

**VARIACIÓN DE LA COLORACIÓN CORPORAL DE
SPHENARIUM PURPURASCENS (ORTHOPTERA:
PYRGOMORPHIDAE) EN FUNCIÓN DEL SEXO Y SU
RELACIÓN CON LA FORMACIÓN DE PAREJAS EN UN
AMBIENTE HETEROGÉNEO**

RAÚL CUEVA DEL CASTILLO* Y ZENÓN CANO-SANTANA**

*Departamento de Ecología Evolutiva. Instituto de Ecología. U.N.A.M. Apartado Postal 70-275, 04510 México, D.F.

**Laboratorio de Ecología. Facultad de Ciencias, U.N.A.M. Circuito Exterior. Ciudad Universitaria. 04510 México, D.F.

RESUMEN. La relación entre la coloración del chapulín *Sphenarium purpurascens* con su sexo y tamaño corporal, así como la variación temporal de las frecuencias de coloración y su relación con la formación de parejas fueron evaluadas. Los patrones de coloración no estuvieron claramente asociados con el tamaño corporal, pero sí con el sexo. El color negro fue más frecuente en los machos que en las hembras, mientras que la frecuencia del color café fue más alto en las hembras. La frecuencia del color verde no difirió entre sexos. Se encontró que las frecuencias de coloración variaron a lo largo de la temporada de apareamiento de 1992 (septiembre-diciembre), ya que mientras se reducía la frecuencia de individuos verdes, aumentaba la frecuencia de los individuos cafés. Los chapulines negros fueron más frecuentes a mediados de la temporada. Se encontró que al principio de la temporada de apareamiento, cuando el área de estudio estaba dominada por vegetación verde con pequeños parches de vegetación café, los chapulines tendieron a aparearse más frecuentemente con individuos de su mismo color. No obstante, con el avance de la temporada de apareamiento, cuando el tamaño y la distribución de los parches de color café aumentó por la desecación de la vegetación, el apareamiento tendió a ser aleatorio en función del color, aunque el 15 de noviembre los apareamientos heterocromáticos tuvieron una frecuencia significativamente más alta que los homocromáticos. Se sugiere que los apareamientos heterocromáticos son los preferidos por esta especie, y que la coloración tiene un valor críptico que determina los patrones de distribución espacial y de formación de parejas de los chapulines durante el apareamiento.

PALABRAS CLAVE: apareamiento, coloración, dimorfismo sexual, heterogeneidad ambiental, Pedregal de San Ángel, *Sphenarium purpurascens*, tamaño corporal, variación temporal.

ABSTRACT. The relationship between coloration and sex, and between coloration and body size of the *Sphenarium purpurascens* grasshoppers, the temporal variations of the color frequencies and its relationship with the mating patterns were studied. Color was not evidently associated with body size, but it was with sex. Black males were more frequent than black females; however, brown males were less frequent than brown females. Frequency of green color did not differ between sexes. Color frequencies varied throughout the reproductive season of 1992 (September-December), as frequency of green grasshoppers decreased, that of brown insects increased. Black grasshoppers were more frequent in the middle of the mating season. At the beginning of the mating season, when the study area was dominated by green vegetation with small

*Cueva del Castillo y Cano-Santana: Coloración de *Sphenarium purpurascens**

brown vegetation patches inside, the grasshoppers tended to mate with individuals of the same color. Nevertheless, as the reproductive season progressed, vegetation became drier and the size and distribution of brown patches increased. At this point, grasshoppers were found in the brown patches and the mating associations became independent of color; however in November 15 heterochromatic mates were significantly more frequent than homochromatic ones. We suggest that heterochromatic mating was the preferred choice by this species. These results suggest that color has a cryptic role, which determines that at the beginning of the mating season green and black individuals are distributed in green vegetation zones, whereas brown ones are distributed preferentially in dry vegetation patches. This process underlies the observed mating probabilities in the field.

KEY WORDS: body size, coloration, environmental heterogeneity, mating, Pedregal de San Ángel, sex dimorphism. *Sphenarium purpurascens*, temporary variation.

La coloración es una característica determinante en la biología de un organismo, ya que este rasgo puede ser blanco de la selección natural o sexual (Darwin, 1859; Wallace, 1889; Endler, 1978, 1980). Los patrones de coloración determinan cómo son percibidos los organismos, tanto por individuos de su misma especie como por sus depredadores (Cox y Cox, 1974; Endler, 1978, 1980; Dearn y Davies, 1983; Dearn, 1989; Brodie, 1993). La coloración puede incrementar las posibilidades de apareamiento de un organismo al hacerlo más vistoso (Borgia, 1985; Cooke y Davies, 1985); sin embargo, también puede incrementar el riesgo de depredación, al volverlo más conspicuo para sus enemigos (Endler, 1978, 1980; Ward, 1988; Milinski y Bakker, 1990). Se ha encontrado que cuando los depredadores actúan sobre la variación fenotípica en un ambiente heterogéneo, éstos pueden determinar la variación espacial y/o temporal de los patrones de coloración (Moodie, 1972; Schennum y Willey, 1979; Chapman y Dearn, 1990), y dependiendo de las condiciones ambientales de cada localidad pueden ocurrir fluctuaciones de las frecuencias de coloración representadas en cada población (Liebert y Brakefield, 1990; Osawa y Nishida, 1992).

En varias especies de acridoideos (Orthoptera) se ha reportado la existencia de variación cromática y de cambios en la coloración asociados a la maduración de los individuos (Okay, 1953; Rowell, 1967; Otte y Williams, 1972; Rowell y Cannis, 1972; Ibrahim, 1974). Esta variación en los patrones de coloración se ha interpretado como adaptativa en términos de reducir el riesgo de depredación (Isely, 1938; Chapman y Dearn, 1990). *Sphenarium purpurascens* es un acridoideo polífago de la familia Pyrgomorphidae, cuyos adultos muestran una gran variación en su tamaño y coloración, y que es muy abundante durante la temporada de lluvias en la Reserva del Pedregal de San Ángel, D.F. (Cano-Santana y Oyama, 1994). Las primeras ninfas nacen en el área del Pedregal a finales del mes de mayo y durante su desarrollo atraviesan por cinco estadios antes de llegar a la etapa adulta (Serrano-Limón y Ramos-Elorduy, 1989; Cano-Santana, 1997). Los primeros adultos emergen a finales de agosto y el pico de reclutamiento de éstos se alcanza a mediados de octubre, que es cuando se encuentra una alta frecuencia de parejas en cópula o en resguardo (Cueva del Castillo, 1994). A partir de octubre la abundancia de adultos decrece hasta

llegar a cero en los meses de diciembre o enero (Cano-Santana, 1994; Cueva del Castillo, 1994). Las hembras mueren poco después de concluir la oviposición (Serrano-Limón y Ramos-Elorduy, 1989) por el esfuerzo reproductivo, mientras que los machos reducen su abundancia al enfrentarse a las condiciones secas y frías y a la baja disponibilidad de alimento que ocurren en el invierno (obs. pers.). No obstante, se ha registrado que los chapulines de ambos sexos son depredados en el área del Pedregal de San Ángel por diferentes especies de aves, mamíferos y lagartijas (Cueva del Castillo, 1994). Se ha demostrado que en este chapulín el tamaño corporal es un rasgo sujeto a selección sexual (Cueva del Castillo y Nuñez-Farfán, 1999) y tiene apareamiento preferencial como función del tamaño, pues los individuos más grandes de ambos sexos tienen mayor éxito para aparearse (Cueva del Castillo *et al.*, 1999), aunque aún se desconoce cuál sexo es el objeto de elección. Los machos mantienen interacciones intrasexuales para tener acceso a las hembras y, avanzada la temporada de apareamiento, después de la cópula, los machos adquieren una conducta de resguardo manteniéndose encima del dorso de las hembras defendiendo esta posición ante otros machos hasta que la hembra oviposite (Cueva del Castillo *et al.*, 1999). Sin embargo, aunque existe una gran variación en la coloración de los chapulines adultos de esta especie, que incluye combinaciones de verde, café y negro, no se conoce su importancia en el apareamiento ni la relación que tiene este rasgo con el tamaño corporal. Sólo se ha reportado que los adultos de color verde se tornan de color café conforme envejecen (Serrano-Limón, 1989; Cueva del Castillo, 1994).

En general, el papel del polimorfismo cromático en los artrópodos ha sido poco estudiado pese a que puede estar ligado con funciones de termorregulación (Ibrahim, 1974), selección sexual (Osawa y Nishida, 1992) o tener una función críptica de defensa contra depredadores (Gillespie y Oxford, 1998), por lo cual esta especie parece ser adecuada para analizar el papel de la coloración en la biología de los acridoideos.

En este trabajo se pretendió conocer para la población de *S. purpurascens* de la Reserva del Pedregal de San Ángel (1) la relación que tiene la coloración con el tamaño corporal y el sexo de los chapulines adultos, (2) la variación temporal de las frecuencias cromáticas en los adultos, y (3) la relación entre los patrones de coloración y la formación de parejas en cópula y/o resguardo en condiciones naturales.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio. El estudio se realizó en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, D.F., ubicada al SO del Valle de México, entre los paralelos 19° 13' 25" y 19° 08' 26" N y entre los meridianos 99° 08' 26" y los 99° 20' 22" O, a una altitud de 2400 m. Su clima es templado sin una estación fría pronunciada, C(wa)w(bi) según

la clasificación de Köppen modificada por García (1987). La temperatura media mensual más alta ocurre en mayo (22.9°C) y la más baja en enero (10.1°C). La temporada de lluvias comprende los meses de junio a octubre y la seca de noviembre a mayo (Rzedowski, 1954). La Reserva se asienta en un derrame basáltico con suelo somero que alberga una vegetación tipo matorral xerófilo (Rzedowski, 1978). En la comunidad vegetal domina el estrato herbáceo y aparece un estrato arbustivo más o menos desarrollado, mientras que los árboles se agregan en parches en las zonas topográficamente más accidentadas (Cano-Santana, 1994).

Colecta de individuos. Durante la temporada de apareamiento de 1992 se realizaron siete colectas quincenales de chapulines adultos en la Reserva del Pedregal de San Ángel (del 8 de septiembre al 8 de diciembre). Estas colectas consistieron en redeos intensivos a lo largo de tres veredas de una longitud aproximada de 1640 m situadas en el interior de la Reserva. El período de colecta fue de las 10:00 a las 14:00 h. Los organismos capturados fueron transportados en bolsas de plástico al laboratorio, donde se registró su sexo, su color y se midió la longitud del fémur III izquierdo utilizando un calibrador (0.1 mm) como un indicador del tamaño corporal (Cueva del Castillo *et al.*, 1999). Finalmente, los insectos fueron liberados en el campo. Los organismos se ubicaron en una de tres categorías cromáticas (verde, café o negro), cuando aproximadamente el 75% o más de su superficie dorsal estuviera cubierta por uno de los colores. Se tomó este criterio porque existe una mezcla de colores en el cual siempre domina uno de ellos al menos en un 75% de su superficie dorsal (R. Cueva del Castillo, obs. pers.). No se detectó ningún caso de chapulines de categoría intermedia verde-café, lo cual puede deberse a que este cambio es más o menos súbito; por ejemplo, I. Castellanos-Vargas (com. pers.) ha registrado que las hembras en laboratorio cambian de color verde a café en un lapso menor a tres días. Adicionalmente, los chapulines tornan a color café de manera uniforme en las áreas corporales cubiertas de color verde (obs. pers.).

Patrones de coloración en relación con tamaño y sexo. Con el fin de determinar la relación entre tamaño y coloración en adultos *S. purpurascens*, se obtuvo la distribución de frecuencias de chapulines de cada color asignados a 14 categorías de tamaños de hembras y 13 categorías de tamaño de los machos. El número de categorías de tamaño (*i.e.*, número de intervalos de clase, N) para cada sexo fue calculado a partir de la ecuación: $N = n/(\ln n - 1)$, donde n es el tamaño de muestra. Se determinó la relación entre el tamaño corporal y la coloración en cada sexo utilizando una prueba de ji-cuadrada para lo cual se calcularon las frecuencias esperadas mediante una tabla de contingencia de la siguientes dimensiones: 3 (colores) X 14 (intervalos de tamaño) para las hembras, y 3 (colores) X 13 (intervalos de tamaño) para los machos (Zar, 1984). Para corroborar la relación entre tamaño corporal y coloración se realizó un Andeva de dos vías para determinar el efecto del sexo y de la coloración sobre la longitud del fémur III. Posteriormente, se realizaron

pruebas de Tukey para determinar las diferencias entre celdas.

Por otra parte, para determinar si existía una relación entre la coloración corporal y el sexo de los chapulines de esta especie se aplicó una prueba de ji-cuadrada para lo cual se calcularon las frecuencias esperadas mediante una tabla de contingencia de dimensiones 2 (sexos) X 3 (colores). Como se detectó una relación significativa entre sexo y coloración se hizo una partición de los grados de libertad de la tabla de contingencia para conocer el color en el cual se detectaron las diferencias significativas (Siegel y Castellan, 1995). Adicionalmente, se hizo un análisis de residuos para determinar las casillas en las que se encontraron diferencias significativas, tal como lo recomiendan Siegel y Castellan (1995).

En todas las pruebas anteriores se agruparon los datos de los chapulines capturados en las siete colectas.

Variación temporal de los patrones de coloración. Para conocer la relación entre fecha de colecta y las frecuencias de color en *S. purpurascens* adultos se aplicó una prueba de ji-cuadrada, calculando los esperados mediante una tabla de contingencia de 7 (fechas de colecta) X 3 (colores), para cada sexo.

Relación entre apareamiento y coloración en el campo. Para determinar si en la población de estudio las parejas se asociaron en función de la coloración, dos personas realizaron cinco colectas quincenales de parejas de chapulines en posición de cópula o resguardo entre el 15 de octubre y el 15 de diciembre de 1992 en las veredas anteriormente descritas. El periodo de colecta en cada caso fue de las 11:00 a las 14:00 h. A cada integrante de la pareja se le determinó su coloración.

Cada pareja fue clasificada en dos categorías: parejas homocromáticas (si ambos chapulines eran del mismo color) y heterocromáticas (cuando ambos tenían color distinto). El número de parejas en cada una de estas categorías para cada una de las cinco colectas fue comparado mediante el uso de pruebas de ji-cuadrada obteniendo las frecuencias esperadas a partir del cálculo de las probabilidades de apareamiento homocromático y heterocromático basado en las frecuencias de chapulines de distinto sexo y color detectadas una semana antes (ver *Colecta de individuos*).

RESULTADOS

Tamaño corporal, sexo y patrones de coloración. Se encontró que no existe una relación entre tamaño corporal y coloración en ningún sexo de chapulines cuando se aplicaron las pruebas de ji-cuadrada (hembras: $X^2_{26} = 20.63$, $P = 0.84$; machos: $X^2_{24} = 31.87$, $P = 0.13$; Fig. 1). Por otra parte, aunque el análisis de varianza detectó un efecto significativo del color ($F_{2,2759} = 6.854$, $P = 0.001$) y de la interacción color X sexo ($F_{2,2759} = 3.150$, $P < 0.05$) sobre la longitud del fémur III, las pruebas de Tukey no detectaron diferencias significativas en esta variable entre chapulines de distinto color dentro del mismo sexo (Cuadro 1). En este análisis se detectó un efecto significativo del sexo sobre la longitud del fémur III ($F_{1,2759} = 50.324$, $P < <$

Cueva del Castillo y Cano-Santana: Coloración de Sphenarium purpurascens

0.0001). En general, los machos presentan el fémur III más alargado que las hembras, aunque este parámetro no difirió entre hembras negras y los machos (Cuadro 1).

Cuadro 1

Longitud del fémur II I (mm, promedio \pm error estándar) en individuos de ambos sexos de *Sphenarium purpurascens* de acuerdo con la coloración corporal. Datos de las colectas realizadas en la Reserva del Pedregal de San Ángel durante la temporada de apareamiento de 1992. Letras diferentes entre todas las celdas denotan diferencias significativas con $P < 0.05$ (prueba de Tukey). Los números entre paréntesis denotan el tamaño de muestra.

Sexo	Café	Verde	Negro
Hembras	11.48 \pm 0.04 ^b (-388)	11.54 \pm 0.03 ^b (-801)	11.92 \pm 0.14 ^{ab} (-63)
Machos	11.98 \pm 0.05 ^a (-331)	11.98 \pm 0.03 ^a (-930)	12.06 \pm 0.05 ^a (-221)

Por otro lado, se encontró que el color del cuerpo fue significativamente dependiente del sexo ($X^2_2 = 118$, $P < 0.0001$). Los machos tuvieron una mayor frecuencia del color negro (14.8%; $z = 4.127$, $P < 0.0001$) que las hembras (4.0%; $z = 5.661$, $P < 0.0001$). En contraste, las hembras presentaron más frecuentemente un color café (35.4%; $z = 4.396$, $P < 0.0001$) que los machos (23.0%; $z = 3.218$, $P < 0.001$). Estos datos se corroboraron con pruebas de ji-cuadrada al partir los grados de libertad de la tabla de contingencia considerando sólo organismos de estos dos colores ($X^2_1 = 17.632$, $P < 0.001$). La frecuencia del color verde no difirió entre sexos (hembras: 60.6%, $z = 0.535$, $P > 0.5$; machos: 62.2%, $z = 0.389$, $P > 0.5$), lo cual se corroboró al partir los grados de libertad de la tabla de contingencia para comparar los colores verde y "no verde" (= negro+café) en relación al sexo ($X^2_1 = 0.914$, $P > 0.3$).

Variación temporal de los patrones de coloración. A lo largo de la temporada de apareamiento las frecuencias de coloración variaron en ambos sexos (hembras: $X^2_{12} = 100$, $P < 0.0001$; machos: $X^2_{12} = 356$, $P < 0.0001$; Fig. 2). Mientras la frecuencia de chapulines verdes disminuyó con el avance de la temporada de apareamiento, la frecuencia de los individuos cafés se incrementó. Por otro lado, se encontró una baja frecuencia de chapulines de color negro, sobre todo de hembras. Los chapulines negros tuvieron una mayor frecuencia relativa entre el 23 de septiembre y el 23 de octubre, estando ausentes el 8 de septiembre y siendo muy escasos al final de la temporada de apareamiento.

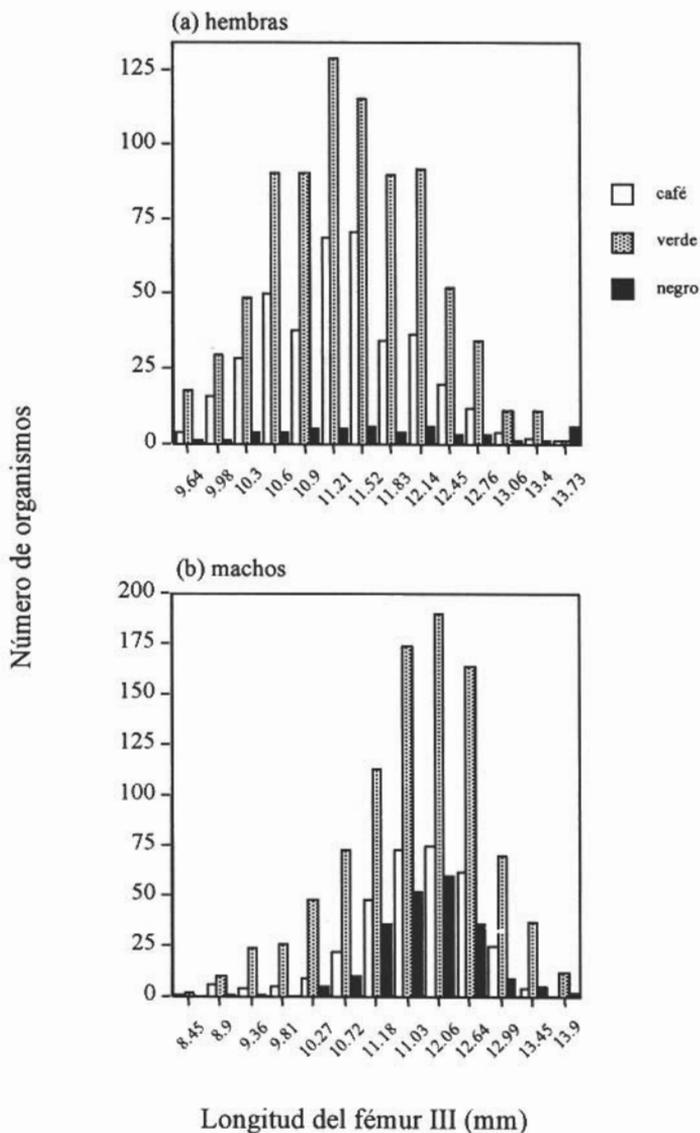


Figura 1. Distribución de frecuencias de tamaño corporal (longitud del fémur III, mm) en relación con la coloración de *S. purpurascens* en la Reserva del Pedregal de San Ángel durante la temporada de apareamiento de 1992. (a) Hembras ($N=1252$). (b) machos ($N=1482$). No se encontraron diferencias significativas entre los valores observados y esperados en ambos sexos (prueba de ji-cuadrada).

Apareamiento y coloración corporal. En la primera colecta de parejas realizada en el área de la Reserva (15 de octubre) los chapulines tendieron a aparearse con individuos de su mismo color ($X^2_1 = 15.135$, $P < 0.0001$), mientras que en la tercera colecta (15 de noviembre) los chapulines estuvieron asociados con parejas de un color diferente al suyo ($X^2_1 = 18.554$, $P < 0.0001$; Fig. 3). En la segunda (31 de octubre), cuarta (30 de noviembre) y quinta (15 de diciembre) colecta el apareamiento fue aleatorio (Segunda: $X^2_1 = 2.470$, $P > 0.05$; Cuarta: $X^2_1 = 2.168$, $P > 0.05$; Quinta: $X^2_1 = 1.589$, $P > 0.05$).

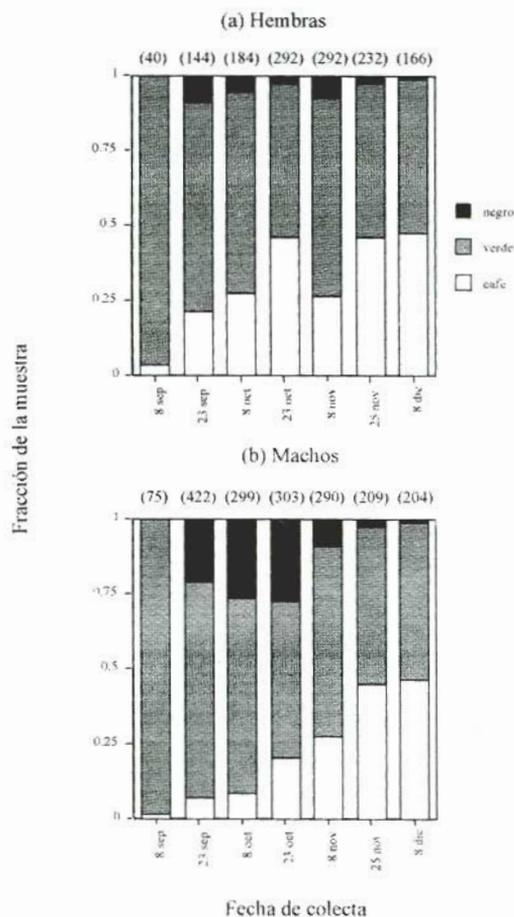


Figura 2. Variación temporal de la coloración en (a) hembras y (b) machos de *S. purpurascens* en la Reserva del Pedregal de San Ángel durante la temporada de apareamiento de 1992.

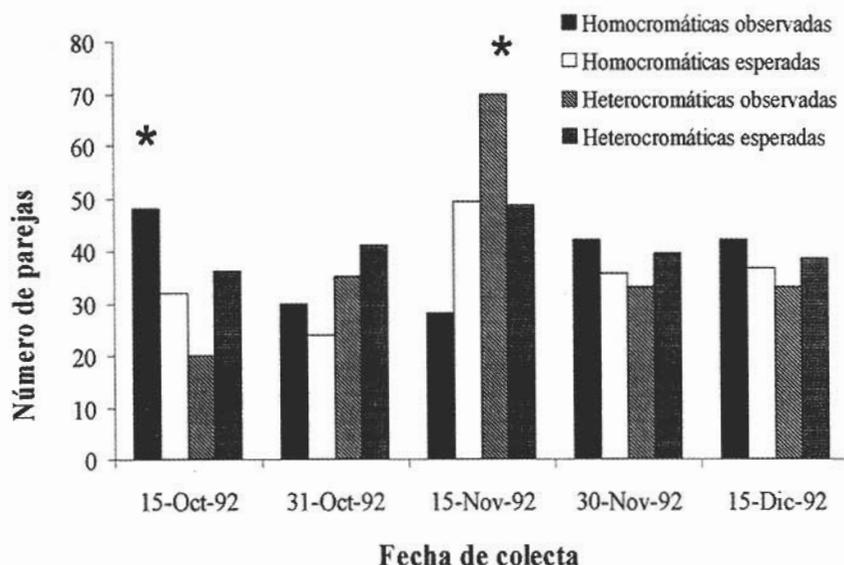


Figura 3. Frecuencias observadas y esperadas de las asociaciones de parejas (macho-hembra) como función del color en la Reserva del Pedregal de San Ángel. Los asteriscos muestran las colectas en las que las asociaciones entre el color de las parejas fueron significativas.

DISCUSIÓN

En la Reserva del Pedregal de San Ángel se observó la variación temporal en las frecuencias de coloración del chapulín *S. purpurascens* en ambos sexos. Esta variación estuvo estrechamente relacionada con el avance de la temporada de secas en la zona (R. Cueva del Castillo, obs. pers.). Altas frecuencias de chapulines verdes se registran al principio de la temporada de apareamiento cuando la vegetación aún está fresca y verde. Sin embargo, conforme termina la temporada de lluvias el tiempo se torna seco y frío, provocando la declinación y desecación de la vegetación (Cano-Santana, 1994), lo cual puede relacionarse con el aumento de la frecuencia de los chapulines café. Este cambio de frecuencias está relacionado con el hecho de que los individuos verdes, al alcanzar cierta edad cambian su color a café (Serrano-Limón y Ramos-Eiorduy, 1989; Cueva del Castillo, 1994). Sin embargo, este cambio temporal en las frecuencias de coloración también podría ser resultado de reclutamiento o mortalidad diferencial de los organismos de diferente color. En cualquiera de estos casos, los organismos de esta especie podrían estar realizando un seguimiento del ambiente, manteniéndose crípticos en un medio con tonalidades cambiantes, que durante la estación de desarrollo del chapulín va del verde al café por el efecto de la sequía sobre la vegetación. Sin embargo, en los chapulines negros, cuya frecuencia también cambia temporalmente, no se ha observado la posibilidad de cambiar de

Cueva del Castillo y Cano-Santana: Coloración de Sphenarium purpurascens

coloración, por lo que éstos podrían ser más susceptibles a la depredación cuando desaparece la vegetación fresca. Al parecer, los chapulines negros habitan preferentemente zonas de vegetación fresca que producen sombras intensas muy oscuras durante el día (R. Cueva del Castillo, obs. pers.), lo cual los podría hacer menos conspicuos.

Se encontró una relación clara entre los patrones de coloración y el sexo. El color negro estuvo sobrerrepresentado en los machos, mientras que el café lo estuvo en las hembras. Estas diferencias en las frecuencias de coloración podrían deberse al dimorfismo conductual ligado a las presiones de depredación, ya que las hembras bajan al suelo para ovipositar (R. Cueva del Castillo, obs. pers.), donde el color negro contrasta más con el color del suelo, lo cual las podría hacer más susceptibles a la depredación. Desde esta perspectiva, los costos del color negro y las ventajas del color café podrían ser más elevados en las hembras que en los machos.

Aparentemente el tamaño corporal y el color no están relacionados en *S. purpurascens* (Fig. 1; Cuadro 1); sin embargo, los resultados del Andeva sugieren un efecto significativo del color sobre el tamaño corporal. Las pruebas de Tukey y de ji-cuadrada, en todo caso, indican que esta relación, en caso de presentarse, es muy débil. Se requiere repetir un análisis morfométrico en la especie para probar esta relación incrementando el tamaño de muestra.

La formación de parejas con base en su patrón de coloración varió a lo largo de la temporada de apareamiento. En la primera colecta las parejas homocromáticas fueron más frecuentes que las heterocromáticas, mientras que en la tercera colecta la relación fue inversa, observándose una alta frecuencia de parejas heterocromáticas (Fig. 3). En las restantes colectas las asociaciones entre los organismos fueron aleatorias. Estos patrones de apareamiento podrían ser explicados por la asociación de los chapulines con parches de substrato similares a sus patrones de coloración corporal. Al principio de la temporada de apareamiento la tonalidad predominante es el verde, y los chapulines de ese color son también los más abundantes, en tanto que los individuos café se encontrarían confinados a los pequeños parches de vegetación seca existentes. Por ello, al principio de la temporada la probabilidad de apareamientos homocromáticos es más alta que la esperada por azar.

Sin embargo, con el avance de la temporada de secas las áreas con vegetación verde se van reduciendo gradualmente a fragmentos de menor tamaño. El resultado de estos cambios podría ser que los chapulines café extiendan su distribución espacial a los cada vez más extensos fragmentos de vegetación seca. Por lo anterior, los chapulines tendrían facilidades para aparearse con organismos de un color opuesto al propio. Se sugiere que los apareamientos heterocromáticos son los preferidos por los chapulines, lo cual permitiría elevar la tasa de entrecruzamiento y la varianza génica de la descendencia, sobre todo si partimos del supuesto de que el color inicial del individuo adulto está determinado genéticamente. Esta mayor varianza génica, debida a

apareamientos heterocromáticos se presentaría aun en el caso de que los organismos verdes cambien a color café.

Se sugiere que esta tendencia conductual a establecer parejas heterocromáticas está limitada por la alta frecuencia de individuos homocromáticos dentro cada parche del mosaico de vegetación al inicio de la temporada, por lo cual la frecuencia de apareamientos homocromáticos es más elevado que la esperada por azar. En este contexto, los apareamientos aleatorios del 31 de octubre se podrían adjudicar a un posible balance entre apareamientos homocromáticos (facilitados por la alta frecuencia de individuos del mismo color en cada parche) y heterocromáticos (que es la condición preferida por los chapulines). Los apareamientos aleatorios del 30 de noviembre y del 15 de diciembre se explican de otra manera. Éstos pueden deberse a una reducción en la selectividad de pareja asociada con las condiciones ambientales rigurosas asociadas con el fin de la temporada de apareamiento, cuando la disponibilidad de alimento de buena calidad nutricional es baja (por la desecación de la vegetación) y las condiciones físicas son más extremas (con frío y sequía). Asimismo, se espera que con la desaparición de los parches de vegetación fresca y verde se facilite una mezcla espacial aleatoria de chapulines adultos de distintos colores. En este caso, se espera que los adultos se encuentren presionados para copular y ovipositar antes de que mueran de hambre, frío o deshidratación, ante lo cual su selectividad para buscar pareja se reduce. Estas hipótesis se deben poner a prueba en estudios posteriores, donde aparte se investigue detalladamente la dinámica de la coloración de la vegetación y su efecto sobre la distribución de los chapulines.

En acridoideos se ha considerado que la coloración podría reducir el riesgo de depredación. Asimismo, el cambio de coloración por el que pasan diferentes acrídidos durante su vida podría servirles para mantenerse crípticos en un ambiente cambiante (Isely, 1938; Ibrahim, 1974; Chapman y Dearn, 1990). Es lógico suponer que la producción de pigmentos que confieren un color a los organismos tiene un costo que ofrece beneficios netos en términos de adecuación. Así lo sugiere el hecho de que los animales cavernícolas o los que viven en lugares no iluminados carecen de pigmentos, ya que el beneficio que potencialmente ofrecerían para termorregular, evitar depredadores o comunicarse intra e interespecíficamente es nulo (Cano-Santana y Martínez-Sánchez, 2000). Es necesario determinar experimentalmente si los patrones cromáticos y el cambio de coloración pueden reducir el riesgo de depredación de los organismos de *S. purpurascens*. Asimismo, es necesario estudiar los patrones de coloración de las ninfas, su papel ecológico y la relación que guarda con la coloración que tiene en estado adulto, todo lo cual aún no se ha estudiado.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos las facilidades prestadas por el Dr. Jorge Soberón y la M. en C. Gabriela Jiménez para llevar a cabo este trabajo en su laboratorio. Asimismo,

Cueva del Castillo y Cano-Santana: Coloración de Sphenarium purpurascens

agradecemos al Dr. Jorge Meave su ayuda en la preparación del resumen en inglés. CONACyT apoyó con becas de posgrado a ambos autores y con una beca posdoctoral otorgada a R. Cueva del Castillo. Agradecemos las acertadas sugerencias de dos revisores anónimos que mejoraron significativamente este manuscrito. A D.M. Figueroa-Castro y M.A. Romero Romero les agradecemos su apoyo técnico para la preparación del manuscrito final.

LITERATURA CITADA

- BORGIA, G. 1985. Bower quality, number of decorations and mating success of male satin bowerbirds (*Ptilinorynchus violaceus*): an experimental analysis. *Animal Behavior*, 45:851-861.
- BRODIE, E.D. 1993. Consistency of individual differences in anti-predator behaviour and colour pattern in the garter snake, *Thamnophis ordionoides*. *Animal Behavior*, 33:266-271.
- 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. UACPY-CCH y Centro de Ecología, UNAM.
- CANO-SANTANA, Z. 1997. Identificación de los estadios de desarrollo de *S. purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae) por el tamaño de su cabeza. *Folia Entomologica Mexicana*, 100:65-66.
- CANO-SANTANA, Z. Y J. MARTÍNEZ-SÁNCHEZ. 2000. *Las cuevas y sus habitantes*. Fondo de Cultura Económica, México.
- CANO-SANTANA, Z. Y K. OYAMA. 1994. Ámbito de hospederos de tres especies de insectos herbívoros de *Wigandia urens* (Hydrophyllaceae). *Southwestern Entomology*, 19:167-172.
- CHAPMAN, R.F. AND A. DEARN. 1990. Color pattern polymorphism, pp. 517-549. In: A. Dearn (Ed.). *Biology of grasshoppers*. John Wiley and Sons, Nueva York.
- COOKE, F., AND J.C. DAVIES. 1985. Assortative mating, mate choice and reproductive fitness in snow geese, pp. 279-295. In: P. Bateson (Ed.). *Mate Choice*. Cambridge University Press, Nueva York.
- COX, G.W., AND D. COX. 1974. Substrate color matching in the grasshopper *Circotettix rabula* (Orthoptera: Acrididae). *The Great Basin Naturalist*, 43:69-70.
- CUEVA DEL CASTILLO, R. 1994. *Protandria y conducta de apareamiento en Sphenarium purpurascens*. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, U.N.A.M.
- CUEVA DEL CASTILLO, R., J. NUÑEZ-FARFÁN, AND Z. CANO-SANTANA. 1999. The role of body size in the mating success of *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae) in Central Mexico. *Ecological Entomology*, 24: 146-155.
- DARWIN, C. 1859. On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for the life. Sarpe (1983). Madrid.
- DEARN, J.M., AND R.A.H. DAVIES. 1983. Natural selection and maintenance of colour pattern polymorphism in the Australian plague locust *Chortoicetes terminifera*. *Australian Journal of Biological Sciences*, 36:387-401.
- DEARN, J.M. 1989. Colour pattern polymorphism in the grasshopper *Phaulacridium vittum*. I. Geographic variation in a Victoria and evidence of habitat association. *Australian Journal of Zoology*, 32:239-249.
- ENDLER, J. 1978. A predators view of animal color patterns. *Evolutionary Biology*, 11:319-393.
- ENDLER, J. 1980. Natural selection on color patterns in *Poecilia reticulata*. *Evolution*, 34:76-91.
- GARCÍA, E. 1987. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. Laros, México.
- GILLESPIE, R.G., AND G.S. OXFORD. 1998. Selection on color polymorphism in Hawaiian happy-face spiders. Evidence from genetic structure and temporal fluctuations. *Evolution*, 52:775-783.
- IBRAHIM, M.M. 1974. Environmental effects on colour variation in *Acrida pellucida* Klug. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 77:133-136.
- ISELY, F.B. 1938. Survival value of acridian protective coloration. *Ecology*, 19:370-389.
- LIEBERT, T.G., AND P.M. BRAKEFIELD. 1990. The genetic of colour polymorphism in the aposematic Jersey tiger moth *Callimorpha quadripunctaria*. *Heredity*, 64:87-92.

- MILINSKY, M., AND T. C. BAKKER. 1990. Female sticklebacks use male coloration in mate choice and hence avoid parasitized males. *Nature*, 344:330-333.
- MOODIE, G. F. E. 1972. Predation, natural selection and adaptation in an unusual therespine stickleback. *Heredity*, 28:155-167.
- OKAY, S. 1956. The effect of temperature and humidity on the formation of green pigment in *Acrida bicolor* (Thumb). *Archives Internationales de Physiologie et de Biochimie*, 64: 80-91.
- OSAWA, N., AND T. NISHIDA. 1992. Seasonal variation in elytral colour polymorphism in *Harmonia axyridis* (the lady bird beetle): The role of non-random mating. *Heredity*, 69:297-307.
- OTTE, D., AND K. WILLIAMS. 1972. Environmentally induced color dimorphisms in grasshoppers. *Syrbula admirabilis*, *Dichromorpha viridis*, and *Chortophaga viridifasciata*. *Annals of the Entomological Society of America*, 65: 1154-1161.
- ROWELL, C. H. F. 1967. Corpus allatum implantation and green/brown polymorphisms in three African grasshoppers. *Journal of Insect Physiology*, 13:1401-1412.
- ROWELL, C. H. F., AND T. L. CANNIS. 1967. Environmental factors affecting the green/brown polymorphism in the cyrtacanthacrididine grasshopper *Schistocerca vaga* (Scudder). *Acrida*, 1: 69-71.
- RZEDOWSKI, J. 1954. Vegetación del Pedregal de San Ángel (D. F., México). *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, I. P. N. México*, 8:59-129.
- RZEDOWSKI, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México.
- SCHENNUM, W. E., AND R. B. WILLEY. 1979. A geographical analysis of quantitative morphological variation in the grasshopper *Arphia conspersa*. *Evolution*, 33:64-84.
- 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, Ser. Zool.*, 59:139-152.
- SIEGEL, S. Y N. J. CASTELLAN. 1995. *Estadística no paramétrica aplicada a las ciencias de la conducta*. Trillas, México.
- WALLACE, A. R. 1889. *Darwinism*. MacMillan. Londres.
- WARD, P. I. 1988. Sexual dichromatism and parasitism in British and Irish freshwater fish. *Animal Behavior*, 36:210-215.
- ZAR, J. 1984. *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, Nueva Jersey.

Recibido: 26 de noviembre de 1998

Aceptado: 28 de mayo del 2001