



ARTÍCULO CIENTÍFICO

VARIACIONES ECOMORFOLÓGICAS DE LAS OOTECAS DE *Sphenarium purpurascens* Charpentier (ORTHOPTERA: PYRGOMORPHIDAE) EN UN MATORRAL XERÓFILO DEL CENTRO DE MÉXICO

Iván Castellanos-Vargas 
Zenón Cano-Santana

¹Grupo de Interacciones y Procesos Ecológicos.
Departamento de Ecología y Recursos
Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad
Nacional Autónoma de México.
zcs@ciencias.unam.mx

 icv@ciencias.unam.mx

Circuito Exterior s/n, Coyoacán, Cd. Universitaria, Primer piso, edificio "B" de Biología. Ciudad de México, CDMX. C. P. 04510

Folia Entomológica Mexicana (nueva serie), 3(2): 54–69, 2017.

Recibido: 25 de mayo 2017

Aceptado: 21 de agosto 2017

Publicado en línea: 31 de agosto 2017

VARIACIONES ECOMORFOLÓGICAS DE LAS OOTECAS DE *Sphenarium purpurascens* Charpentier (ORTHOPTERA: PYRGOMORPHIDAE) EN UN MATORRAL XERÓFILO DEL CENTRO DE MÉXICO

Ecomorphological variations of *Sphenarium purpurascens* Charpentier (Orthoptera: Pyrgomorphidae) egg pods in a xerophytic scrub from central Mexico

Iván Castellanos-Vargas* y Zenón Cano-Santana.

Grupo de Interacciones y Procesos Ecológicos. Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.

*Autor de correspondencia: icv@ciencias.unam.mx

RESUMEN. Las ootecas son las estructuras más importantes en el ciclo de vida de los ortópteros, su producción, deposición y permanencia en el medio garantizan la supervivencia de las especies en los más diversos hábitats. La morfología que exhiben, así como los detalles exocoriónicos de los huevos son características importantes para establecer la identidad taxonómica de las especies durante la ausencia de los adultos. Los objetivos del trabajo fueron: 1) conocer la variación temporal que registra la morfología de las ootecas de *Sphenarium purpurascens*; 2) discutir las implicaciones ecológicas relacionadas con la variación; y 3) mostrar detalles ultraestructurales de la membrana exocoriónica y el aparato micropilar de los huevos. Se encontraron ootecas con tres formas: cilíndricas, oblicuas y costras amorfas. El peso y el volumen de las ootecas variaron significativamente entre los meses del periodo de oviposición y en función de su forma. Las cilíndricas registraron mayor frecuencia al principio del periodo y las oblicuas fueron conspicuas al final. La longitud de los huevos varió significativamente en función de los meses del periodo de oviposición y en función de la forma de las ootecas. La membrana exocoriónica posee ornamentaciones hexagonales superficiales ultramicroscópicas y escaso contenido de cera. Los huevos presentan 45 micrópilos dispuestos de manera circular y conforman un anillo difuso que circunda el polo inferior, la placa micropilar sugiere una sutil polaridad positiva. Cada aparato micropilar está integrado por ocho celdas triangulares separadas por canales sencillos y presentan horadación simple. Argumentamos que la morfología diferencial de las ootecas posee implicaciones positivas sobre el valor de adecuación de la especie. La variabilidad que mostró la longitud de los huevos potencializa la capacidad para producir ecotipos con alta plasticidad de aclimatación en hábitats que limitan su desempeño fisiológico y facilitan la colonización de diversos territorios en la porción central de México.

Palabras clave: Ecomorfología, huevo, micrografía, plasticidad, REPSA.

ABSTRACT. Egg pods are the most important structures in Orthoptera life cycle, its production, deposition and permanence ensures species survival in different habitats. Additionally, these structures exhibit morphology as well as egg exochorionic details that are important characteristics to establish the taxonomic identity of species in seasonal absence of adult specimens. Whereas *Sphenarium purpurascens* Charpentier 1845 (Pyrgomorphidae) is the most abundant orthopteran in central Mexico, our objectives in this paper were: 1) report the temporal variation of egg pods morphology in a urbanized xerophytic scrub from Central Mexico; 2) discuss ecological implications related to egg pod morphological variation; and 3) show the exochorionic membrane ultrastructural egg details and the micropylar apparatus. *S. purpurascens* egg pods show three different forms: cylindrical, oblique and amorphous crusts. The egg pod weight and volume varied significantly between the oviposition period and among three morphological categories. The cylindrical and oblique egg pods frequencies vary significantly between September to January, it was shown that in the early oviposition period the cylindrical form recorded high frequency and the oblique form was more frequent at the end. Egg size varied significantly during the oviposition period and among egg pod shape. The exochorionic membrane has ultramicroscopic surface ornamentation with hexagonal shapes and low wax content. The eggs have 45 micropyles arranged in a circular distribution and simulate a diffuse ring surrounding the lower pole; the micropylar plate suggests a subtle positive polarity. Each micropylar apparatus consists of eight triangular cells separated for simple channels and have a single pore. We argue that the egg pods opposite morphological variation exhibited may represent positive implications on species fitness in places they inhabit. Variability showing in egg length potentiates the *S. purpurascens* ability to generate ecotypes with high plasticity to acclimatize to those habitats that impose limitations for their physiological development and this attribute allows this species to colonize diverse territories in central Mexico.

Key words: Ecomorphology, egg, micrography, plasticity, PSAER.

INTRODUCCIÓN

Las ootecas son las estructuras más importantes en el ciclo biológico de los ortópteros, su producción, deposición y permanencia en el medio garantizan la supervivencia de las especies en los más diversos hábitats. La permanencia de estas estructuras adquiere especial importancia en aquellos hábitats altamente estacionales, cuyo régimen de disturbio es moderado. Por ejemplo, Colvin (1996) indicó que las ootecas de *Oedaleus senegalensis* (Krauss) permanecen seis meses en el suelo de los pastizales de Senegal y durante ese periodo, resisten la desecación y las variaciones de temperatura (atmosférica y edáfica); en esta especie la diapausa embrionaria se rompe hasta que la humedad alcanza el umbral de hidratación y favorece la eclosión. Por su parte, las ootecas de *Dociostaurus (Dociostaurus) maroccanus* (Thunberg) y *Locusta migratoria migratorioides* (Reiche & Fairmaire), toleran la sequía del Sahara que se extiende por varios años; resisten los incendios que afectan a la escasa vegetación de la localidad y es notable la tolerancia de estas estructuras a las variaciones extremas de temperaturas del suelo, pues durante el día supera los 40 °C y por la noche desciende hasta 5 °C (McCaffery, 1975; Maiga *et al.*, 2008).

La importancia ecológica de las ootecas radica en que son blanco de algunas interacciones bióticas que involucran a otras especies de insectos, tal como es el caso de la depredación y la parasitoidización. Por ejemplo, las ootecas de *Schistocerca gregaria* (Forskål) son depredadas por el díptero *Systoechus vulgaris* Loew, (Berg, 1936; Greatheat, 1958). Por su parte, los datos de Parker y Wakeland (1957) indican que 11 especies de coleópteros meloideos y por lo menos cuatro especies de carábidos, consumen las ootecas de 13 especies de acrídidos. Asimismo, los huevos de *Phaulacridium vittatum* (Sjöstedt) y *Chortoicetes terminifera* (Walker) son atacados por varias especies de avispas parasíticas del género *Scelio* Latreille (Hymenoptera: Scelionidae) (Baker *et al.*, 1996; Yoder *et al.*, 2009).

La morfología de las ootecas; así como los detalles exocoriónicos que exhiben los huevos de los ortópteros, son características que pueden ser importantes para establecer la identidad taxonómica de las especies ante la ausencia estacional de los adultos (Salas-Araiza *et al.*, 2013). Por su parte, los

datos de Zimin (1938), Onsager y Mulkern (1963) y Mason (1971) indican que la morfología que exhiben las ootecas de varias especies de acrídidos proporciona indicios sobre las restricciones ambientales que prevalecen en el hábitat al momento de su deposición. Finalmente, Onsager y Mulkern (1963) proponen tres categorías morfológicas para la clasificación de las ootecas de los ortópteros en condiciones de campo. Los criterios que estos autores toman en consideración son: 1) la simetría que sigue el acomodo de los huevos; 2) la presencia de material esponjoso y 3) la posición que ocupa dicho material con respecto a los huevos.

Considerando que *Sphenarium purpurascens* Charpentier, 1845 (Pyrgomorphidae) es el ortóptero más abundante en la región central de México, los objetivos que planteamos en este trabajo son: 1) reportar la variación temporal que registra la morfología de sus ootecas en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel de Ciudad Universitaria (en lo sucesivo referida como REPSA-CU); 2) discutir las implicaciones ecológicas relacionadas con la variación morfológica de sus ootecas; y 3) mostrar detalles ultraestructurales de la membrana exocoriónica y el aparato micropilar de los huevos.

MATERIALES Y MÉTODO

Especie de estudio. *Sphenarium purpurascens* (Pyrgomorphidae) es conocido comúnmente en México como “chapulín de la milpa” y es la especie más abundante en la región central del país. Su distribución geográfica se extiende desde el Sur hasta el Centro y Occidente, habita principalmente en los maizales de 11 estados (Ciudad de México, Estado de México, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Morelos, Oaxaca, Puebla, Tlaxcala y Veracruz) y probablemente está presente en algunas zonas de Chiapas, Tabasco, Guatemala y Honduras (Kevan, 1977; Navarro-Nava, 1999). En México está considerada como una plaga fitosanitaria importante debido a la gran cantidad de individuos que conforman sus poblaciones (CESAVEH, 2004). En la REPSA-CU es el herbívoro más importante ya que consume por lo menos 43 especies de plantas y alcanza una densidad de 22.8 indiv./m² (Cano-Santana, 1994; Mendoza y Tovar, 1996).

La especie es paurometábola y univoltina; en el Pedregal de San Ángel presenta cinco estadios de desarrollo, las ninfas eclosionan a fines de mayo y

principios de junio en tanto que los adultos maduran en septiembre y mueren a finales de diciembre (Márquez, 1968). Su ciclo biológico dura 252.4 días y al final las hembras depositan de una a dos ootecas con 41 huevos como máximo y 10 como mínimo (Serrano-Limón y Ramos-Elorduy, 1989; Camacho-Castillo, 1999; Castellanos-Vargas, 2001). Las ootecas son enterradas en el suelo a una profundidad entre 1.5 y 3.0 cm; durante la oviposición el macho frecuentemente presenta conducta de resguardo (Serrano-Limón y Ramos-Elorduy, 1989; Castellanos-Vargas, 2001). En la REPSA-CU el periodo de oviposición abarca de mediados de septiembre a finales de diciembre, no obstante; en algunos años cuando el periodo de lluvias se extiende hasta mediados de noviembre, las hembras pueden sobrevivir al invierno y ovipositan en enero (Castellanos-Vargas, 2001). Las ootecas permanecen en el suelo por más de cinco meses (166 días) y soportan condiciones extremas de temperatura, sequía y deshidratación. Bajo condiciones ambientales controladas de laboratorio, el periodo de oviposición puede alcanzar la primera semana de febrero (Castellanos-Vargas, obs. pers.).

Sitio de estudio. La REPSA-CU se ubica al Suroeste de la Ciudad de México (19° 17' N, -99° 11' O) en el *campus* principal de la Universidad Nacional Autónoma de México y resguarda 237.3 hectáreas del derrame de lava del volcán Xitle cuya extensión original total se estima en 80 km² (Carrillo-Trueba, 1995; Peralta y Prado, 2009). La comunidad vegetal que ostenta es un matorral xerófilo que comprende 377 especies de plantas vasculares (Castillo-Argüero *et al.*, 2004; 2007). Recientemente el suelo se clasificó con base en su edad geológica como un Entisol haplico; mientras que por sus frecuentes afloramientos rocosos, así como por el origen de su material parietal, arena y ceniza dominantes, se consideró como Litosol lávico y un Andosol vítrico (Castellanos-Vargas *et al.*, 2017).

Presenta estacionalidad marcada, la temporada de sequía comprende de noviembre a mayo y la temporada de lluvia abarca el resto del año. Se registra una precipitación media anual de 810 mm y su temperatura media anual es de 15.6 °C; el mes más frío es enero con -2 °C (al amanecer); el mes más seco y cálido es abril con 0 mm y 28 °C (Lot y Camarena, 2009).

Técnica de muestreo. En los años 1999 y 2000 se ubicaron 20 puntos de observación permanentes en la REPSA-CU; cada uno se visitó diariamente durante el periodo de oviposición de la especie de las 7:00 a las 19:30 horas. El muestreo consistió en hacer recorridos de 20 m de longitud para buscar activamente a nivel del suelo a las hembras de *S. purpurascens* en actividad de oviposición. Cada vez que se encontraba a una hembra ovipositando se colocaba una marca sobre el sitio, haciendo un señalamiento en la vegetación, para ingresar tras un periodo refractario de 20 minutos. Las ootecas se desenterraron, etiquetaron y trasladaron al laboratorio donde se pesaron en un lapso menor a 24 horas posteriores a la colecta.

Registros morfométricos de las ootecas y los huevos. Las ootecas se midieron en el laboratorio con un calibrador digital y se calculó su volumen asumiendo que poseen la forma de un elipsoide. Con la finalidad de facilitar la separación y manipulación de los huevos, las ootecas se disgregaron sumergiéndolas en una solución de hipoclorito de sodio al 10 % durante 12 horas (Mason, 1971; Serrano-Limón y Ramos-Elorduy, 1989), posteriormente a los huevos se les aplicó solución salina al 7 % para evitar su desecación. Se cuantificó el número de huevos por ooteca y a cada uno se le midió su longitud.

Variación morfológica y temporal de las ootecas. Para establecer las variaciones del peso y del volumen de las ootecas; así como para la longitud de los huevos en relación con los años de colecta (1999 y 2000), los meses del periodo de oviposición (septiembre a enero) y la forma de las ootecas, se ajustaron modelos lineales generalizados (GLM) con función de ligamiento logit. En cada caso se calcularon las interacciones estadísticas de los modelos y a fin de establecer las diferencias significativas se realizaron pruebas de Tukey (Crawley, 1993; Sokal y Rohlf, 1995).

Para establecer si existían diferencias entre las frecuencias morfológicas que exhibieron las ootecas, los datos se agruparon en periodos bisemanales y se analizaron mediante una prueba de χ^2 ; en este caso el número de ootecas esperadas para cada categoría morfológica se calculó a partir de una tabla de contingencia.

Finalmente, para determinar las diferencias significativas entre los intervalos de tiempo y las categorías morfológicas se ajustaron pruebas de residuales (Zar, 2010). Los análisis se realizaron en STATISTICA v.8.0 (StatSoft, 2008).

Determinación de la estructura coriónica. De manera aleatoria se eligió una muestra de 10 huevos y cada uno se lavó durante 20 segundos en una solución de etanol al 70 % en un limpiador ultrasónico mod. KH-250DB a 15 °C y a una frecuencia de operación de 50 Hz. Después de realizar el secado a punto crítico, los huevos se fijaron en soportes utilizando cinta adhesiva eléctrica y se revistieron con oro por bombardeo iónico. Las muestras se examinaron y fotografiaron con un

microscopio electrónico de barrido Hitachi S-4800, a un intervalo de operación entre 5 kV a 20 kV.

RESULTADOS

Composición estructural y clasificación de las ootecas. Los elementos estructurales que conforman a las ootecas de *S. purpurascens* se clasificaron por su origen en endógenos (secretados por las hembras) y exógenos (ajenos a la producción de ellas). Se identificaron tres componentes endógenos: 1) el conjunto de huevos, 2) la secreción cementante y 3) la materia esponjosa. El único elemento estructural exógeno fueron las partículas edáficas, que se adhieren a los elementos endógenos e integran la pared (Figs. 1 A y B).

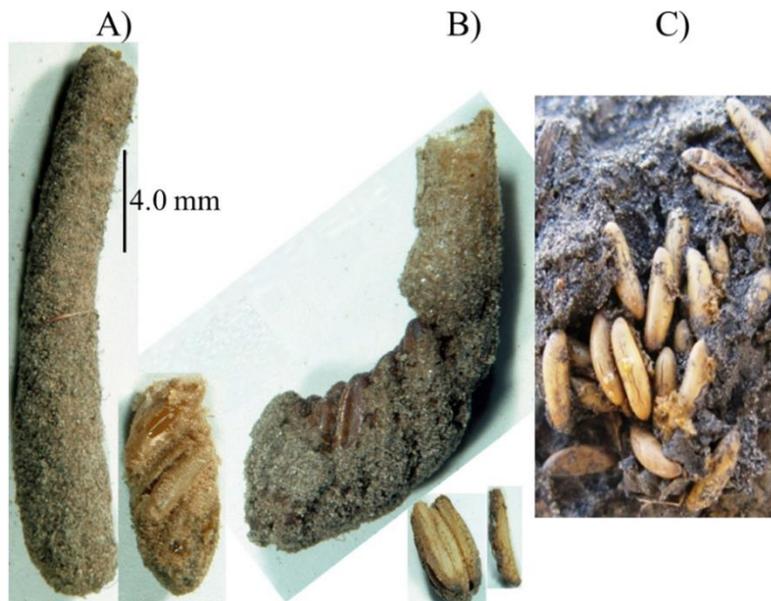


Figura 1. Variación morfológica de las ootecas de *Sphenarium purpurascens* y detalle del acomodo de los huevos en su interior. A) cilíndrica, B) oblicua y C) amorfa. Las primeras dos categorías presentaron pared de partículas edáficas en tanto que las ootecas amorfas se depositaron como costras en la superficie del suelo, por lo que carecen de recubrimiento.

Con base en los criterios morfológicos propuestos por Onsager y Mulkern (1963) las ootecas de *S. purpurascens* corresponden al tipo II. En esta categoría la secreción cementante es abundante en el exterior de los huevos y es escasa entre ellos; por esta razón la cohesividad de la ooteca es débil. La materia esponjosa rodea parcialmente al conjunto de huevos y ocupa la porción apical. Una vez que la materia esponjosa se seca conforma un tapón cuya consistencia es porosa y quebradiza, lo que le confiere fragilidad y facilita su ruptura.

Se encontró que las hembras producen ootecas con tres formas diferentes:

1) Cilíndrica. Se origina cuando las hembras entierran su abdomen formando un ángulo de 90° con relación a la superficie del suelo, por esta razón las valvas del ovipositor cavan verticalmente hasta que las hembras alcanzan su máxima distensión abdominal y expulsan los huevos. El acomodo de éstos es en forma de “espiga de trigo” y guardan una relación equidistante con respecto al eje longitudinal de la ooteca, lo que le proporciona simetría bilateral.

Los huevos están inmersos en las excreciones de las glándulas accesorias de los oviductos y la membrana exocoriónica adquiere coloración café oscura, lo que sugiere una textura coriácea. La pared de la ooteca se reviste de las partículas del suelo, ésta es recta y circunda al conjunto de huevos (Fig. 1A).

2) Oblicua. Adquiere esta forma debido a que la hembra al ovipositar entierra su abdomen en un ángulo menor a 90° con relación a la superficie del suelo, por lo cual las valvas del ovipositor cavan de manera sesgada (en diagonal) y el abdomen entra de forma curva. El acomodo de los huevos sugiere la forma de un “racimo de uvas invertido” cuyo arreglo adquiere curvatura convexo-concava, no existe arreglo equidistante con respecto al eje de simetría bilateral de la ooteca (Fig. 1 B). El tapón esponjoso que presentan tiende a seguir la curvatura que adquiere el conjunto de huevos.

3) Amorfas. Las ootecas de esta categoría se depositaron en la superficie del suelo, asemejan una costra, carecen de pared edáfica y el patrón de ordenación de los huevos es aleatorio; carecen de tapón esponjoso y la secreción cementante es escasa (Fig. 1 C).

Durante los periodos de oviposición de *S. purpurascens* en la REPSA-CU correspondientes a los años 1999 y 2000, se registraron 360 ootecas en total, de las cuales el 48.6 % fueron cilíndricas, 49.1 % oblicuas y el 2.3 % restante fueron amorfas.

Variación morfométrica. El peso y el volumen de las ootecas variaron significativamente en función de su morfología. Las cilíndricas registraron pesos y volúmenes significativamente mayores ($76.34 \text{ mg} \pm \text{error estándar } 0.018$ y $0.403 \text{ cm}^3 \pm 0.0183$) en comparación con las oblicuas ($76.24 \text{ mg} \pm 0.020$ y $0.290 \text{ cm}^3 \pm 0.019$) y las amorfas ($76.23 \text{ mg} \pm 0.033$ y $0.264 \text{ cm}^3 \pm 0.0328$; Cuadro 1).

Variación temporal. El peso y el volumen de las ootecas registraron variaciones significativas en función de los meses que abarca el periodo de oviposición. Durante septiembre y octubre, estos atributos registraron los valores significativamente más altos (en septiembre: $76.41 \text{ mg} \pm \text{error estándar } 0.027$; $0.46 \text{ cm}^3 \pm 0.027$ y en octubre: $76.38 \text{ mg} \pm 0.027$; $0.41 \text{ cm}^3 \pm 0.027$; Cuadro 1). Durante el trimestre de noviembre a enero ambos atributos redujeron su magnitud y no variaron significativamente (en noviembre: $76.24 \text{ mg} \pm 0.027$; $0.28 \text{ cm}^3 \pm 0.027$; en diciembre: $76.24 \text{ mg} \pm 0.027$; 0.27 cm^3

± 0.027 y en enero: $76.20 \text{ mg} \pm 0.027$; $0.26 \text{ cm}^3 \pm 0.026$; Cuadro 1).

El peso y el volumen de las ootecas no variaron significativamente entre los años de colecta y ambos atributos no fueron afectados por las interacciones planteadas en los modelos (Cuadro 1).

Variación temporal de la frecuencia de ootecas y su relación con la morfología. Debido a que se encontró un número muy reducido de ootecas entre los años de muestreo (en 1999: 173 y en 2000: 187), los datos se agruparon en categorías discretas bisemanales con el fin de establecer las variaciones temporales de las frecuencias con base en su morfología. Dado que las ootecas amorfas mostraron baja frecuencia se excluyeron del análisis.

Se encontró que la frecuencia de las ootecas cilíndricas y oblicuas varió significativamente a través de las categorías bisemanales ($\chi^2 = 136.72$, g.l.= 7, $P < 0.0001$). Las pruebas de residuales con un valor de $P < 0.01$ mostraron que las ootecas cilíndricas registraron mayor frecuencia en relación con las oblicuas al principio del periodo de oviposición y las oblicuas registraron mayor frecuencia hacia el final de la temporada (Fig. 2).

Morfología de los huevos. Los huevos son estructuras subcilíndricas semejantes a un grano de arroz diminuto, en la porción central las caras muestran una sutil curvatura convexo-cóncava y están finamente aguzados por los extremos polares (Figs. 3 A y B). Alcanzan una longitud promedio de $4.42 \text{ mm} \pm \text{error estándar } 0.013$ (intervalo: 3.99 a 5.0 mm) y su ancho promedio es de $1.02 \text{ mm} \pm 0.012$. Recién ovipositados su coloración es café transparente y después de 24 horas, ésta se torna café oscura. Posterior a ese periodo, la membrana exocoriónica adquiere consistencia coriácea y posee ornamentaciones ultramicroscópicas con formas hexagonales superficiales y con escaso contenido de cera (Fig. 3 C).

La distribución del vitelo en los huevos es homogénea y sólo la placa micropilar sugiere una sutil polaridad positiva hacia la porción inferior. Los huevos de esta especie presentan 45 micrópilos dispuestos de manera circular y conforman un anillo difuso que circunda el polo inferior (Fig. 3B). Cada aparto micropilar está integrado por ocho celdas triangulares separadas por canales sencillos y presentan horadación simple (Fig. 3D).

Variación morfométrica de los huevos. La longitud de los huevos varió significativamente en función de los meses que abarca el periodo de oviposición y en función de la forma que exhibieron las ootecas (Cuadro 2).

Durante septiembre y octubre se registraron los huevos con longitud significativamente mayor ($4.51 \text{ mm} \pm \text{error estándar } 0.027$ y $4.54 \text{ mm} \pm 0.027$, respectivamente) mientras que los huevos con menor longitud se encontraron hacia el último trimestre del

Cuadro 1. Variación de los atributos morfológicos (peso y volumen) de las ootecas de *Sphenarium purpurascens* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel de Ciudad Universitaria. Se consideraron como variables categóricas predictivas los años y meses de colecta; así como los tipos de ootecas en función de su morfología (C = cilíndrica, O = oblicua y A = amorfa). En la columna de la derecha se muestran los resultados generales de la Prueba de Tukey; la significancia en cada caso fue probada a un valor crítico de $P = 0.05$; n.s. = no significativo.

Modelo	Fuente	F	g.l.	P	Tukey
Peso entre Años	Años	1	1	0.22	n.s.
	Error		358		
	Total		359		
Peso entre Meses	Meses	12.0	4	< 0.0001	sep=oct>nov=dic=ene
	Error		355		
	Total		359		
Peso entre Morfología	Morfol. ooteca	12.0	2	0.000014	C > O = A
	Error		357		
	Total		359		
Interacciones	Año×Mes	1.04	1	0.31	n.s.
	Año×Morfol.	0.84	1	0.49	n.s.
	Mes×Morfol.	2.20	3	0.09	n.s.
	Año×Mes×Morfol.	0.84	3	0.47	n.s.
Volumen entre Años	Años	2.83	1	0.09	n.s.
	Error		358		
	Total		359		
Volumen entre Meses	Meses	11.70	4	0	sep=oct>nov=dic=ene
	Error		355		
	Total		359		
Volumen entre Morfología	Morfol. ooteca	11.83	2	0.000011	C > O = A
	Error		357		
	Total		359		
Interacciones	Año×Mes	0.74	1	0.39	n.s.
	Año×Morfol.	0.75	1	0.55	n.s.
	Mes×Morfol.	2.38	3	0.07	n.s.
	Año×Mes×Morfol.	1.11	3	0.35	n.s.

periodo (noviembre: $4.37 \text{ mm} \pm 0.027$; diciembre: $4.37 \text{ mm} \pm 0.028$; enero: $4.33 \text{ mm} \pm 0.027$; Cuadro 2). Los huevos que integran las ootecas cilíndricas registraron una longitud promedio de $4.49 \text{ mm} \pm 0.019$ y fueron significativamente mayores en comparación con los huevos de las oblicuas ($4.37 \text{ mm} \pm 0.020$) y las amorfas ($4.36 \text{ mm} \pm 0.036$; Cuadro 2).

Finalmente, la longitud de los huevos no varió significativamente entre los años de colecta y no fue afectada por las interacciones estadísticas planteadas por los modelos (Cuadro 2).

DISCUSIÓN

Función de los componentes de las ootecas. De acuerdo con las investigaciones de Zimin (1938) sobre ootecas de acrídidos, las partículas edáficas que circundan a los huevos y la materia cementante son los componentes estructurales responsables de formar la pared, la cual constituye una importante barrera abiótica que brinda protección a las delicadas membranas coriónicas de los huevos y al concluir el proceso de incubación, sus restos facilitan la eclosión de las ninfas.

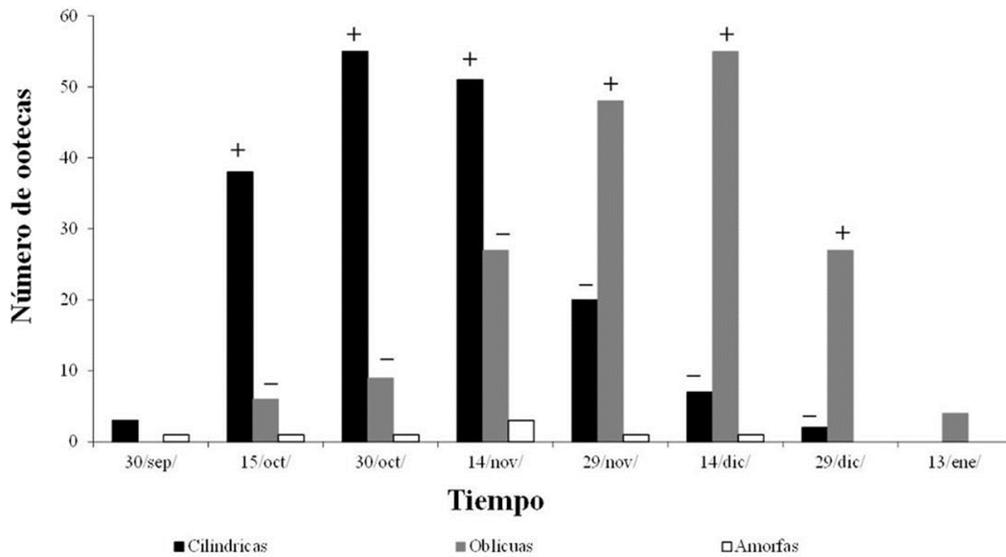


Figura 2. Variación temporal de la frecuencia de las ootecas de *Sphenarium purpurascens* en función de las categorías morfológicas. Las ootecas se agruparon en categorías discretas bisemanales y conjuntan dos años de muestreo (1999 y 2000). Los signos representan diferencias significativas en las frecuencias según las pruebas de residuos estandarizados. Para este análisis se excluyeron las ootecas amorfas.

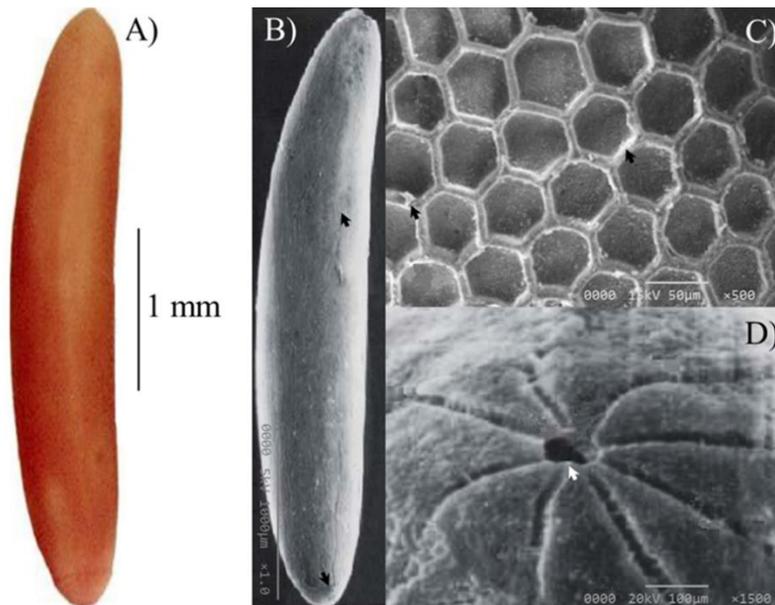


Figura 3. Morfología de los huevos de *Sphenarium purpurascens*. A) Toma correspondiente al microscopio estereoscópico convencional. B) Toma correspondiente al microscopio electrónico de barrido, la flecha superior indica la posición donde se realizó la toma correspondiente para el detalle C). La flecha inferior señala la posición de la placa micropilar e indica la posición donde se realizó la toma correspondiente para el detalle D). A la derecha de esta señal se observa un microcanal difuso que bordea al huevo. C) Detalle de la ornamentación ultraestructural de la membrana coriónica, las flechas señalan la presencia de cera. D) Detalle del aparato micropilar, la flecha señala la horadación simple y se observan ocho microcanales difusos entre las celdas.

Cuadro 2. Variación de la longitud de los huevos de *Sphenarium purpurascens* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel de Ciudad Universitaria. Se consideraron como variables categóricas predictivas los años y meses de colecta; así como los tipos de ootecas en función de su morfología (C= cilíndrica, O= oblicua y A= amorfa). En la columna de la derecha se muestran los resultados generales de la Prueba de Tukey; la significancia en cada caso fue probada a un valor crítico de $P = 0.05$; n.s. = no significativo.

Modelo	Fuente	F	g.l.	P	Tukey
Años	Años	1.50	1	0.22	n.s.
	Error		358		
	Total		359		
Meses	Meses	12.30	4	< 0.0001	sep=oct>nov=dic=ene
	Error		355		
	Total		359		
Morfología	Morfol. ooteca	11.57	2	0.000014	C > O = A
	Error		357		
	Total		359		
Interacciones	Años×Meses	1.04	1	0.31	n.s.
	Años×Morfol.	0.49	2	0.71	n.s.
	Meses×Morfol.	2.20	3	0.09	n.s.
	Años×Meses×Morfol.	0.84	3	0.47	n.s.

Con base en nuestros resultados y de acuerdo con los criterios de Onsager y Mulkern (1963), las ootecas cilíndricas y oblicuas de *S. purpurascens* corresponden al tipo II. En esta categoría, las partículas edáficas y el tapón esponjoso tienen importancia para la protección mecánica y fisiológica de los huevos. De acuerdo con algunas evidencias mostradas por Popov (1958), Parihar (1984) y Colvin (1996), las paredes de las ootecas de *S. gregaria*, *O. senegalensis* y de *Poeciloceris pictus* (Fabricius) están integradas por limos y arenas finas. Estas fracciones edáficas permiten un adecuado proceso de aireación de los huevos, promueven la hidratación, regulan el calentamiento y facilitan el proceso de incubación; así como la eclosión de las ninfas.

Por su parte, el papel fisiológico del tapón esponjoso carece de estudios concluyentes. Algunas observaciones de Eisner *et al.* (1966), Langmaack (1997) y Hopkins *et al.* (1999) sugieren que está formado por taninos y varias sustancias de naturaleza proteica, que son secretadas por las glándulas accesorias de los ovarios. Cuando estas secreciones entran en contacto con el aire, cristalizan y adquieren consistencia porosa. Bamidele y Muse (2014) indican que las secreciones ováricas son directamente responsables de la variabilidad del tamaño de los huevos de *Zonocerus variegatus* (L.); estas secreciones complementan la nutrición de los embriones y se reparten diferencialmente entre los huevos.

Adicionalmente Cherrill y Begon (1991) y Langmaack (1997), sugieren que las secreciones ováricas promueven el endurecimiento de las membranas coriónicas, lo que contribuye a la protección de los embriones ante la desecación. Complementariamente con esto, algunos resultados de Agarwal y Krishnananda (1976) señalan que el tapón esponjoso se disuelve después de una lluvia copiosa y, que al derramarse sobre los huevos, cumple una función antibiótica que los inmuniza ante la acción de bacterias y hongos; y esta protección se extendería hasta la eclosión de las ninfas. Por su parte, Groeters (1994); Fisher *et al.* (1996) y Gehrken y Doumbia (1996) mencionan que para algunas especies de ortópteros univoltinos, la hidratación y la disolución del tapón esponjoso, en conjunción con el incremento de temperatura edáfica, contribuyen al término de la diapausa embrionaria. Finalmente, para el caso de *S. purpurascens* es necesario abordar un estudio enfocado a establecer la importancia fisiológica que poseen las secreciones ováricas, así como el tapón esponjoso. Se sugiere que la ausencia de los elementos estructurales en las ootecas amorfas de *S. purpurascens* (Fig. 1 C), reduciría la viabilidad de los embriones, acentuarían el calentamiento de los huevos promoviendo su desecación y la ausencia de diapausa; a la vez la carencia de pared, facilitaría la depredación y la actividad microbiana sobre los huevos.

Factores determinantes de la variación morfológica. Durante los años 1999 y 2000 *S. purpurascens* mostró alta plasticidad para formar ootecas con tres formas diferentes (Figs. 1 A, B y C) así como huevos con longitud contrastante, cuya variación responde al tipo de ooteca y al mes en que se depositaron (Cuadro 2).

Los factores que explican esta variabilidad morfológica se abordan en cinco ejes temáticos propuestos por Hewitt (1985): I) clima y estacionalidad; II) calidad del alimento; III) beneficios de la cópula y tiempo de desarrollo ovárico; IV) edad de la hembra al ovipositar y V) microtopografía y profundidad edáfica; y se analizan a continuación.

I) Clima y estacionalidad. El periodo de oviposición en la REPSA-CU comprende la última etapa del otoño y su transición hacia el invierno, esto es desde finales de septiembre y hasta mediados de enero (Fig. 2). Castellanos-Vargas (2001) indica que al inicio del periodo las condiciones ambientales prevalecientes son: humedad edáfica entre 20.5 a 17.6 % y temperatura atmosférica promedio de 16.5 °C. Este autor discute que dichas condiciones favorecen la actividad muscular del abdomen para lograr la máxima distensión y así facilitar la formación de ootecas cilíndricas. Por su parte, las condiciones que prevalecen hacia el final del periodo son: humedad edáfica entre 10.2 a 7.4 % y temperatura promedio de 10.5 °C; bajo este ambiente limitante se favorecería la formación de ootecas oblicuas. La condición ectotérmica de los insectos representa una limitante fisiológica que vulnera a las hembras ante las condiciones del invierno experimentando un alto riesgo de morir antes de ovipositar. De acuerdo con los datos de Lot y Camarena (2009), la temperatura mínima que se ha registrado durante el invierno en la REPSA-CU es 3 °C y la presencia de lluvias esporádicas promueve heladas matutinas que desecan la vegetación. Bajo estas condiciones ambientales, las hembras acelerarían la selección del sitio de oviposición e incrementarían la probabilidad de enterrar el abdomen en un ángulo menor a 90°; incluso el estrés por bajas temperaturas fomentaría que las hembras depositen el conjunto de huevos en la superficie del suelo a manera de costras amorfas.

Mason (1971) reportó para *Brachaspis collinus* (Hutton) algunos resultados congruentes con

nuestros datos. Este autor indica que las bajas temperaturas que prevalecen en las localidades alpinas y subalpinas donde habita la especie, limitan su capacidad de distensión abdominal al momento de la oviposición. Las hembras que depositan sus huevos cuando la temperatura es menor a 15 °C incrementan la probabilidad de formar ootecas aberrantes. Cuando la temperatura desciende a 10 °C, las hembras ovipositan en la superficie del suelo y presentan aspecto amorfo. De manera consistente, Mukerji y Braun (1988) indican que los huevos de varias especies de acrídidos, que habitan en las praderas canadienses, son incapaces de tolerar las bajas temperaturas invernales y éstos mueren por congelamiento.

Por su parte, Willott y Hassall (1998) demostraron que los ovarios de *Chorthippus (Glyptobothrus) brunneus* (Thunberg) incrementan su actividad vitelogénica cuando la temperatura ambiental sube gradualmente de 10 a 25 °C, lo cual se refleja en una mayor producción de ootecas y huevos por hembra.

Es posible que los huevos de *S. purpurascens* registren un tamaño diferencial durante el periodo de oviposición debido al régimen de hidratación variable que experimentan en el suelo. Los datos de Lot y Camarena (2009) sugieren que la máxima precipitación en la REPSA-CU se registra entre julio y septiembre, y asciende a 605 mm de lluvia y 95 % de humedad atmosférica.

Algunos resultados de Salt (1949; 1952); Hunter-Jones y Lambert (1961); Chladny y Whitman (1998), destacan la importancia de la humedad sobre el desarrollo de los huevos y su hidratación en condiciones de campo. 1) El aparato micropilar de los huevos de *Melanoplus bivittatus* (Say), posee gran importancia para regular la entrada de agua del medio externo hacia las membranas endocoriónicas y regulan el ingreso de iones disueltos que complementan la nutrición de los embriones. 2) Los huevos de *Humbe tenuicornis* (Schaum) (Oedipodinae) alcanzan su máximo desarrollo (4.7 mm) cuando la hembra habita y se alimenta en ambientes cuya humedad relativa oscila entre 60 a 75 %; y 3) los huevos de *Romalea guttata* (Stoll) terminan la diapausa cuando el suelo se encuentra a capacidad de campo y la temperatura alcanza 25 °C. De forma contrastante con estos datos, Shah *et al.* (1998) reportaron la mortalidad de las ootecas de ortópteros en áreas cultivadas del norte de Benin

atribuidas a la sequía prolongada y a la ausencia de diapausa en los huevos.

Wu *et al.* (2012) discuten que la morfología cilíndrica de las ootecas confiere ventajas diferenciales para su calentamiento e hidratación en el suelo con respecto a las especies que las producen oblicuas. En el desierto del Sahara, las ootecas cilíndricas de *S. gregaria* optimizan la formación de microgradientes de temperatura y humedad. Los huevos que ocupan la porción apical son los primeros en calentarse e hidratarse, lo que facilita su eclosión con las primeras lluvias de la temporada; en tanto que aquellos que permanecen en la parte distal de la ooteca, alcanzarán tardíamente el umbral de eclosión hasta que existan mayores niveles de temperatura y humedad edáfica. De manera complementaria, Sultana y Wagan (2009) discuten que las ootecas oblicuas de tres especies del género *Hieroglyphus* Krauss, 1877 experimentan un calentamiento e hidratación homogéneos, por lo cual todos los individuos emergen en un mismo periodo y devastan los cultivos paquistaníes.

Finalmente, Mason (1971) sugiere que la supervivencia de los embriones en las ootecas amorfas y superficiales sería limitada o nula, si carecen de diapausa. Cabe señalar que para *S. purpurascens* es necesario probar experimentalmente el efecto de las variaciones de temperatura y humedad (edáfica y atmosférica) sobre su desempeño reproductivo y sobre la duración de la diapausa embrionaria.

II) Calidad del alimento. Mendoza y Tovar (1996) demostraron que las ninfas de *S. purpurascens*, durante sus dos primeros estadios, se alimentan preferencialmente de tres especies de asteráceas (*Eupatorium petiolare* Moc. & Sessé ex DC., *Pittocaulon praecox* [Cav.] H. Rob. & Brettell. y *Dahlia coccinea* Cav.) en la REPSA-CU y gradualmente incrementan su ámbito de alimentación, hasta que los adultos consumen por lo menos 43 especies de diferentes familias. Por su parte, Anaya-Merchant (1999) reportó que la comunidad de asteráceas durante el invierno reduce su contenido de agua y adquiere mayor dureza foliar, la cual se atribuye a una elevada concentración de fibras celulósicas en las hojas.

Es probable que las hembras de *S. purpurascens* que maduran tardíamente y que sobreviven hasta mediados de noviembre, consuman alimento con

baja calidad (hídrica, nutricional y digestible) y ello condicione la producción de ootecas con bajo peso y volumen; así como huevos de menor longitud (Cuadro 1 y 2). Durante noviembre de 1998 a enero de 1999 se observó que los últimos adultos de la cohorte de *S. purpurascens* se alimentaban de las hojas del tepozán (*Buddleia cordata* Kunth) (Castellanos-Vargas obs. pers.); y de acuerdo con los datos de Pozos (1991), durante en esa época del año, las hojas de esta especie registran tejidos altamente fibrosos y escasa disponibilidad de agua. En el trabajo de Chapman y Robertson (1958) se demostró un patrón similar para *Nomadacris septemfasciata* (Serville) y *Acrida bicolor* (Thunberg). Cuando estas especies africanas se alimentan de plantas sujetas a estrés hídrico, las hembras producen huevos con 0.52 y 0.31 mm por debajo del promedio respectivo para cada especie. De manera consistente, Hunter-Jones y Lambert (1961) discuten la importancia de la hidratación del alimento que las hembras consumen durante el periodo de su desarrollo ovárico. Estos autores asumen que el alimento con adecuada disponibilidad hídrica determina el tamaño y cantidad de los huevos de *H. tenuicornis*. Cuando las plantas que conforman su dieta han perdido un 25 % de humedad foliar y la humedad atmosférica desciende 12 %, las hembras sólo producen 25 huevos por cada ooteca y la longitud de cada uno es 2 % menor en comparación a cuando la época es favorable. Recientemente, Franzke y Reinhold (2012) demostraron experimentalmente que la calidad de la dieta que reciben las hembras de *Chorthippus (Glyptobothrus) biguttulus* (L.) es determinante para el tamaño y peso de las ootecas, así como para los huevos de la segunda generación procreada bajo condiciones de laboratorio.

III) Beneficios de la cópula y tiempo de desarrollo ovárico. En *S. purpurascens* es probable que la producción de ootecas con diferentes formas y huevos con distinto tamaño, sean un reflejo de la cantidad y calidad de nutrientes que se transfieren a las hembras durante la cópula. Algunas evidencias que respaldan este argumento han sido mostradas por Bultin *et al.* (1987) para *Ch. brunneus*. Este autor encontró una correlación positiva y significativa de la frecuencia de cópulas sobre la fertilidad de la hembra, la cual resultó en que los huevos producidos bajo el régimen de cópulas frecuentes

alcanzaron 3.05 mm de longitud, esto fue 0.5 % superior al promedio de los que produjeron las hembras con baja frecuencia de copulación; asimismo, reportó un incremento significativo en la producción de ootecas. Por su parte, Pickford y Guillot (1976) y Friedel y Guillot (1977) indican que el macho de *Melanoplus sanguinipes* (Fabricius) posee varios periodos copulatorios durante los cuales, complementa la fecundidad de la hembra al transferir algunos nutrientes en los espermátóforos; éstos se almacenan y posteriormente, la hembra los aprovecha absorbiéndolos a través de la espermateca y complementa la nutrición de los huevos durante la fecundación.

Se ha demostrado que *S. purpurascens* es una especie protándrica y las hembras tienen apareamiento poliándrico (Cueva del Castillo, 1994); adicionalmente, Cueva del Castillo y Núñez-Farfán (2002) indican que las hembras alcanzan un alto éxito reproductivo cuando su maduración sexual es temprana en comparación con las que maduran tardíamente, pues estas últimas tienen una alta probabilidad de morir antes de copular y ovipositar. En la REPSA-CU la maduración de los ovarios de *S. purpurascens* comprende seis etapas de desarrollo y el periodo de cópula abarca cinco meses (de agosto a diciembre) (Castellanos-Vargas y Cano-Santana, *in press*). Las parejas copulan por 5.54 horas al día en promedio y permanecen en tándem hasta por 18 días (Cueva del Castillo *et al.*, 1999; Cueva del Castillo y Núñez-Farfán, 1999; Castellanos-Vargas, 2001; Cueva del Castillo, 2003).

Para el caso de esta especie es necesario probar experimentalmente la variación temporal de la transferencia de nutrientes a la hembra por vía del espermátóforo. Es probable que los últimos machos en eclosionar realicen una transferencia pobre de nutrientes y su aporte para la fecundidad de la hembra sea mínimo, lo que provocaría la producción de huevos pequeños (Cuadro 2). Finalmente, las hembras que alcanzan su madurez ovárica tempranamente tienen mayores probabilidades de copular con diferentes machos y la nutrición que reciben los embriones se reflejaría en el tamaño de los huevos de septiembre y octubre (Cuadro 2).

IV) Edad de la hembra al ovipositar. La formación de ootecas cilíndricas y oblicuas puede

atribuirse a que las hembras han tenido diferencias en el tiempo de reclutamiento, lo cual alude a la existencia de dos cohortes en la población. Camacho-Castillo (1999; 2005) señala que las hembras juveniles de *S. purpurascens* emergen durante la primera mitad de septiembre y de acuerdo con la figura 2, la máxima producción de ootecas cilíndricas fue el 30 de octubre, en tanto que el 14 de diciembre se registró la mayor producción de ootecas oblicuas y posterior a esa fecha, la producción descendió significativamente. Si se asume que la cohorte emergió a finales de mayo, entonces las hembras que ovipositaron el 30 de octubre alcanzaron 153 días de edad en promedio, mientras que aquellas que lo hicieron durante diciembre, cubrieron el 97.06 % de su ciclo biológico, esto es equivalente a una edad de 245 días. Es posible que la supervivencia y desempeño de las hembras que emergieron tardíamente fueran menores debido a las restricciones ambientales que enfrentaron en el invierno. Castellanos-Vargas (2001) indica que las hembras que ovipositan al inicio de la temporada, evaden la competencia al seleccionar el sitio de oviposición, pues al avanzar el periodo se registra un incremento significativo de las agresiones entre las hembras.

Estos argumentos pueden apoyar algunas explicaciones de Camacho-Castillo (1999; 2005) acerca de la variabilidad del tamaño corporal de *S. purpurascens*. Este autor sugiere una relación proporcional entre el tamaño de los huevos y la variabilidad de tamaño corporal de los individuos en estado adulto; los huevos grandes originan ortópteros con cuerpo grande y robusto; mientras que los huevos pequeños culminarán en individuos pequeños y delgados.

Algunos resultados de Pickford (1966; 1976) y Cherrill (2002) para tres especies de ortópteros (*Camnula pellucida* [Scudder], *M. bivittatus* y *Ch. brunneus*) son congruentes con los argumentos señalados para *S. purpurascens*. Estos autores destacan la importancia que guarda la edad de la hembra al momento de la oviposición en relación con la fecha de incubación, la fecha de eclosión y el tamaño que alcanza la descendencia. Según estos autores, las hembras jóvenes ovipositan durante el verano cuando la temperatura del suelo es de 20 a 25 °C, las ootecas toleran el invierno de sus respectivas localidades y la eclosión inicia temprano

con las primeras lluvias estivales. Los individuos que integran la primera cohorte se caracterizan por ser corpulentos y competitivos en comparación con los que integran a la segunda.

Para el caso de *S. purpurascens* es necesario probar experimentalmente que las ootecas cilíndricas y oblicuas poseen diferencias temporales de incubación y eclosión, lo cual permitiría dilucidar la existencia de dos cohortes en la población.

V) Microtopografía y profundidad edáfica. La microtopografía del sustrato basáltico y la profundidad del suelo pueden determinar la formación de ootecas con morfología contrastante. Castellanos-Vargas *et al.* (2017) indican que la profundidad que alcanza el suelo en la REPSA-CU depende estrechamente de la microtopografía que adquirió la lava al solidificarse y varía de 0.5 mm en sitios planos y oquedades, hasta 16.5 cm en algunas hondonadas. En aquellos sitios donde la roca basáltica es heterogénea y el suelo presenta escasa profundidad, se dificulta la cavitación y se potencializa la formación de ootecas oblicuas y amorfas. Los afloramientos de rocas gravosas superficiales en suelos escasamente profundos provocan laceraciones en las valvas del ovipositor y pueden desgarrar el abdomen de las hembras dificultando la postura de los huevos; en contraparte, en aquellos sitios donde la roca basáltica es homogénea y el suelo es profundo, se favorece la cavitación perpendicular y se potencializa la morfología cilíndrica.

Herrmann *et al.* (2010) indican que la forma que adquieren las ootecas de *Romalea microptera* (Palisot de Beauvois) está directamente relacionada con la profundidad del suelo que ofrece el hábitat. En suelos maduros con horizonte A bien desarrollado y escasa compactación, la hembra conforma ootecas cilíndricas que son depositadas a 5.8 cm de profundidad pudiendo alcanzar hasta 10.3 cm. Por su parte, Luong-Skovmand y Foucart (1999) indican que las hembras de *Bryophyma debilis* (Karsch) en Burkina Faso, regularmente producen ootecas cilíndricas en condiciones de campo; no obstante, si al cavar encuentran algún obstáculo, desvían el abdomen y las producen oblicuas.

CONCLUSIONES

Las hembras de *S. purpurascens* que habitan en la REPSA-CU mostraron alta variabilidad morfológica en las ootecas y huevos que produjeron entre septiembre a enero en dos años consecutivos de observación. Al inicio del periodo la forma de las ootecas fue predominantemente cilíndrica y hacia el final se registró una mayor frecuencia de la forma oblicua; las ootecas amorfas registraron baja frecuencia y se presentaron en casi todo el periodo. El peso y el volumen de las ootecas; así como la longitud de los huevos variaron en función del mes en que se depositaron y estos atributos variaron significativamente entre las tres categorías morfológicas.

La variación morfológica que exhibieron las ootecas puede representar implicaciones positivas sobre el valor de adecuación de la especie en los lugares que habita. La variabilidad que mostró la longitud de los huevos potencializa la capacidad de *S. purpurascens* para generar ecotipos con alta plasticidad de aclimatación en hábitats cuyo medio físico juega un papel limitante para su desempeño fisiológico y con este atributo, se le facilita colonizar diversos territorios del país, lo que le permitirá incrementar su ámbito de distribución geográfica.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Guillermina González Mancera de la Facultad de Química de la UNAM y a Berenit Mendoza Garfias del Instituto de Biología de la UNAM por el apoyo para la elaboración de las micrografías electrónicas. Al Biol. Josip Skejo del Departamento de Biología de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Zagreb, Croacia por sus comentarios y sugerencias al trabajo. Al Biol. Marco Antonio Romero del Laboratorio de Ecología de la Facultad de Ciencias de la UNAM por el apoyo computacional brindado para la realización de este trabajo.

LITERATURA CITADA

- AGARWAL, R. A. AND N. KRISHNANANDA. 1976. Preference to oviposition and antibiosis mechanism to jassids (*Amrasca devastans* Dist.) in cotton (*Gossypium* sp.). *Symposia Biologica Hungarica*, 16: 13–22.
- ANAYA-MERCHANT, C. A. 1999. Variación temporal de los niveles de herbivoría de las Compositae de la Reserva del Pedregal de San Ángel (México). Tesis Profesional. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias. 76 pp.
- BAKER, G. L., DYSART, R. J. AND R. G. PIGOTT. 1996. Parasitism of grasshopper and locust eggs (Orthoptera: Acrididae) by *Scelio* Species (Hymenoptera: Scelionidae) in Southern Australia. *Australian Journal of Zoology*, 44: 427–443.
- BAMIDELE A. O. AND W. A. MUSE. 2014. Geographical variation of the pyrgomorphid grasshopper, *Zonocerus variegatus* L. (Orthoptera: Pyrgomorphidae) in southern Nigeria. *Journal of Entomology and Zoology Studies*, 2: 72–75.
- BERG, V. L. 1936. The bionomics of *Systoechus vulgaris* (Diptera: Bombyliidae), a predator of grasshopper egg pods, and external morphology of the immature stages. M. Sc. Thesis, University of Saskatchewan, Canada. 250 pp.
- BUTLIN, R. K., WOODHATCH, C. W. AND G. M. HEWITT. 1987. Male spermatophore investment increases female fecundity in a grasshopper. *Evolution*, 41: 221–225.
- 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. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias. 69 pp.
- CAMACHO-CASTILLO, E. 2005. Efecto de la fecha de eclosión sobre el desempeño de *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae): el papel de la calidad de la dieta. Tesis de Maestría en Ciencias (Biología Ambiental). Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias. 58 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. Universidad Nacional Autónoma de México, Unidad Académica de los Ciclos Profesionales y Posgrado del Colegio de Ciencias y Humanidades / Centro de Ecología. 198 pp.
- CARRILLO-TRUEBA, C. 1995. *El Pedregal de San Ángel*. Universidad Nacional Autónoma de México. 177 pp.
- 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. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias. 115 pp.
- CASTELLANOS-VARGAS, I., GARCÍA-CALDERÓN, N. E. Y Z. CANO-SANTANA. 2017. Procesos físicos del suelo en la reserva ecológica del Pedregal de San Ángel de Ciudad Universitaria: atributos para su conservación. *Terra Latinoamericana*, 35: 51–64.
- CASTELLANOS-VARGAS, I. AND Z. CANO-SANTANA. *in press*. Etapas el desarrollo ovárico de *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae) en un matorral xerófilo urbanizado del centro de México. *Southwestern Entomologist*.
- CASTILLO-ARGÜERO, S., MARTÍNEZ-OREA, Y., ROMERO-ROMERO, M. A., GUADARRAMA-CHÁVEZ, P., NÚÑEZ-CASTILLO, O., SÁNCHEZ-GALLÉN, I. Y J. MEAVE. 2007. *La Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. Aspectos florísticos y ecológicos*. Universidad Nacional Autónoma de México. 294 pp.
- CASTILLO-ARGÜERO, S., MONTES-CARTAS, G., ROMERO-ROMERO, M., MARTÍNEZ-OREA, Y., GUADARRAMA-CHÁVEZ, P., SÁNCHEZ-GALLÉN, I. Y O. NÚÑEZ-CASTILLO. 2004. Dinámica y conservación de la flora del matorral xerófilo de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (D.F., México). *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 74: 51–75.
- CESAVEH. 2004. *Memoria del Curso-Taller de Identificación y Manejo del Chapulín*. Comité Estatal de Sanidad Vegetal del Estado de Hidalgo. San Miguel Regla, Huasca de Ocampo, Hidalgo. 103 pp.
- COLVIN, J. 1996. Diapause duration, survival in relation to desiccation and egg-pod morphology of the Senegalese grasshopper, *Oedaleus senegalensis*. *Physiological Entomology*, 21: 173–178.
- CRAWLEY, M. J. 1993. *GLIM for ecologist*. Blackwell Scientific Publications. Oxford. Inglaterra. 379 pp.
- CUEVA DEL CASTILLO, R. 1994. Protandria y conducta de apareamiento en *Sphenarium purpurascens*. Tesis Profesional. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias. 56 pp.
- CUEVA DEL CASTILLO, R. 2003. Body size and multiple copulations in a Neotropical grasshopper with an extraordinary mate-guarding duration. *Journal of Insect Behavior*, 16: 503–522.

- CUEVA DEL CASTILLO, R. AND J. NÚÑEZ-FARFÁN. 1999. Sexual selection on maturation time and body size in *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae): correlated response to selection. *Evolution*, 53: 209–215.
- CUEVA DEL CASTILLO, R. AND J. NÚÑEZ-FARFÁN. 2002. Female mating success and risk of prereproductive death in a protandrous grasshopper. *Oikos*, 96: 217–224.
- CUEVA DEL CASTILLO, R., NÚÑEZ-FARFÁN, J. AND Z. CANO-SANTANA. 1999. The role of body size in mating success of *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae) in Central Mexico. *Ecological Entomology*, 24: 146–155.
- CHAPMAN, R. F. AND I. A. D. ROBERTSON. 1958. The egg pods of some tropical African grasshoppers. *Journal of the Entomological Society of Southern Africa*, 21: 85–112.
- CHERRILL, A. 2002. Relationships between oviposition date, hatch date, and offspring size in the grasshopper *Chorthippus brunneus*. *Ecological Entomology*, 27: 521–528.
- CHERRILL, A. AND M. BEGON. 1991. Oviposition date and pattern of embryogenesis in the grasshopper *Chorthippus brunneus* (Orthoptera, Acrididae). *Holarctic Ecology*, 14: 225–233.
- CHLADNY, T. A. AND D. W. WHITMAN. 1998. The effects of temperature, soil moisture, and ventilation on the eggs of the grasshopper *Romalea guttata*. *Transactions of the Illinois State Academy of Science*, 91: 155–159.
- EISNER, T., SHEPHERD, J. AND G. M. HAPP. 1966. Tanning of grasshopper eggs by an exocrine secretion. *Science*, 152: 95–97.
- FRANZKE, A. AND K. REINHOLD. 2012. Transgenerational effects of diet environment on life history and acoustic signals of a grasshopper. *Behavioral Ecology*, 24: 734–739.
- FISHER, J. R., KEMP, W. P. AND F. B. PIERSON. 1996. *Aulocara elliotti* (Orthoptera: Acrididae): Diapause termination, postdiapause development, and prediction of hatch. *Environmental Entomology*, 25: 1158–1166.
- FRIEDEL, T. AND C. GILLOTT. 1977. Contribution of male-produced proteins to vitellogenesis in *Melanoplus sanguinipes*. *Journal of Insect Physiology*, 23: 145–151.
- GEHRKEN, U. AND Y. O. DOUMBIA. 1996. Diapause and quiescence in eggs of a tropical grasshopper *Oedaleus senegalensis* (Krauss). *Journal of Insect Physiology*, 42: 483–491.
- GREATHEAT, D. J. 1958. Observations on two species of *Systoechus* (Diptera: Bombyliidae) preying on the desert locust, *Schistocerca gregaria* (Forsk.) in eastern Africa. *Entomophaga*, 3: 3–22.
- GROETERS, F. R. 1994. The adaptive role of facultative embryonic diapause in the grasshopper *Caledia captiva* (Orthoptera: Acrididae) in southeastern Australia. *Ecography*, 17: 221–228.
- HERRMANN, D. L., KO, A. E., BHATT, S., JANNOT, J. E. AND S. A. JULIANO. 2010. Geographic variation in size and oviposition depths of *Romalea microptera* (Orthoptera: Acrididae) is associated with different soil conditions. *Annals of the Entomological Society of America*, 103: 227–235.
- HEWITT, G. B. 1985. Review of factors affecting fecundity, oviposition, and egg survival of grasshoppers in North America. *USDA-ARS Rangeland Insect Laboratory. ARS*, 36: 1–35.
- HOPKINS, T. L., STARKEY, S. R., XU, R., MERRITT, M. E., SCHAEFER, J. AND K. J. KRAMER. 1999. Catechols involved in sclerotization of cuticle and egg pods of the grasshopper, *Melanoplus sanguinipes*, and their interactions with cuticular proteins. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 40: 119–128.
- HUNTER-JONES, P. AND J. G. LAMBERT. 1961. Egg development of *Humbe tenuicornis* Schaum (Orthoptera: Acrididae) in relation to availability of water. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London*, 36: 75–80.
- KEVAN, D. K. 1977. The American Pyrgomorphidae. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 36: 3–28.
- LANGMAACK, M. 1997. Oviposition site and chorion structure of 3 sympatric fen grassland grasshopper species (Acrididae: Gomphocerinae). *Braunschweiger Naturkundliche Schriften*, 5: 359–370.
- LOT, A. Y P. CAMARENA. 2009. El Pedregal de San Ángel de la Ciudad de México: Reserva Ecológica Urbana de la Universidad Nacional. Pp. 19–25. In: A. Lot y Z. Cano-Santana (Eds.). *Biodiversidad del Ecosistema del Pedregal de San Ángel*. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- LUONG-SKOVMAND, M. H. AND A. FOUCART. 1999. Morphological and anatomical description of *Bryophyma debilis* (Karsch, 1896) (Orthoptera, Acrididae, Cyrtacanthacridinae), a rare grasshopper species of Burkina Faso. *Journal of Orthoptera Research*, 8: 103–109.
- MAIGA, I. H., LECOQ, M. AND C. KOOYMAN. 2008. Ecology and management of the Senegalese grasshopper *Oedaleus senegalensis* (Krauss, 1877) (Orthoptera: Acrididae) in West Africa: review and prospects. *Annales de la Société Entomologique de France*, 44: 271–288.

- MÁRQUEZ, M. C. 1968. Contribución al estudio de los ortópteros de México. IV. Ortópteros del Pedregal de San Ángel, Villa Obregón, D.F. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología*, 39: 107–112.
- MASON, P. C. 1971. Alpine grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) in the southern alps of Canterbury, New Zealand. PhD. Thesis. University of Canterbury, Christchurch New Zealand. 181 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. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias. 97 pp.
- McCaffery, A. R. 1975. Food quality and quantity in relation to egg production in *Locusta migratoria migratorioides*. *Journal of Insect Physiology*, 21: 1551-1558.
- MUKERJI, M. K. AND M. P. BRAUN. 1988. Effect of low temperatures on mortality of grasshopper eggs (Orthoptera: Acrididae). *The Canadian Entomologist*, 120: 1147–1148.
- NAVARRO-NAVA, R. 1999. Distribución geográfica del chapulín *Sphenarium purpurascens* Charpentier (Orthoptera: Pyrgomorphidae) en la región noreste del Estado de México. Tesis Profesional. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Cuautitlán. 108 pp.
- ONSAGER, J. A. AND G. B. MULKERN. 1963. Identification of eggs and egg-pods of North Dakota grasshoppers (Orthoptera: Acrididae). *Bulletin of North Dakota Agriculture Experimental Station*, 446: 1–48.
- PARIHAR, D. R. 1984. Structure of egg-pods and eggs in a grasshopper *Poekilocerus pictus* (Acridoidea: Pyrgomorphidae). *Journal of Animal Morphology and Physiology*, 31: 79–88.
- PARKER, J. R. Y C. WAKELAND. 1957. *Grasshopper egg pods destroyed by larvae of bee flies, blister beetles, and ground beetles*. Technical bulletin 1165. United States Department of Agriculture. Washington D.C. 30 pp.
- PERALTA, H. A. Y M. J. PRADO. 2009. Los límites y la cartografía. Pp. 27–42. In: A. Lot y Z. Cano-Santana (Eds.). *Biodiversidad del Ecosistema del Pedregal de San Ángel*. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- PICKFORD R. 1966. The influence of date of oviposition and climatic conditions on hatching of *Camnula pellucida* (Scudder) (Orthoptera: Acrididae). *Canadian Entomologist*, 98: 1145–1159.
- PICKFORD R. 1976. Embryonic growth and hatchability of eggs of the two striped grasshopper, *Melanoplus bivittatus* (Orthoptera: Acrididae), in relation to date of oviposition and weather. *Canadian Entomologist*, 108: 621–626.
- PICKFORD, R. AND C. GILLOTT. 1976. Effect of varied copulatory periods of *Melanoplus sanguinipes* (Orthoptera: Acrididae) females on egg hatchability and hatchling sex ratios. *The Canadian Entomologist*, 108: 331–335.
- POPOV, G. B. 1958. Ecological studies on oviposition by swarms of the desert locust (*Schistocerca gregaria* Forskal) in eastern Africa. *Anti-Locust Bulletin*, 31: 1–70.
- POZOS, H. B. A. 1991. Relaciones hídricas internas en *Senecio praecox* D.C. y *Buddleia cordata* H.B.K. de la Reserva del Pedregal de San Ángel. Tesis Profesional. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias. 77 p.
- SALAS-ARAZA, M. D., MACKAY, W. P., VALDEZ-CARRASCO, J., SALAZAR-SOLÍS, E. AND O. A. MARTÍNEZ-JAIME. 2013. Characterization and comparison of the eggs of seven species of Mexican grasshoppers. *Southwestern Entomologist*, 38: 267–274.
- SALT, R. W. 1949. Water uptake in eggs of *Melanoplus bivittatus* (Say). *Canadian Journal of Research*, 27: 236–242.
- SALT, R. W. 1952. Some aspects of moisture absorption and loss in eggs of *Melanoplus bivittatus* Say. *Canadian Journal of Zoology* 30: 55–82.
- SERRANO-LIMÓN, G. Y J. RAMOS-ELORDUY. 1989. Biología de *Sphenarium purpurascens* (Charpentier) y algunos aspectos de su comportamiento (Orthoptera: Acrididae). *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología*, 59: 139–152.
- SHAH, P.A., GODONOU, I., GBONGBOUI, C., HOSSOU, A. AND C. J. LOMER. 1998. Survival and mortality of grasshopper egg pods in semi-arid cereal cropping areas of northern Benin. *Bulletin of Entomological Research*, 88: 451–459.
- SOKAL, R. AND J. ROHLF. 1995. *Biometry*. W. H. Freeman, New York. 887 pp.
- STATSOFT, INC. 2008. *Electronic Statistics Textbook*. StatSoft Corporation. Tulsa, Oklahoma, <http://www.statsoft.com/textbook>; (Última consulta: 14-I-2014).
- SULTANA, R. AND M. S. WAGAN. 2009. A comparative study on the morphology of egg pods, egg development and hatching of three *Hieroglyphus* species (Acrididae: Orthoptera). *Pakistan Journal of Zoology*, 41: 143–148.
- WILLOTT, S. J. AND M. HASSALL. 1998. Life-history responses of British grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) to temperature change. *Functional Ecology*, 12: 232–241.

- WU, T., HAO, S., SUN, O. J. AND L. KANG. 2012. Specificity responses of grasshoppers in temperate grasslands to diel asymmetric warming. *PLoS ONE*, 7: e41764. doi:10.1371/journal.pone.0041764.
- YODER, M. J., VALERIO, A. A., POLASZEK, A., MASNER, L. AND N. F. JOHNSON. 2009. Revision of *Scelio pulchripennis*-group species (Hymenoptera, Platygastroidea, Platygastriidae). *ZooKeys*, 20: 53–118.
- ZAR, J. H. 2010. *Biostatistical analysis*. Pearson Prentice-Hall, Upper Saddle River, New Jersey. 944 pp.
- ZIMIN, L. S. 1938. The egg-pods of Acrididae. Morphology, classification and ecology. *Opred Faune SSSR*, 23: 83–90.