Por su parte, en el experimento de la humedad edáfica, los resultados se transformaron como $\arcsen\sqrt{x}$ dado que los porcentajes no se distribuyen de manera normal (Zar, 1999); y se aplicó un ANdeVA de dos vías para determinar el efecto de la fecha y del tratamiento sobre el porcentaje de humedad edáfica utilizado por las hembras para ovipositar.

En caso de que la interacción fuera o no significativa, se aplicó una prueba de Tukey o una prueba de Duncan, respectivamente para determinar las diferencias entre las celdas (Zar, 1999).

Para ambos experimentos se aplicaron pruebas de χ^2 , a fin de evaluar la frecuencia con que las ootecas fueron depositadas en cada fracción de suelo. En todos los casos, las frecuencias esperadas fueron calculadas mediante tablas de contingencia de 9 (tamaños de partículas) u 11 (niveles de humedad) \times 4 (tratamientos) en cada experimento.

4.3. Análisis microscópico

Con el fin de conocer los receptores involucrados en la selección del sitio de oviposición, se hizo un análisis comparativo de la morfología externa de las antenas y de los tarsos de las patas entre machos y hembras, así como el análisis de la morfología externa del ovipositor y de los cercos de las hembras. Para ello, se eligió un ejemplar por sexo considerando que tuvieran un tamaño similar (aproximadamente 3.0 cm de longitud corporal cada uno) y que no presentaran alteraciones morfológicas en las estructuras a ser observadas.

Los ejemplares se sacrificaron aplicándoles una técnica de fijación química con glutaraldehído-3 P al 80%, se disectaron los órganos de interés y las muestras fueron deshidratadas con cambios graduales de alcoholes con concentraciones ascendentes del 85 al 100%. Posteriormente, las muestras fueron secadas a punto crítico en una desecadora de CO₂ (Emitech mod. K450).

A fin de que las muestras pudieran ser conductoras de electrones, éstas fueron colocadas en una evaporadora de metales (Emitech mod. K550), donde se les recubrió con vapores áuricos por 10 min. Una vez recubiertas se observaron en un microscopio electrónico de alto vacío (Hitachi mod. S-2460N), donde se tomaron microfotografías de las estructuras encontradas en películas a blanco y negro.

V. RESULTADOS

5.1. Selección del sitio de oviposición en función de las partículas edáficas

Se encontró un efecto significativo del tratamiento ($F_{3, 451} = 5.06$, $P = 0.0018$) y de la fecha de oviposición ($F_{8, 24} = 3.75$, $P = 0.0056$) sobre el tamaño de partícula seleccionado, pero no de la interacción ($F_{24, 451} = 0.77$, $P = 0.776$). Las hembras con el ovipositor bloqueado seleccionaron un tamaño de partícula significativamente pequeño en comparación con las hembras del control y con las hembras de las antenas y los tarsos bloqueados (prueba de Duncan; Cuadro 5.1, Fig. 5.1). No se encontraron diferencias significativas entre el tamaño de partícula seleccionado por las hembras del control y el seleccionado por las hembras con las antenas y los tarsos bloqueados (prueba de Duncan; Cuadro 5.1, Fig. 5.1).

A lo largo del periodo de oviposición, la mayor variación al elegir un sitio se registró en las hembras con el ovipositor bloqueado. Al inicio del periodo (agosto y septiembre), seleccionaron partículas grandes ($0.341 \pm e.e. 0.095$ mm y 0.144 ± 0.097 mm, respectivamente), y hacia el final (noviembre y diciembre), seleccionaron partículas pequeñas (0.046 ± 0.011 mm y 0.106 ± 0.010 mm, respectivamente) (prueba de Duncan; Fig. 5.1).

Por su parte, la fecha de oviposición afectó la selección del tamaño de partícula de la siguiente manera: en la segunda mitad de agosto y septiembre, las hembras seleccionaron partículas grandes (0.213 ± 0.129 mm); durante la primera mitad de septiembre y la segunda mitad de noviembre, seleccionaron partículas medianas (0.145 ± 0.131 mm); en octubre y la primera quincena de noviembre y diciembre, seleccionaron partículas pequeñas (0.107 ± 0.115 mm) y la selección del final de diciembre, no difirió de la del inicio de la temporada (0.177 ± 0.105 mm) (prueba de Duncan; Fig. 5.2).

Finalmente, se encontró que la frecuencia con que se seleccionó el tamaño de las partículas edáficas fue dependiente del tratamiento aplicado a los órganos sensoriales ($\chi^2 = 134.96$, $g.l. = 24$, $P < 0.0001$; Fig. 5.3). Las hembras del control y con las antenas bloqueadas seleccionaron con mayor frecuencia partículas de 0.15 y 0.35 mm, mientras que las hembras con los tarsos bloqueados y el ovipositor bloqueado seleccionaron con mayor frecuencia partículas de 0.08 y 0.018 mm respectivamente.

Cuadro 5.1. Variación del tamaño de las partículas edáficas seleccionadas por las hembras de *S. purpurascens* para su oviposición, en condiciones de laboratorio y con cuatro tratamientos experimentales. Las letras diferentes en la columna denotan diferencias significativas entre tratamientos. (Prueba de Duncan con $P < 0.05$).

Tratamientos	Tamaño de partícula edáfica en mm		N
	Promedio \pm e.e.	Intervalo mínimo — máximo	
Control	0.294 \pm 0.033 ^a	0.018 — 1.25	125
Tarsos bloqueados	0.228 \pm 0.036 ^a	0.05 — 1.25	120
Antenas bloqueadas	0.351 \pm 0.036 ^a	0.005 — 2.50	122
Ovipositor bloqueado	0.163 \pm 0.040 ^b	0.002 — 2.50	120

TRATAMIENTO
FALLA DE ORIGEN

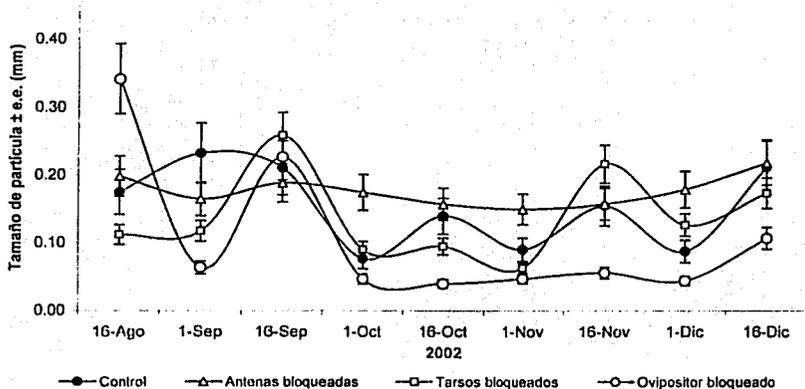


Figura 5.1. Variación temporal del tamaño de las partículas edáficas (mm \pm e.e.) seleccionadas para ovipositar por las hembras de *S. purpurascens*. La fecha mostrada es la inicial en cada ensayo quincenal. La selección de tamaño realizada por las hembras con el ovipositor bloqueado fue la que presentó una variación significativamente mayor en relación al lote control a lo largo de todo el periodo de oviposición (Prueba de Duncan; $P < 0.05$).

TRABAJA CON
FALLA DE ORIGEN

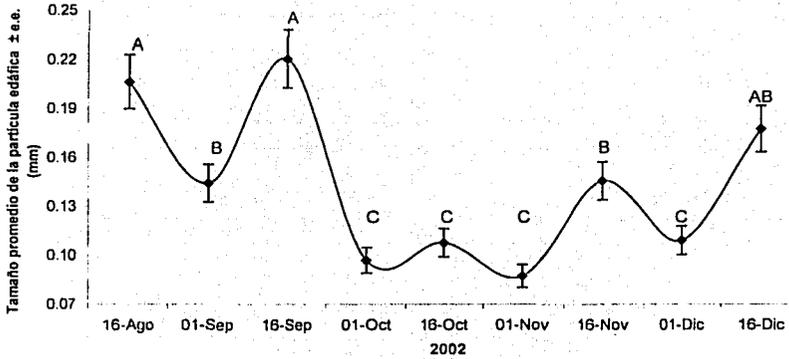


Figura 5.2. Variación temporal del tamaño promedio de las partículas edáficas (mm \pm e.e.) seleccionadas por las hembras de *S. purpurascens* de todos los tratamientos experimentales. Se presentan los datos de los cuatro tratamientos experimentales agrupados en promedios quincenales. La fecha mostrada es la inicial en cada ensayo. Letras diferentes denotan diferencias significativas (Prueba de Duncan; $P < 0.05$).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

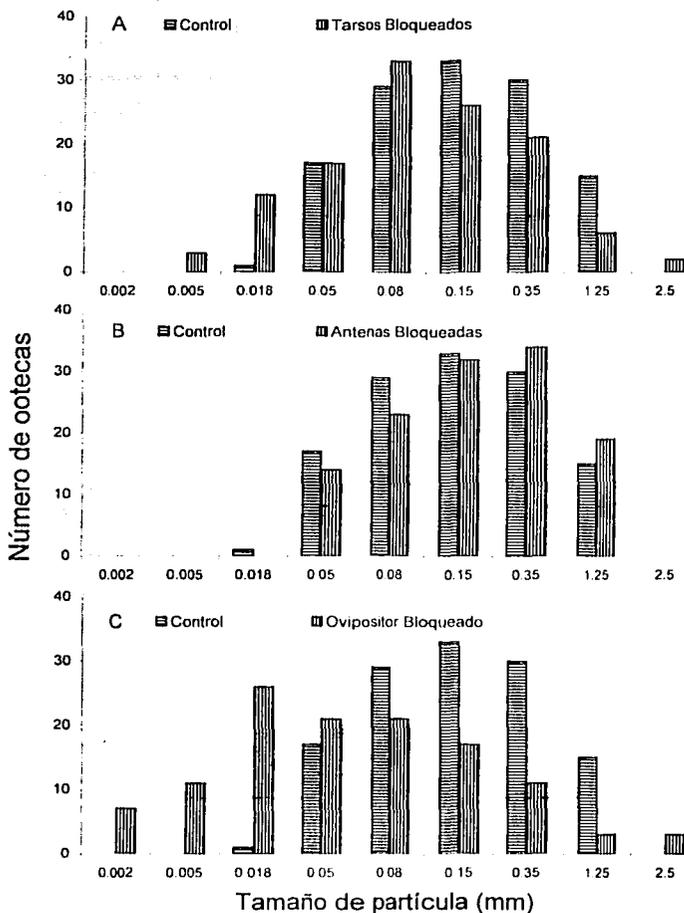
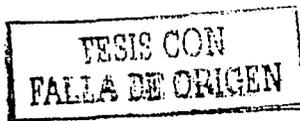


Figura 5.3. Número de ootecas depositadas por las hembras de *S. purpurascens* en distintos tamaños de partículas edáficas, bajo condiciones de laboratorio y con tres tratamientos: A= con los tarsos de las patas bloqueados, B= con las antenas bloqueadas y C= con el ovipositor bloqueado. En la gráfica se indican las marcas medias de los intervalos de tamaño de las partículas edáficas. Las frecuencias de selección de los tamaños de las partículas fueron dependientes del tratamiento aplicado ($\chi^2 = 134.96$, $g.l. = 24$, $P < 0.0001$). Las hembras con el ovipositor bloqueado eligieron con mayor frecuencia las partículas de 0.018 mm, mientras que las hembras con los tarsos bloqueados eligieron partículas de 0.08 mm. La frecuencia de selección de tamaños no difirió entre las hembras del control y las con las antenas bloqueadas.



5.2. Selección del sitio de oviposición en función de la humedad edáfica

Se encontró un efecto significativo del tratamiento ($F_{3, 24} = 238.64$, $P < 0.001$) y de la interacción fecha \times tratamiento ($F_{24, 484} = 2.47$, $P = 0.0002$) pero no de la fecha de oviposición ($F_{8, 24} = 0.29$, $P = 0.959$) sobre el porcentaje de humedad edáfica seleccionada. Las hembras con las antenas y el ovipositor bloqueado seleccionaron suelos con humedad significativamente más alta que las hembras del lote control y las hembras con los tarsos bloqueados (prueba de Tukey para muestras con distinto tamaño; Cuadro 5.2, Figs. 5.4). También se encontró que en cinco fechas del periodo de oviposición, las hembras con las antenas bloqueadas seleccionaron porcentajes de humedad edáfica significativamente superiores a los valores que seleccionaron las hembras con el ovipositor bloqueado (prueba de Tukey para muestras con distinto tamaño; Fig. 5.4). En todo el periodo de oviposición, las hembras con los tarsos bloqueados eligieron un porcentaje de humedad edáfica que no difirió significativamente de los valores de humedad que seleccionaron las hembras del lote control (prueba de Tukey para muestras con distinto tamaño; Cuadro 5.2, Fig. 5.4).

Finalmente, se encontró que la frecuencia con que se seleccionó la humedad edáfica fue dependiente del tratamiento aplicado a los órganos sensoriales ($\chi^2 = 514.65$, $g.l. = 30$, $P < 0.0001$; Fig. 5.5). Las hembras del control y las de los tarsos bloqueados eligieron con mayor frecuencia el valor de 0%, mientras que las hembras con las antenas y el ovipositor bloqueado eligieron con mayor frecuencia el de 100% (Fig. 5.5).

Cuadro 5.2. Variación del porcentaje de humedad edáfica seleccionada por las hembras de *S. purpurascens* para su oviposición, en condiciones de laboratorio y con cuatro tratamientos experimentales. Las letras diferentes en la columna denotan diferencias significativas entre tratamientos. (Prueba de Tukey con $P < 0.05$)

Tratamientos	Porcentaje de humedad edáfica		N
	Promedio \pm e.e.	Intervalo mínimo — máximo	
Antenas bloqueadas	82.1 \pm 1.3 ^a	30 — 100	132
Ovipositor bloqueado	72.5 \pm 1.7 ^b	30 — 100	128
Tarsos bloqueados	14.9 \pm 1.1 ^c	0 — 50	128
Control	12.1 \pm 1.0 ^c	0 — 40	132



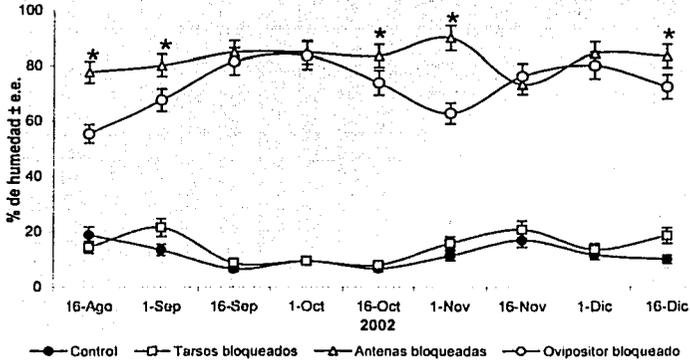


Figura 5.4. Variación temporal de la humedad edáfica (% \pm e.e.) seleccionada por las hembras de *S. purpurascens* para ovipositar. La fecha mostrada es la inicial en cada ensayo quincenal. Los asteriscos indican las fechas del periodo de oviposición en las que la humedad edáfica seleccionada por las hembras con el ovipositor bloqueado fue significativamente inferior a la seleccionada por las hembras con las antenas bloqueadas (Prueba de Tukey para muestras con distinto tamaño; $P < 0.05$). La humedad seleccionada por las hembras con los tarsos bloqueados no difirió de la seleccionada por las hembras del lote control (Prueba de Tukey para muestras con distinto tamaño; $P < 0.05$).

CON
FALLA DE ORIGEN

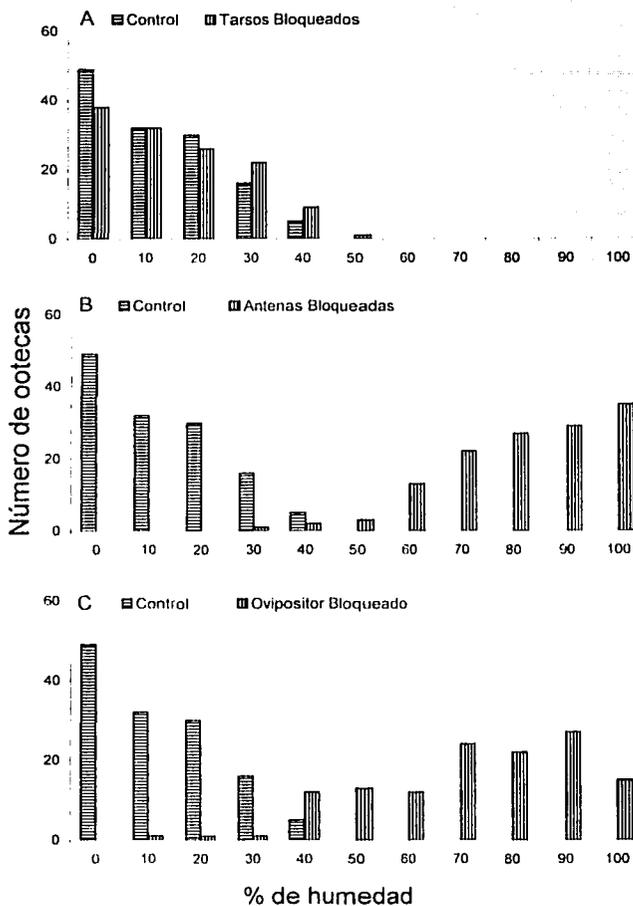


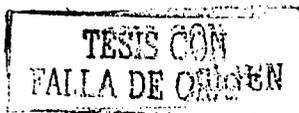
Figura 5.5. Número de ootecas depositadas por las hembras de *S. purpurascens* en suelo con distintos niveles de humedad, bajo condiciones de laboratorio y con tres tratamientos: A= con los tarsos de las patas bloqueados, B= con las antenas bloqueadas y C= con el ovipositor bloqueado. La frecuencia de selección del % de humedad edáfica fue dependiente del tratamiento aplicado ($\chi^2 = 514.65$, $g.l. = 30$, $P < 0.0001$). Las hembras del control y las de los tarsos bloqueados eligieron con mayor frecuencia el valor de 0%, mientras que las hembras con las antenas y el ovipositor bloqueado eligieron con mayor frecuencia el valor de 100% y 90% respectivamente.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

5.3. Micromorfología de los órganos sensoriales

5.3.1. *Tarsos*. Las microfotografías de los tarsos de las patas indican diferencias anatómicas entre los sexos. Los tarsos de los machos presentan una mayor cantidad de sedas mecanorreceptoras en comparación con los tarsos de las hembras (Fig. 5.6). Además, en los machos estos mecanorreceptores poseen terminaciones en punta, tienen una longitud de entre 5 y 100 μm y están articulados (Fig. 5.7). Por su parte, en las hembras se encontraron dos tipos de mecanorreceptores, unos de apariencia muy rígida y dura, semejantes a los observados en los machos, pero a diferencia de aquellos el extremo distal de éstos es en punta roma y no presentan articulación (Fig. 5.8A). El otro tipo de mecanorreceptor tiene la morfología de una seda y sólo fue posible observarlo a 1500 \times aumentos, su morfología externa sugiere que es un receptor de consistencia muy frágil y delicada, presenta estrías a todo lo largo y éstas son más acentuadas hacia la zona de la base, donde se articula con el resto de la extremidad (Figs. 5.8B y C).

5.3.2. *Antenas*. En ambos sexos se aprecia una mayor densidad de sedas hacia la porción distal del flagelo que en relación al pedicelo y el escapo (Figs. 5.9 y 5.10); el flagelo termina en una concavidad y presenta receptores cónicos, que sugieren la captación de humedad (H. Toro, com. pers.; Fig. 5.11). Las microfotografías de las antenas también sugieren la existencia de diferencias intersexuales en la anatomía externa de los receptores de esta especie. Las diferencias más evidentes entre los sexos a nivel de las antenas fueron las siguientes. (1) Solamente en las hembras se encontraron quimiorreceptores campaniformes de cuerpo corto y con un poro terminal y probablemente, están involucrados en la captación de salinidad del sustrato (H. Toro, com. pers.; Fig. 5.12). (2) La papila olfatoria, caracterizada por la presencia de sensilas placoideas, está ubicada en los machos en una porción más apical en el flagelo, aproximadamente a 5 μm de la terminación antenal cóncava (Fig. 5.13). Esta papila es más grande en los machos (aprox. 300 μm de diámetro mayor; Fig. 5.14). En las hembras la papila olfatoria está ubicada aproximadamente a 400 μm de la terminación antenal cóncava (Fig. 5.13) y es más pequeña (aprox. 100 μm de diámetro mayor) (Fig. 5.14).



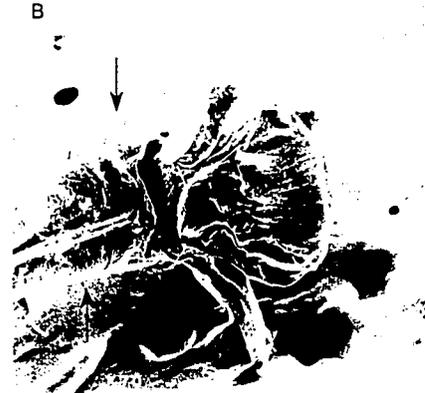
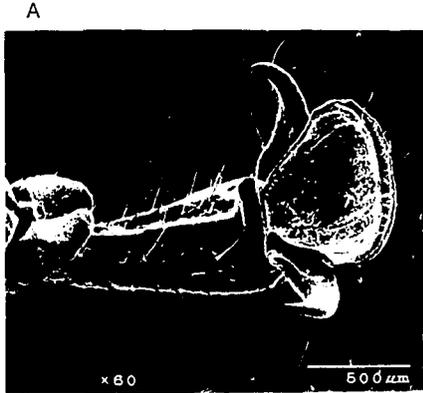


Figura 5.6. Tarsos de las patas del macho (A) y de la hembra (B) de *S. purpurascens*. Las extremidades de los machos presentan una mayor cantidad de sedas mecanorreceptoras en comparación con las extremidades de las hembras. (Fotos: B. Mendoza).

PREP. CON
TALLA DE ORIGEN

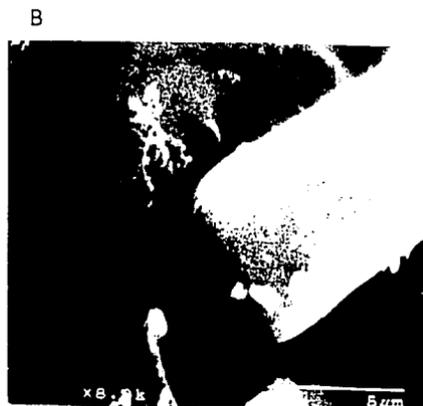
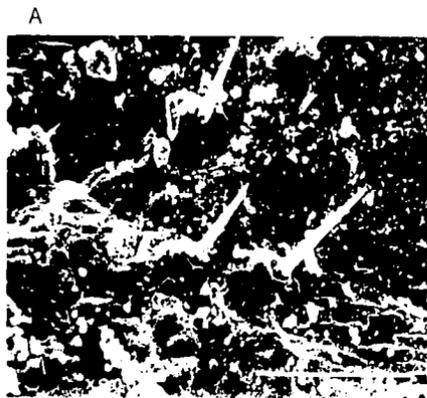


Figura 5.7. Mecanorreceptores de los tarsos de las patas del macho de *S. purpurascens*. (A) Vista general de los mecanorreceptores terminados en punta. (B) Detalle de la base articulada de estos mecanorreceptores que sugiere la facilitación de los cambios de posición. (Fotos: B. Mendoza).

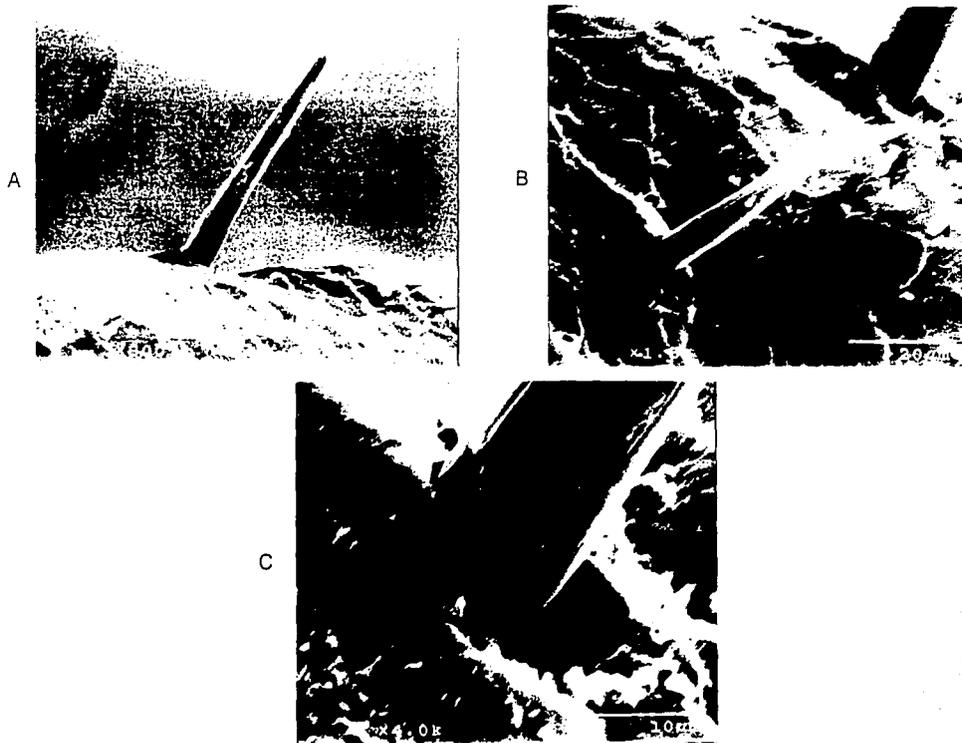


Figura 5.8. Mecanorreceptores de los tarsos de las patas de la hembra de *S. purpurascens*. (A) Vista general del mecanorreceptor terminado en punta roma. (B) Vista general del mecanorreceptor terminado en punta aguda y (C) detalle de la articulación de un mecanorreceptor terminado en punta aguda. (Fotos: B. Mendoza).

INSTITUTO
FALCÓN DE CHILEN

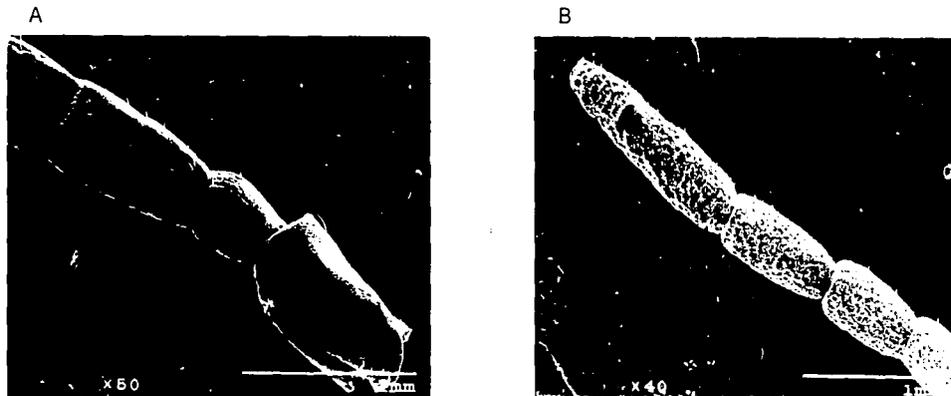


Figura 5.9. Distribución de los receptores en la región ventral de las antenas del macho de *S. purpurascens*. (A) Zona del pedicelo y escapo con menos receptores. (B) Zona del flagelo con abundantes receptores. (Fotos: B. Mendoza).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

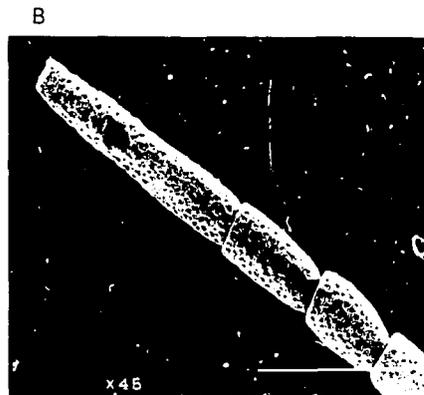
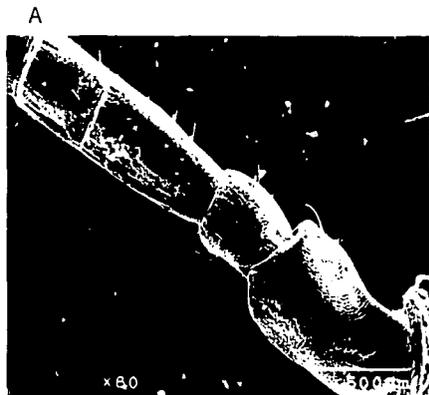


Figura 5.10. Distribución de los receptores en la región ventral de las antenas de la hembra de *S. purpurascens*. (A) Zona del pedicelo y escapo con menor densidad de receptores. (B) Zona del flagelo con mayor abundancia de receptores. (Fotos: B. Mendoza).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

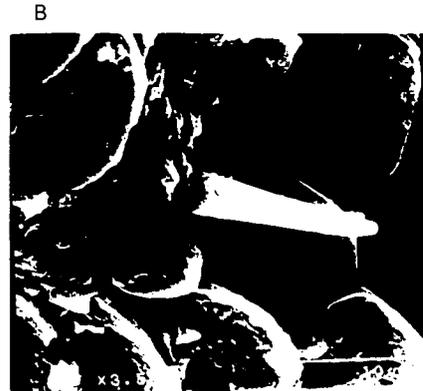
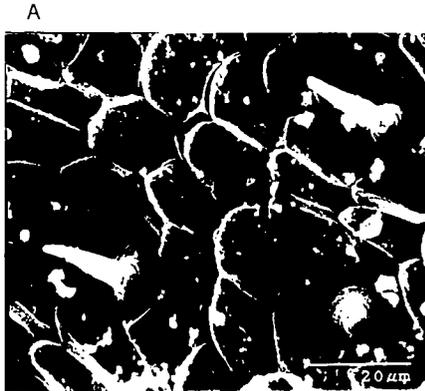


Figura 5.11. Hidrorreceptores cónicos en la región ventral de las antenas de el macho (A) y la hembra (B) de *S. purpurascens*. Las imágenes sugieren que no existen diferencias notorias entre los sexos, no obstante en el macho posiblemente están involucradas en la identificación de agua para el consumo. (Fotos: B. Mendoza).



Figura 5.12. Quimiorreceptor campaniforme con un poro terminal, ubicado en la región ventral de las antenas de la hembra de *S. purpurascens*. Posiblemente estas sensilas están involucradas en la identificación de niveles de salinidad en el suelo para la selección del sitio de oviposición. (Foto: B. Mendoza).

INSTITUCIÓN
FALLA DE ORIGEN

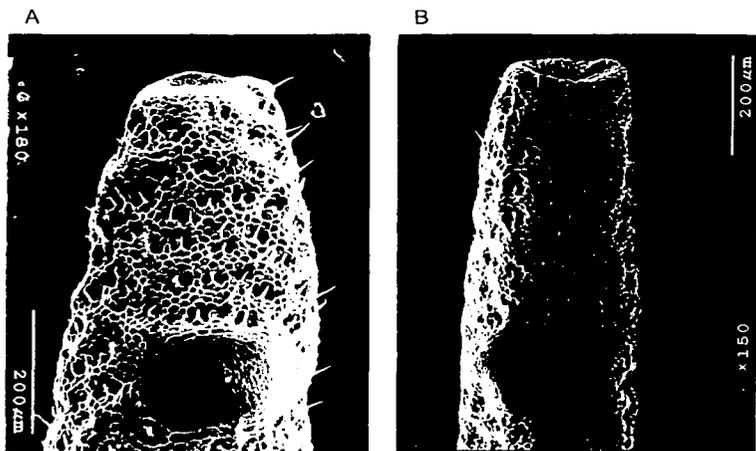


Figura 5.13. Ubicación de las papilas olfatorias en la antena del macho (A) y en la antena de la hembra (B) de *S. purpurascens*. La papila es más apical en los machos. (Fotos: B. Mendoza).

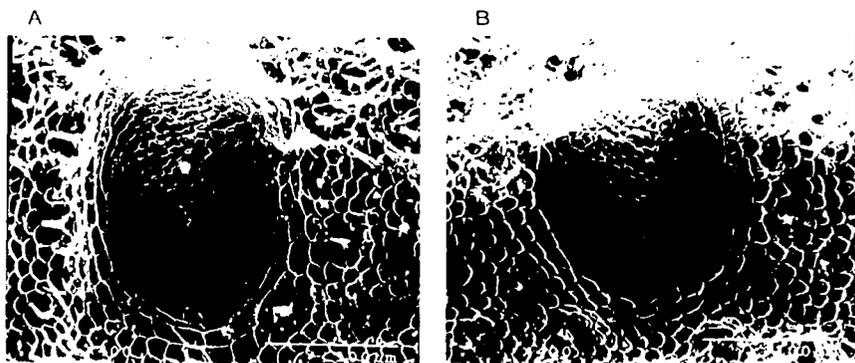


Figura 5.14. Microfotografías de las sensilas placoideas que integran las papilas olfatorias del macho (A) y de la hembra (B) de *S. purpurascens*. La papila en la antena del macho es más grande que la de la hembra. (Fotos: B. Mendoza).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

5.3.3. *Ovipositor*. Las microfotografías revelan la existencia de dos tipos esenciales de receptores: mecano y quimiorreceptores (Fig. 5.15) y esbozan la importancia de este órgano en el reconocimiento de características físicas del suelo con fines de oviposición, ya que presenta abundantes sedas tricoides mecanorreceptoras, muy alargadas (aprox. de 450 μm) y delgadas (Fig. 5.16).

Por otra parte, las microfotografías de la región de los cercos también muestran la importancia de estos últimos como órganos sensoriales especializados en la captación de estímulos físicos y químicos que le podrían ayudar a la hembra a determinar el uso de un micrositio para su oviposición en el suelo (Fig. 5.17A). En los cercos también se encontraron sedas tricoides y quimiorreceptores de contacto con morfología de domo (Fig. 5.17B), los cuales podrían ser sensibles a las variaciones de la acidez del suelo, según lo ha sugerido Llanderal (2000) para otras especies. Este último tipo de quimiorreceptor tiene aproximadamente 5 μm de longitud y sólo fue visible a 8000 \times (Fig. 5.17B).

El último tipo de receptor identificado, que sugiere la doble función del ovipositor al momento de elegir un sitio son los quimiorreceptores con morfología cónica especializados en la captación de humedad; muy semejantes anatómicamente a los que posee la hembra en las antenas (Fig. 5.11B). Estos receptores están asociados a una depresión cuticular que morfológicamente semeja un folículo capilar (Fig. 5.18A) y, a diferencia de los que están presentes en las antenas, los quimiorreceptores cónicos del ovipositor alcanzan 27.5 μm y sólo son visibles a 7000 \times (Fig. 5.18B).



Figura 5.15. Vista global del ovipositor de *S. purpurascens* mostrando la gran diversidad y complejidad anatómica y morfológica de sus sensilas receptoras. Se observan (1) sedas tricoides mecanorreceptoras y también (2) quimiorreceptores asociados a depresiones cuticulares con forma de poros. (Fotos: B. Mendoza).

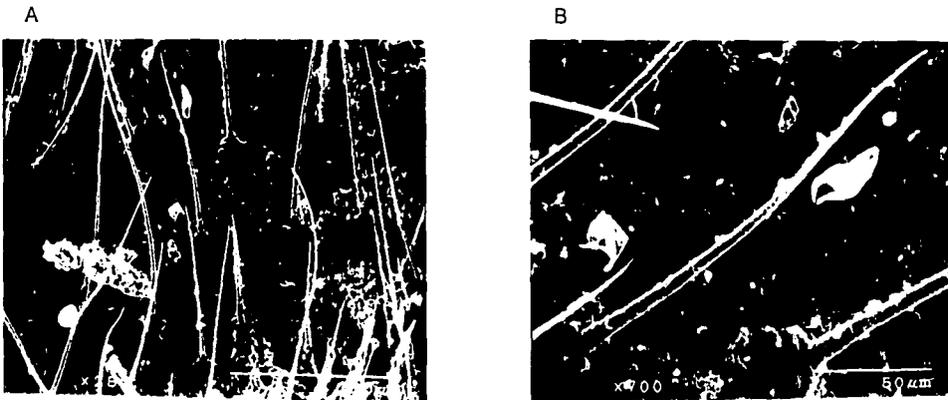


Figura 5.16. Detalles de la abundancia de sensilas tricoides mecanorreceptoras (A) y de la morfología de este tipo de receptores (B) en el ovipositor de *S. purpurascens*. (Fotos: B. Mendoza).

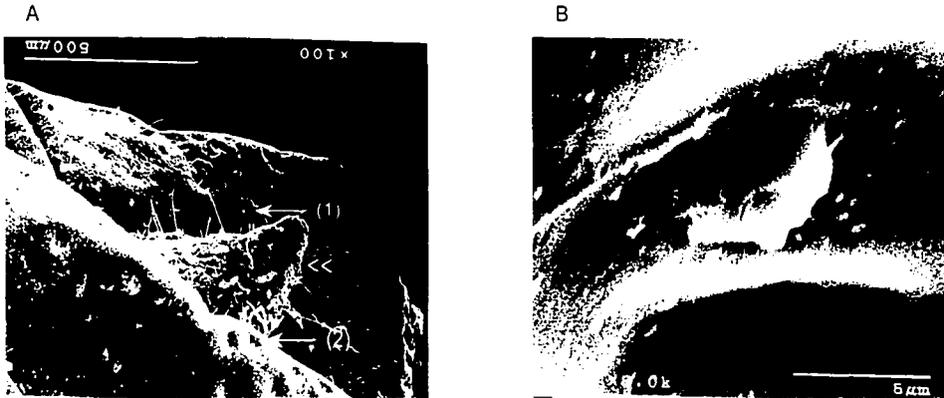


Figura 5.17. Detalles de (A) la abundancia de sensilas (1) mecano y (2) quimiorreceptoras con distinta morfología en los cercos de la hembra de *S. purpurascens* y (B) de la morfología de un quimiorreceptor de contacto con forma de domo, posiblemente relacionado con la captación de la acidez del sustrato. (Fotos: B. Mendoza).

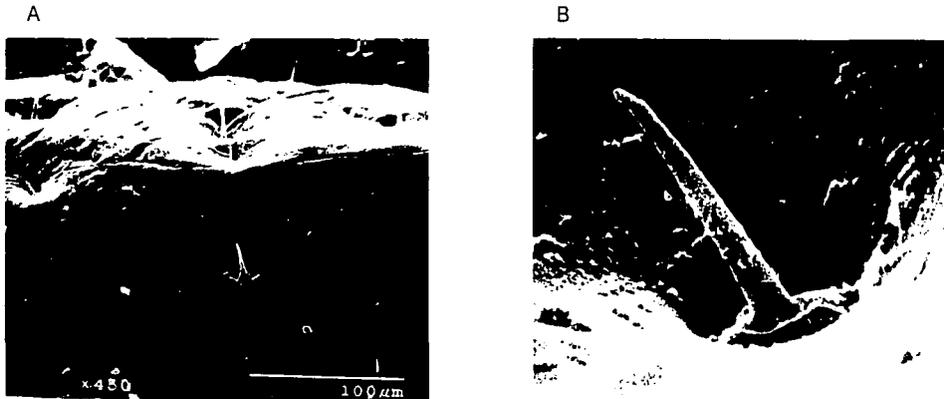


Figura 5.18. Hidrorreceptores cónicos en el ovipositor de *S. purpurascens*. (A) Asociación de la estructura receptora con una oquedad de la cutícula, semejante a un poro capilar y (B) detalle de la morfología externa del quimiorreceptor cónico de paredes sensibles a la humedad. (Fotos: B. Mendoza).

VI. DISCUSIÓN

6.1. Selección del sitio de oviposición en función de las partículas edáficas

Los resultados muestran que el principal órgano involucrado en la selección del sitio de oviposición en función del tamaño de la partícula fue el ovipositor (Fig. 5.3; Cuadro 5.1). Esto concuerda con la presencia de sedas tricoides largas probablemente sensibles a los estímulos mecánicos relacionados con la dureza del suelo (Fig. 5.16). Por ello, este órgano tiene un papel central en reconocer la textura y la compactación de un micrositio edáfico favorable para la oviposición. Las microfotografías del ovipositor acreditan su complejidad anatómica y funcional (Fig. 5.15). Asimismo, los experimentos realizados demostraron su importancia en la selección del sitio de oviposición en función del tamaño de las partículas del suelo pues, al bloquearlo, las hembras seleccionaron suelos con partículas finas, en tanto que las hembras del control mantuvieron la preferencia de ovipositar en sitios con partículas medias (Fig. 5.3). Especialmente, las hembras con el ovipositor bloqueado no fueron capaces de reconocer las cualidades mecánicas del suelo, por lo que usaron partículas con tamaños pequeños, de entre 0.004 y 0.1 mm para depositar sus ootecas. Se sugiere que en los suelos con texturas finas probablemente la sobrevivencia de los huevos y de los primeros estadios ninfales no sea adecuada, pues en ellos pueden ser blanco de ataques fúngicos, tal como lo sugieren los resultados de Inglis y colaboradores (1998) para el caso del chapulín *M. sanguinipes*. Ellos encontraron que los valores más altos de mortalidad ninfal se registraron en suelos con texturas predominantemente limosas y arcillosas debido al ataque por hongos.

Por lo anterior, la selección de un sitio de oviposición inadecuado puede afectar negativamente la sobrevivencia de las ninfas de los primeros estadios. Camacho-Castillo (1999), por ejemplo, encontró que los primeros tres estadios ninfales de *S. purpurascens* en la reserva del Pedregal de San Ángel sufren altos niveles de mortalidad en sitios con topografía abrupta, vegetación arbórea y donde los limos dominan en su sustrato. Además, en los suelos de estos ambientes también se registran altos niveles de humedad y de materia orgánica, que son factores que pueden reducir la sobrevivencia de los huevos de esta especie (Castellanos-Vargas, 2001).

En contraste, las hembras con los tarsos y las antenas bloqueadas eligieron adecuadamente el sitio de oviposición en función de la textura, de manera estadísticamente no diferente a los sitios seleccionados por las hembras del lote control (Cuadro 5.1). Lo anterior hace patente que las antenas y los tarsos carecen de importancia al elegir un sitio de oviposición en función de la textura del suelo (Fig. 5.3). Las microfotografías de las antenas de las hembras respaldan la aseveración anterior, pues en ellas no se detectó la presencia de algún tipo de mecanorreceptor involucrado con el proceso de oviposición (ver Figs. 5.9 y 5.10).

De manera consistente con los datos reportados por Castellanos-Vargas (2001), las hembras de *S. purpurascens* que realizaron la selección de su sitio de oviposición en función del tamaño de las partículas del suelo mostraron preferencia hacia partículas de 0.15 a 0.35 mm de diámetro, lo cual está dentro del intervalo de las arenas finas (*sensu* Porta *et al.*, 1994).

Por otro lado, los resultados obtenidos sugieren que la fecha del periodo de oviposición afectó significativamente la selección del sitio de oviposición en función del tamaño de las partículas del suelo (Fig. 5.2). Las explicaciones de este efecto se centran en el papel de la fecha de emergencia y de la edad de la hembra, según se discute a continuación.

(1) *El papel de la fecha de emergencia.* Las hembras que emergen tempranamente en el campo pueden ser más selectivas al escoger su sitio de oviposición, ya que éstas pueden hacer un mayor número de ensayos previos para depositar su ooteca. Con anterioridad, se había reportado que una hembra comprueba reiteradamente la textura del suelo donde dejará sus huevos (Castellanos-Vargas, 2001). Ello probablemente ocurre con el fin de que el proceso de incubación y de eclosión se realice adecuadamente. Por lo anterior, una hembra tiene que invertir una gran cantidad de tiempo en la evaluación de la textura del suelo. Además, en su hábitat natural las hembras de *S. purpurascens* que emergen tempranamente probablemente tienen mayor oportunidad de llevar a cabo la selección de su sitio de oviposición con bajos niveles de competencia intraespecífica. En un estudio previo, en condiciones de laboratorio, se evidenció la presencia de agresiones entre las hembras ovipositantes cuando su densidad era elevada y la oferta del suelo, con la textura más idónea, era

limitada (Castellanos-Vargas, 2001). Por el contrario, si la hembra emerge tardíamente es posible que se enfrente a una menor diversidad y abundancia de alimento el cual, además, puede ir decreciendo en calidad nutrimental, lo cual puede reducir las probabilidades de sobrevivencia de las hembras tardías, según lo han propuesto Cueva del Castillo y Núñez-Farfán (2002) para *S. purpurascens* y Cherrill (2002) para *C. bruneus*. Finalmente, si la hembra emerge tardíamente en este hábitat estacional, seguramente se enfrentará a un fotoperiodo con menos horas de luz, bajas temperaturas y condiciones de sequía, lo cual también acorta su sobrevivencia (Eckert *et al.*, 1990). En el sentido anterior, las hembras tardías, sometidas a fuertes rigores ambientales, tenderían a disminuir su selectividad al escoger su sitio de oviposición. De hecho, varios autores han registrado reducción en la selectividad de los sitios de oviposición de las hembras debido a una reducción en (i) las horas luz (Luker *et al.*, 2002); (ii) la temperatura (Langmaack y Schrader, 1997; Forsman, 1999) y (iii) la diversidad y la abundancia de alimento (Langmaack y Schrader, 1997).

Otro factor que se podría invocar es la fenología de los enemigos naturales de los chapulines. En este sentido, se ha demostrado que muchos de ellos poseen un alto grado de sincronización con los ciclos de vida de sus hospederos (Stiling y Strong, 1982; Siddiqui *et al.*, 1983; Rees, 1985; Mahmood y Qazi, 1989; Dysart, 1991; Stock y Camino, 1992; Dysart 1995; Baker *et al.*, 1996; Islam *et al.*, 1996; Songa y Holliday, 1997); sin embargo este factor no explica los resultados, puesto que *S. purpurascens* no tiene registrados parasitoides en la localidad de colecta. Sin embargo, bajo esta hipótesis se espera que las hembras más afectadas por parasitoides (y otros enemigos naturales) sean las que están presentes a la mitad de la temporada de oviposición, pues destaca que las hembras que ovipositaron en fechas intermedias seleccionaron texturas más finas que las utilizadas por las hembras en los extremos del período (ver Fig. 5.2). Esto podría sugerir la presencia de una presión selectiva (presente o del pasado inmediato) que ha determinado una conducta diferencial de oviposición de las hembras en función de la fecha del ensayo. Sin embargo, es necesario corroborar esto con estudios futuros.

Dado lo anterior, se debe tener en cuenta que nuestros ensayos fueron realizados en laboratorio, donde se controlaron muchos los factores arriba discutidos: las hembras

tenían el mismo tiempo de haberse apareado y la misma experiencia de oviposición, asimismo, se controló la temperatura, la acción de los depredadores, la calidad de la dieta y, en medida de lo posible, el fotoperiodo por lo que no se descarta el papel de éste último en la selección del hábitat en diferentes fechas (ver Luker *et al.*, 2002).

(2) *Efecto de la edad de la hembra.* Otro factor no completamente controlado fue la edad de las hembras, ya que todas provenían de un solo cultivo de ninfas. Así, las hembras de los primeros ensayos probablemente eran más jóvenes y su edad pudo haber sido más avanzada conforme se hicieron los ensayos experimentales en fechas posteriores. Según Cherrill (2002) las hembras jóvenes de los chapulines eligen con más cuidado el sitio de oviposición que las hembras viejas, que tienen menor esperanza de vida, menos vigor y menos habilidades de búsqueda debido a su edad [ver, p. ej., la discusión de Cueva del Castillo y Núñez-Farfán (2002)]. Esto explicaría la variación entre fechas en la selección del sitio de oviposición en función de la textura.

6.2. Selección del sitio de oviposición en función de la humedad edáfica

Los resultados encontrados en el experimento de humedad para *S. purpurascens* muestran que las hembras del tratamiento control y las de los tarsos bloqueados no ovipositaron en suelos con humedad superior al 40% (Fig. 5.5), demostrando que los tarsos constituyen órganos insensibles a las cualidades químicas que poseen los sustratos saturados de humedad, lo cual queda respaldado con las microfotografías de barrido en las cuales no se detectó ningún quimiorreceptor asociado a estas estructuras (Fig. 5.6).

Los efectos del bloqueo a las antenas y las valvas del ovipositor indican una selección de humedad completamente opuesta en comparación con las hembras del tratamiento control (Figs. 5.5B y C) la cual puede ser explicada desde tres perspectivas distintas esbozadas a continuación: (1) por la correlación humedad-compactación, (2) por la complementación de los órganos sensoriales y (3) por la saturación de estímulos eléctricos nerviosos.

(1) *Correlación humedad-compactación.* Castellanos-Vargas (2001) encontró una correlación significativa y negativa entre el contenido de humedad y la compactación de las muestras de suelo de la reserva del Pedregal de San Ángel. Por lo anterior, para las hembras del ovipositor bloqueado es más sencillo excavar en suelos saturados de

humedad, ya que ofrecen menor compactación o unión entre las partículas de la fase sólida del sustrato y por otro lado, no pudieron evaluar su humedad al tener bloqueados los receptores cónicos de las valvas.

(2) *Complementación de los órganos sensoriales.* Al bloquear las antenas, que están ricamente inervadas con quimiorreceptores sensibles a la humedad, a la salinidad y al olor, se observó una selección preferente sobre suelos con humedad superior a 60%; mientras que en las hembras con el ovipositor bloqueado, la selección del hábitat para los huevos estuvo enfocada sobre porciones de suelo con humedad entre 70 y 90%, aunque también se obtuvieron registros de humedad entre 40 a 60% e incluso del 100%. Los resultados anteriores manifiestan que al bloquear las antenas, se obstruyen los quimiorreceptores con forma de cono, que están especializados en la detección de humedad, según lo demostró Zacharuk (1980) para varios grupos de insectos. Al parecer, el bloqueo también podría haber inhabilitado el uso de los salinorreceptores campaniformes por lo que, a pesar de que estas hembras tuviesen libres los quimio y mecanorreceptores del ovipositor, no fueron suficientes en la detección de sitios secos, de modo que necesitan actuar de manera complementaria con los receptores de las antenas. Es por ello que dejaron equivocadamente sus huevos en ambientes con humedad superior al 70%.

(3) *Saturación de estímulos.* El hecho de aplicar parafina sobre una seda sensorial produce la emisión de estímulos nerviosos, constantes y monótonos sobre las terminales neuronales de la base de la seda. Estos estímulos probablemente saturarían de impulsos eléctricos al sistema nervioso produciendo una sobrecarga de información generando una confusión sensorial en la hembra tal como lo ha sugerido Wigglesworth (1972), Blaney y Simmonds (1990) y Llanderal (2000), por lo que la inducirían a ovipositar en un sitio opuesto al que eligieron las del control.

De manera consistente con los datos reportados en el trabajo de Castellanos-Vargas (2001), las hembras del lote control del experimento del gradiente de humedad edáfica también seleccionaron predominantemente sitios con humedad entre 0 y 30% (Fig. 5.5.). Se ha sugerido que la humedad es un factor determinante para la elección de las características del sitio de oviposición de ortópteros, desde dos perspectivas distintas.

La primera es que la humedad afecta a las demás propiedades físicas de los suelos (Flamand, 1995). La cantidad de agua del suelo en conjunción con el tipo de partículas que lo componen, constituyen factores determinantes de sus características mecánicas, tales como la permeabilidad, la plasticidad y la pegajosidad (Porta *et al.*, 1994). La *permeabilidad* es el tiempo que tarda en ser absorbido un volumen conocido de agua y tiene una relación estrecha con la densidad aparente, la densidad real y la porosidad del medio (Flamand, 1995). Por su parte, la *plasticidad* del suelo se define como la fuerza de oposición a la deformación que ofrece el suelo (Porta *et al.*, 1994; Flamand, 1995), en tanto que la *pegajosidad* es la capacidad de adhesión que el suelo ofrece o bien, es su capacidad de resistencia al movimiento por escurrimiento en una superficie lisa con pendiente, y guarda una relación muy estrecha con la predominancia de arcillas en la composición textural (Flamand, 1995). Según French (1988), estas tres características edáficas, junto con la compactación o dureza, han sido identificadas como los principales estimuladores de la transducción de impulsos nerviosos en las sensilas mecanorreceptoras de las extremidades de los chapulines que les permiten evaluar la firmeza del sustrato en donde se encuentran localizados. En términos de la oviposición, estas características también pueden ser determinantes de la capacidad de penetración del ovipositor en el suelo así como de una adecuada oxigenación de los huevos (Woodrow, 1965a; Castellanos-Vargas, 2001).

En segundo lugar, Woodrow (1965b) ha afirmado que la humedad, desde una perspectiva química, constituye un factor determinante en la caracterización del hábitat para los huevos de los chapulines. La composición química del suelo incluye minerales con diversos grupos químicos que, en su gran mayoría (cerca del 80%) son solubles al agua (León-Arteta, 1991), lo cual determina: (i) la disponibilidad de nutrientes, en forma de radicales disueltos para las plantas; (ii) la capacidad de intercambio catiónico; (iii) los niveles de salinidad; (iv) el pH y (v) la oxigenación del suelo (Porta *et al.*, 1994).

Se ha dicho que el balance hídrico de los organismos con su medio externo es una de las principales características que condiciona la aparición de rasgos morfológicos, estrategias fisiológicas y características conductuales adaptativas que a las especies les permiten sobrevivir en un hábitat (Eckert *et al.*, 1990). Debido a que existe una relación inversa entre la concentración de sales del suelo y la humedad albergan (León-

Arteta, 1991), se ha sugerido que los chapulines que ovipositan en el suelo, lo hacen en sitios en donde no se produzcan desequilibrios osmóticos para sus huevos (Salt, 1952; Janz, 2002). En este sentido, para el caso de *S. purpurascens* al no poder emplear sus receptores antenales de humedad y salinidad debido al bloqueo, las hembras eligieron sitios de oviposición demasiado húmedos (superiores al 50%), en los cuales se podría esperar una hidratación excesiva de los huevos poniendo en riesgo la sobrevivencia del embrión, tal como lo ha sugerido Salt (1949) para el chapullín *M. bivittatus*.

Finalmente, los resultados del experimento de selección del sitio de oviposición en el gradiente de humedad edáfica también corroboraron tres aspectos relacionados con el funcionamiento de los órganos sensoriales de *S. purpurascens*.

El primero de ellos es que el ovipositor tiene la función de captar estímulos mecánicos y químicos. Al ser bloqueada esta estructura, la hembra no pudo reconocer los niveles de humedad que hicieron patentes en su selección las hembras del lote control (Fig. 5.5C) y también es un órgano que seguramente requiere complementación sensorial con las antenas para comprobar los niveles de la salinidad del sustrato.

El segundo punto es que, tanto el experimento de humedad y las microfotografías de barrido, evidenciaron que el ovipositor posee al menos tres tipos diferentes de receptores, entre los que destacan: (1) las sedas tricoides alargadas, especializadas para la captación de estímulos físicos (ver Fig. 5.16); (2) las sedas cónicas asociadas a una depresión cuticular para la captación de humedad, similares a las de las antenas (Blaney y Simmonds, 1990; Bartlett *et al.*, 1999; Shields y Hildebrand, 1999a, b; ver Fig. 5.18) y (3) las sedas con forma de domo (ver Fig. 5.17), posiblemente especializadas en la captación de acidez del suelo (Llenderal, 2000). Para algunas langostas que ovipositan en el suelo como *L. migratoria migratorioides*, la acidez del sustrato es un factor determinante en la utilización de un sitio de oviposición (Woodrow, 1965b); por lo que para *S. purpurascens* posiblemente los quimiorreceptores de contacto con morfología de domo del ovipositor y de los cercos, pueden estar involucrados en la selección de un hábitat para los huevos en función de la acidez del suelo. Para este caso, el sustrato experimental empleado para la oviposición de las hembras fue tomado de un sitio con topografía plana y sin perturbaciones antropogénicas de la reserva del Pedregal de San Ángel, cuyo valor de pH es en promedio 6.5 (Castellanos-Vargas,

2001) y tal vez, este valor de acidez no varió en los micrositios del experimento de humedad. A pesar de lo anterior, *S. purpurascens* es una especie con una distribución geográfica muy amplia (Kevan, 1977b; Navarro-Nava, 1999). Probablemente, en otras localidades del centro de México y Centroamérica la acidez sea una característica determinante en la selección del sitio de oviposición pues indudablemente, los suelos de otras localidades difieren en sus orígenes y en sus características fisicoquímicas por lo que, su dinámica funcional debe ser diferente en relación al suelo de la reserva del Pedregal.

Finalmente, el tercer punto es que mediante los experimentos y las microfotografías se comprobó que la percepción de estímulos procedentes del medio externo se da de manera complementaria en los órganos de *S. purpurascens* aquí estudiados. El ovipositor complementa su actividad sensorial con las antenas para comprobar los niveles de humedad (ver Figs. 5.5B y C) y posiblemente para evaluar la salinidad del sustrato, y actúa independientemente de los tarsos para elegir un sitio de oviposición en función de su textura (ver Fig. 5.3).

6.3. Implicaciones del dimorfismo sexual en los órganos sensoriales

Existen dos maneras de explicar el posible origen del dimorfismo sexual encontrado a nivel de las antenas y de los tarsos de *S. purpurascens* (ver Figs. 5.6, 5.13 y 5.14). La primera de ellas es que cada uno de los sexos esté sujeto a distintas presiones de selección natural. Y la segunda explicación es que ambos sexos se encuentren ocupando nichos funcionales diferentes.

En una especie protándrica y polígama como ésta, la presión de selección sobre los machos estaría representada por la disponibilidad y el acceso a las parejas (Cueva del Castillo, 2000). En este sentido, una de las dimensiones del nicho funcional, podría ser representado por las hembras, como un recurso biótico para la reproducción y por tal motivo los machos con un mayor éxito reproductivo serían aquellos que lograran resolver satisfactoriamente dos problemas centrales: (1) monopolizar al mayor número de hembras jóvenes y vírgenes desde el momento de su madurez sexual y (2) el apareamiento con el mayor número de hembras posible en un lapso de tiempo corto. Por estas razones y considerando que esta especie es braquíptera y carece de órganos de estridulación, es posible sugerir que un medio de comunicación entre los sexos sea

mediante feromonas (Shorey, 1976; Chapman y Joern, 1990), lo que puede explicar porqué la papila olfatoria (integrada por sensilas placoideas) se encuentra en los machos en una posición más apical en el flagelo de las antenas y porqué es más grande en comparación con la de las hembras. Es probable que la posición y el tamaño de la papila permitan a los machos incrementar la captación de feromonas y, por ende, las posibilidades de localizar hembras. No obstante, se requiere de más investigaciones a futuro para acreditar la validez de estas últimas ideas ya que la especie es abundante en el sitio de colecta (21.5 indiv/m² Cano-Santana, 1994) y la proporción entre los sexos es 1:1 (Cueva del Castillo, 1994, 2000).

Es posible que en los tarsos de las patas de los machos haya evolucionado un mayor número de sedas (ver Fig. 5.6A) para emplearse en dos contextos distintos: (1) mediante el acicalamiento constante de las antenas con los tarsos se podrían mantener limpias a las sensilas placoideas de la papila olfatoria, logrando mantener a las antenas funcionales para captar la presencia de las parejas o depredadores, o bien (2) para optimizar el afianzamiento al cuerpo de las hembras y complicar el desplazamiento que tratan de imponer sus rivales, ya que en los machos se ha reportado una conducta de competencia por interferencia en el acceso a las hembras (Cueva del Castillo, 1994; Cueva del Castillo *et al.*, 1999).

Por el contrario, las hembras no presentan las características anteriores (ver Fig. 5.6B) porque ellas han evolucionado en un nicho funcional completamente diferente, la papila olfatoria es menos apical y más reducida de tamaño porque ellas no seleccionan a su pareja, ya que su éxito reproductivo está asegurado con el sistema de apareamiento poliándrico (Cueva del Castillo, 1994). Las hembras ocupan un nicho funcional completamente diferente al del macho por el hecho de poner huevos y por la existencia de salinorreceptores campaniformes antenales, que quizás intervienen en la oviposición.

Estas estructuras no están presentes en los machos porque su nicho funcional carece de la tarea de elegir un sitio, en función de la salinidad, para poner huevos. Por otro lado, en el caso de las hembras es probable que las funciones de la papila olfatoria y de los salinorreceptores estén vinculadas con la selección del alimento, tal como lo

sugiere la conducta de forrajeo reportada por Mendoza y Tovar (1996) ya que para la especie es apremiante detectar el alimento y el sitio de oviposición.

Finalmente, la existencia de dos tipos de sedas en los tarsos de las hembras (ver Fig. 5.8) puede ser debida a la necesidad de solucionar distintos problemas tales como el afianzarse a los tallos y a las hojas, soportar el peso del macho en la cópula y acicalarse los salinorreceptores antenales.

6.4. Otras funciones de las sedas del ovipositor

La presencia de mecanorreceptores con sedas tricoides largas en el ovipositor (ver Fig. 5.16) puede ser originado por tres causas. (1) El gran tamaño de la seda incrementa la superficie de contacto que permite mejorar la captación de la dureza del sustrato, por parte de la hembra, para depositar sus huevos. (2) La función de sensilas largas puede tener una relación con la estimulación sexual por parte del macho sobre la porción externa del tracto reproductivo de la hembra. Entonces, en función de tales sensaciones, la hembra podría determinar por selección sexual cuál será el macho con el que copulará y cuál será el esperma que empleará preferentemente para la fecundación de sus huevos, según lo propuesto por Eberhard (1985, 1994) para otros artrópodos. (3) Es posible que internamente, en las sedas mecanorreceptoras tricoides del ovipositor también existan células neuronales tricógenas, tormógenas y termógeas sensibles a la variación de temperatura del sustrato (D. J. Castro, com. pers.) que permitan a la hembra decidir si depositan o no sus huevos en un microsítio edáfico en función de la cantidad de calor que éste emana, tal como lo han registrado Atkins (1980), Blaney y Simmonds (1990) y Janz (2002) para otras especies de insectos.

VII. CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

Las conclusiones a las que se llegó en esta investigación fueron las siguientes:

1. El ovipositor y las antenas son órganos sensoriales centrales y complementarios involucrados en la selección del sitio de oviposición en función de la humedad edáfica.
2. El ovipositor de *S. purpurascens* es el órgano más determinante en la selección del sitio de oviposición en función de su textura (*i.e.*, el tamaño de partícula) y en función de la cantidad de humedad del sustrato.
3. El ovipositor es el órgano de mayor importancia en la selección del sitio dado que posee una gran complejidad anatómica y funcional, pues posee sensilas tricoides mecanorreceptoras que son capaces de reconocer cualidades mecánicas del sustrato, y también posee al menos dos tipos de sensilas quimiorreceptoras que pueden evaluar la humedad y el pH, entre otros rasgos edáficos.
4. Las antenas son órganos sensoriales capaces de identificar características químicas del suelo relacionadas con la humedad, como puede ser la salinidad, y probablemente algunos compuestos aromáticos relacionados con estímulos olfativos de la hembra.
5. Las antenas no son órganos importantes en la selección del sitio de oviposición en función de la textura edáfica (*i.e.*, el tamaño de partícula).
6. Los tarsos de las patas no están involucrados en la selección del sitio de oviposición en función de la textura y la humedad del suelo.
7. Existe dimorfismo sexual a nivel de los receptores de las antenas y los tarsos de las patas del chapulín *S. purpurascens*, lo cual posiblemente es evidencia de que ambos sexos ocupan nichos funcionales distintos y que sobre cada uno de los sexos operan distintas presiones de selección natural.

De este trabajo se derivan varias preguntas relacionadas con la ecología y la selección del sitio de oviposición de *S. purpurascens*:

1. ¿Cuáles serán los estímulos olfativos relacionados con la selección del sitio de oviposición en función de la textura, la humedad y la interacción de ambas características edáficas?
2. ¿Cuál será el papel de otros órganos sensoriales, como la vista y el gusto, de *S. purpurascens* en la selección del sitio de oviposición en función de las características fisicoquímicas del sustrato?
3. El dimorfismo sexual encontrado en algunos órganos sensoriales, ¿también estará presente en los individuos de otras localidades donde habita la especie?
4. ¿Cuáles serán las principales características quimioecológicas de los huevos de *S. purpurascens* que le permiten sobrevivir en el sitio de oviposición?
5. En condiciones naturales ¿existirá competencia intra e interespecífica, tanto de interferencia como de explotación, por los sitios de oviposición?

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.
- 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. Universidad Autónoma Chapingo, Chapingo, México. 67 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.
- Atkins, D. M. 1980. *Introduction to the Insect Behavior*. MacMillan Publishing Co., Nueva York. 273 pp.
- Ayasse, M. y R. J. Paxton. 2002. Brood protection in social insects. Pp. 117-148. En: Hilker, M. y T. Meiners (eds.). *Chemoeology of Insect Eggs and Egg Deposition*. Blackwell Publishing, Berlin.
- 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.
- Bartlet, E., R. Romani, I. H. Williams y N. Isidoro. 1999. Functional anatomy of sensory structures on the antennae of *Psylliodes chrysocephala* L. (Coleoptera: Chrysomelidae). *Int. J. Insect Morphol. Embriol.* 28: 293-300.
- Baur, R., M. Haribal, J. A. Renwick y E. Staedler. 1998. Contact chemoreception related to host selection and oviposition behaviour in the monarch butterfly, *Danaus plexippus*. *Physiol. Entomol.* 23: 7-19.
- Begon, M., J. L. Harper y C. L. Townsend. 1996. *Ecología. Individuos, Poblaciones y Comunidades*. 3ª edición. Omega, Barcelona. 1148 pp.
- 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.
- Blaney, W. M. y M. S. J. Simmonds. 1990. The Chemoreceptors. Pp. 1-37. En: Chapman, R. F. y A. Joern (eds.). *Biology of the Grasshoppers*. John Wiley & Sons, Nueva York.
- Blum, M. S. y M. Hilker. 2002. Chemical protection of insect eggs. Pp. 91-116. En: Hilker, M. y T. Meiners (eds.). *Chemoeology of Insect Eggs and Egg Deposition*. Blackwell Publishing, Berlin.

- Borror, D. J., C. A. Triplehorn y N. F. Johnson. 1989. *An Introduction to the Study of Insects*. Saunders College Publishing, Filadelfia. 875 pp.
- 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.
- 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, Biología. 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, Biología. 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. 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 K. Oyama. 1992. Variation in leaf trichomes and nutrients of *Wigandia urens* (Hydrophyllaceae) and its implications for herbivory. *Oecologia* 92: 405-409.
- Castellanos-Vargas, I. 2001. Ecología de la oviposición de *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae) en la reserva del Pedregal de San Ángel, México, D.F. Tesis Profesional, Biología. Facultad de Ciencias. U.N.A.M., México. 115 pp.
- César-García, F. 2002. Análisis de algunos factores que afectan la fenología reproductiva de la comunidad vegetal de la reserva del Pedregal de San Ángel, D.F. Tesis Profesional, Biología. Facultad de Ciencias. U.N.A.M., México. 95 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.
- Cueva del Castillo, R. 1994. Protandria y conducta de apareo de *Sphenarium purpurascens*. Tesis Profesional, Biología. 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. 157 pp.

- 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. 2002. Female mating success and risk of pre-reproductive death in a protandrous grasshopper. *Oikos* 96: 217-224.
- Chapman, R. F. 1976. *Biology of Locusts*. Camelot, Londres. 721 pp.
- Chapman, R. F. y A. Joern. 1990. *Biology of Grasshoppers*. John Wiley & Sons, Nueva York. 562 pp.
- Cherrill, A. 2002. Relationship between oviposition date, hatch date and offspring size in the grasshopper *Chorthippus brunneus*. *Ecol. Entomol.* 27: 521-528.
- Dysart, R. J. 1991. Biological notes on two chloropid flies (Diptera: Chloropidae), predaceous 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.
- Eberhard, W. G. 1985. *Sexual Selection and Animal Genitalia*. Harvard University Press, Cambridge. 450 pp.
- Eberhard, W. G. 1994. Evidence for widespread courtship during copulation in 131 species of insects and spiders, and implications for cryptic female choice. *Evolution* 48: 711-733.
- Eckert, R., D. Randall y G. Agustine. 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.
- Essig, E. O. 1942. *College Entomology*. McMillan, Nueva York. 900 pp.
- Flamand, C. L. 1995. *Introducción a la Mecánica de Suelos*. 2ª edición. Universidad Autónoma Chapingo, Chapingo, México. 310 pp.
- Forsman, A. 1999. Variation in thermal sensitivity of performance among colour morphs of a pygmy grasshopper. *J. Evol. Biol.* 12: 869-878.
- French, A. 1988. Transduction mechanisms of mechanosensilla. *Ann. Rev. Ent.* 33: 39-58.

- Guffey, C., Townsend, V. R. y B. E. Felgenhauer. 2000. External morphology and ultrastructure of the prehensile region of the legs of *Leiabunum nigripes* (Arachnida, Opiliones). *J. Arachnol.* 28: 231-236.
- Guillot, C. 1995. *Entomology*. 2ª Edición. Plenum Press, Nueva York. 798 pp.
- Gullan, P. J. y P. S. Cranston. 1994. *The Insects an Outline of Entomology*. Chapman & Hall, Londres. 491 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 posible receptors of humidity and temperature in two Egyptian grasshoper, *Aiolopus thalassinus* (F.) and *Sphingonotus carinatus* (Sauss.). (Orthoptera: Acrididae). *Bull. Soc. Ent. Egypte* 48: 245-257.
- Harbach, R. E. y J. R. Larsen. 1977. Humidity behaviour and the identification of hygroreceptors in the adult mealworm, *Tenebrio molitor*. *J. Insect Physiol.* 23: 1121-1134.
- 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.
- Hodgson, E. C. 1973. Chemoreception. Pp. 127-165. *En: Rockstein, M. (ed.) The Physiology of Insecta*. Vol. 1. Academic Press, Nueva York.
- Holt, J. y J. Colvin. 1997. A differential equation model of the interaction between the migration of the Senegalese grasshopper, *Oedaleus senegalensis*, its predators and a seasonal habitat. *Ecol. Modelling* 101: 185-193.
- 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.
- 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.
- Inglis, G. D., D. L. Johnson, L. M. Kawchuk y M. S. Goettel. 1998. Effect of soil texture and soil sterilization on susceptibility of ovipositing grasshoppers to *Beauveria bassiana*. *J. of Invertebrate Path.* 71: 73-81.
- 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 Zeland Entomol.* 21: 243-253.
- Janz, N. 2002. Evolutionary ecology of oviposition strategies. Pp. 349-376. *En: Hilker, M. y T. Meiners (eds.). Chemoecology of Insect Eggs and Egg Deposition.* Blackwell Publishing, Berlin.
- 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.
- Kevan, D. K. 1977a. Ord. Orthoptera s. str. (Saltatoria-Caelifera) Subord. Acridodea Infraord. Acridomorpha Superfam. Acridoidea Fam. Pyrgomorphidae. *Orthopterum Catalogus* 16: iv + 663 +(7).
- Kevan, D. K. 1977b. The American Pyrgomorphidae. *Rev. Soc. Ent. Argentina* 36: 3-28.
- Krebs, C. J. 1985. *Ecología, Estudio de la Distribución y Abundancia.* 2ª edición. Harla, México. 753 pp.
- Lactin, D. J. y D. L. Johnson. 1998. Environmental, physical and behavioural determinants of body temperature in grasshopper nymphs (Orthoptera: Acrididae). *Can. Entomol.* 130: 551-577.
- Langmaack, M. y G. Schrader. 1997. Microhabitat analysis of three Fen-grassland Grasshopper species (Acrididae: Gomphocerinae). *Entomol. Gen.* 22: 45-55.
- León-Arteta, R. 1991. *Nueva Edafología.* 2ª edición. Fontamara, México. 366 pp.
- Loftus, R. 1976. Temperature-dependent dry receptors on antennae of *Periplaneta*: tonic response. *J. Comp. Physiol.* 111: 153-170.

- Luker, L. A., Hatle, J. D. y S. A. Juliano. 2002. Reproductive responses to photoperiod by a south Florida Population of the grasshopper *Romalea microptera* (Orthoptera: Romaleidae). *Environ. Entomol.* 31: 702-707.
- Llanderal, C. 2000. *Introducción a la Fisiología de Insectos*. Colegio de Posgraduados, México. 190 pp.
- Mahmood, T. Z. y M. H. Qazi. 1989. Density and parasitization of grasshopper egg-pods in Pakistan. *Insect Sci. Appl.* 10: 63-68.
- Mangel, M. y G. E. Heimpel. 1998. Reproductive senescence and dynamic oviposition behaviour in insects. *Evol. Ecol.* 12: 871-879.
- 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. Nal. 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. Nal. 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.
- McIver, S. B. 1975. Cuticular mechanoreceptors of arthropods. *Ann. Rev. Entomol.* 20: 381-397.
- Mcneely C. y M. C. Singer. 2001. Contrasting the roles of learning in butterflies foraging for nectar and oviposition sites. *Anim. Behav.* 61: 847-852.
- 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.
- 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.
- 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, Biología. Facultad de Ciencias. U.N.A.M., México. 97 pp.
- Monk, K. A. 1985. Effect of habitat on the life history strategies of some British grasshoppers. *J. Anim. Ecol.* 54: 463-177.

- Morón, M. A. y R. A. Terrón. 1988. *Entomología Práctica*. Instituto de Ecología, A.C., México. 504 pp.
- Navarro-Nava, R. 1999. Distribución geográfica del chapulin *Sphenanium purpurascens* Charpentier (Orthoptera: Pyrgomophidae) en la región noreste del Estado de México. Tesis Profesional. F. E. S. Cuautitlán, U.N.A.M., México. 108 pp.
- 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.
- Odum, E. 1972. *Ecología* 3ª edición Interamericana, México. 639 pp.
- 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 *Sphenanium purpurascens* durante su ciclo biológico en condiciones de laboratorio. Tesis Profesional. Depto. Agrobiología, Universidad Autónoma de Tlaxcala. Ixtacuixtla. Tlaxcala México. 65 pp.
- Pickford, R. 1966. Development, survival, and reproduction of *Camnula pellucida* (Scudder) (Orthoptera: Acrididae). *Can. Entomol.* 101: 894-896.
- 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*. Blackwell, Londres.
- Pitt, W. C. 1999. Effects of multiple vertebrate predators on grasshopper habitat selection: trade-offs due to predation risk, foraging and thermoregulation. *Evol. Ecol.* 13: 499-515.
- 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.
- Rees, N. E. 1985. Suitability of selected north american grasshopper species as host for grasshopper parasites from Pakistan. *Agric. Ecosyst. Environ.* 12: 157-163.
- 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.
- Ross, H. 1968. *Introducción a la Entomología*. Omega, Barcelona. 536 pp.
- 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.
- Sáringer, G. 1976. Oviposition behaviour of *Ceutorrhynchus maculaalba* Herbst. (Coleoptera: Curculionidae). *Symp. Biol. Hung.* 16: 241-245.
- Schwartzkopff, J. 1973. Mechanoreception. Pp. 273-352. En: Rockstein, M. (ed.). *The Physiology of Insecta*. Vol. 2. Academic Press, Nueva York.
- Sen, A. y B. K. Mitchell. 2001. Olfaction in the Colorado beetle: Ultrastructure of antennal sensilla in *Leptinotarsa* sp. *J. Biosci.* 26: 233-246.
- Serrano-Limón, G. y J. Ramos-Elorduy. 1989. Biología de *Sphenarium purpurascens* (Charpentier) y algunos aspectos de su comportamiento (Orthoptera: Acrididae). *An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México, Ser. Zool.* 59: 139-152.
- 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.
- Shields, V. D. C. y J. G. Hildebrand. 1999a. Fine structure of antennal sensilla of the female sphinx moth, *Manduca sexta* (Lepidoptera: Sphingidae). Trichoid and basiconic sensilla. *Can. J. Zool.* 77: 290-301.
- Shields, V. D. C. y J. G. Hildebrand. 1999b. Fine structure of antennal sensilla of the female sphinx moth, *Manduca sexta* (Lepidoptera: Sphingidae). Auriculated, coeloconic and styliform complex sensilla. *Can. J. Zool.* 77: 302-313.
- Shorey, H. H. 1976. *Animal Communication by Pheromones*. Academic Press, Nueva York. 670 pp.
- Shulov, A. 1952. Observations on the behaviour and the egg development of *Tmethis pulchripennis asiaticus* (Uv.). *Bull. Res. Coun. Israel* 2: 249-254.

- 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.
- 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.
- 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. *Hexameris ovistriata* (Nematoda: Mermithidae) a parasite of the grasshopper *Staurorhectus longicornis* (Orthoptera: Acrididae) in Argentina. *Fundam. Appl. Nematol.* 15: 15-18.
- Uvarov, B. 1928. *Locust and Grasshoppers. A handbook for their Study and Control.* Imp. Bur. Ent. Lóndres. 352 pp.
- 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.
- Vieira, M. D. F. y J. Adis. 2000. Biological and ethological aspects for the semi-aquatic grasshopper *Paulinia acuminata* (DeGeer), 1773 (Orthoptera: Paulinidae) in Central Amazonia. *Acta Amazon.* 30: 333-346.
- Whitman, D. W. y L. J. Orsak. 1985. Biology of *Taeniopoda eques* (Orthoptera: Acrididae) in Southeastern Arizona. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 78: 811-825.
- Wigglesworth, V. B. 1972. *Principles of Insect Physiology.* Chapman and Hall, Londres. 823 pp.
- 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.
- Yokohari, F. 1978. Hydroreceptor mechanism in the antenna of the cockroach *Periplaneta*. *J. Comp. Physiol.* 124: 53-60.
- Zacharuk, R. 1980. Ultrastructure and function of Insect chemosensilla. *Ann. Rev. Ent.* 25: 27-47.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical Analysis.* 4^a edición. Prentice Hall, Nueva Jersey. 663 pp.