

ECOLOGY, BEHAVIOR AND BIONOMICS

El Comportamiento Acústico de *Fenestra bohlsii* Giglio-Tos (Orthoptera: Acrididae: Gomphocerinae)

ESTRELLITA LORIER¹, MARIA E CLEMENTE², MARIA D GARCÍA², JUAN J PRESA²

¹Sección de Entomología, Depto de Biología Animal, Facultad de Ciencias, Iguá 4225, Univ de la República, Montevideo 11400, Uruguay; lorier@fcien.edu.uy

²Área de Zoología, Facultad de Biología, Univ de Murcia, 30100 Murcia, Spain; española.clemente@um.es, mdgarcia@um.es, jjpresa@um.es

Edited by José Roberto Trigo – UNICAMP

Neotropical Entomology 39(6):839-853 (2010)

Acoustic Behavior of *Fenestra bohlsii* Giglio-Tos (Orthoptera: Acrididae: Gomphocerinae)

ABSTRACT - The acoustic behavior of *Fenestra bohlsii* Giglio-Tos is described for the first time. The sounds and behaviors were observed and registered in captivity. The signals were digitized with the Sound-Blaster AWE64 Gold program and analysed with the Avisoft SAS Lab Pro 30 PC for MS Windows software. Seven different types of sounds are described as produced by males: spontaneous song (also used during the courtship), two different types of courtship song, assault song, tapping associated to the courtship, interaction between males and fly crackling. For each one, the characteristic oscillograms and frequency spectra are given. Sounds are produced by different mechanisms: femoro-tegmina stridulation, typical for Gomphocerinae, fly crackling, hind tarsi tapping and alar beat, the last produced by the beat and clash of hind alae, that is, the castanet method which up to now was only known, among Orthoptera, in *Stenobothrus rubicundulus* Kruseman & Jeekel. A description of the stridulatory file of male and female is given, as well as that of the alar special structures. Behavioral units and their sequence during the courtship are defined. There, in addition to the acoustic signals, visual signals are present, referring to positions, hind legs, antennae and palpi movements and body vibrations.

KEY WORDS: Song pattern, display, grasshopper, courtship, mating

Fenestra bohlsii Giglio-Tos es un Acrídido neotropical distribuido por el sur de Brasil, sureste de Bolivia y Paraguay, noreste de Argentina y todo el Uruguay. Su hábitat característico es la pradera natural protegida, en zonas bajas y húmedas, ocasionalmente se encuentra en zonas altas y secas, laderas de sierras con escasa vegetación; en Uruguay se ha podido capturar en zonas cubiertas por vegetación baja, y especies subarborescentes de mediano porte, como chircas y carquejas (*Eupatorium* sp. y *Baccharis* sp.) (Bruner 1906, Liebermann 1939, 1942, Liebermann & Pirán 1941, Liebermann & Ruffinelli 1946, Baucke 1954, Silveira-Guido et al 1958, COPR 1982).

Las hembras son robustas y los machos mucho más pequeños. La coloración general del cuerpo es parda gris-verdosa oscura, llegando a ser prácticamente negra en la zona ventral. La frente, en los machos, es verde claro y las antenas presentan el extremo blanco. También son blanquecinos los palpos labiales y los tarsos del último par de patas. Las alas posteriores de los machos son de un rojo brillante y los ápices ahumados. Las venas anteriores están engrosadas y unidas entre sí en el tercio apical; presentan, así mismo, áreas fenestradas entre las venas costal y cubitales.

Los fémures posteriores presentan una fila estriduladora

desarrollada que utilizan en la estridulación, carácter considerado por Dirsh (1961) para elaborar su propuesta sistemática para los Acrididae y que ha hecho que los que lo poseen sean incluidos en la subfamilia Gomphocerinae. El género *Fenestra* fue englobado en la tribu Amblytropini por Carbonell (1995) sobre la base de semejanzas morfológicas más que filogenéticas. Dentro de la subfamilia todos los autores consideran que se encuentra estrechamente relacionado con el género *Peruvia* Scudder, de amplia distribución en los trópicos sudamericanos pero no presente en Uruguay.

No se conocen referencias sobre el estudio de la comunicación acústica de esta especie. Los únicos datos que se conocen sobre su comportamiento son que pueden identificarse fácilmente durante el vuelo por emitir una crepitación aguda, intermitente y característica, que los diferencia perfectamente de otras especies que emiten sonidos similares al volar. Son muy ágiles y tienden a ocultarse entre la vegetación (Hepper 1945, Silveira-Guido et al 1958, COPR 1982).

El objetivo de este trabajo es describir las distintas manifestaciones acústicas de esta especie en diferentes situaciones comportamentales y las unidades de

comportamiento que les acompañan, así como las especializaciones morfológicas implicadas en su producción.

Material y Métodos

Ejemplares estudiados. Los ejemplares utilizados para el presente estudio proceden de la colección de la Universidad de la República así como de recolecciones de campañas entomológicas, realizadas a diversas zonas del Uruguay, durante los años 1999 y 2000. Todos ellos se encuentran depositados en la Facultad de Ciencias de la Universidad de la República del Uruguay, excepto siete machos y cuatro hembras, que se encuentran depositados en la colección del Departamento de Zoología y Antropología Física de la Universidad de Murcia.

Técnicas microscópicas y caracteres cualitativos y cuantitativos para el estudio de la fila estriduladora. El estudio de la fila estriduladora fue realizado sobre un total de diez ejemplares:

Arequita (Dpto. Lavalleja) Uruguay: dos machos, una hembra, 20-II-1999 (E. Lorier leg.), dos machos, 4-III-2000 (E. Lorier leg.)

Cerro Arequita (Dpto. Lavalleja) Uruguay: dos hembras, 4-II-2000 (E. Lorier leg.)

Puntas Arroyo Laureles-Vassoura (Dpto. Tacuarembó) Uruguay: un macho, 2-III-1960 (C.S. Carbonell leg.)

Sierra de la Aurora (Dept. Rivera) Uruguay: una hembra, 14-III-1961 (C.S. Carbonell et al leg.)

Tacuarembó Chico (Dpto. Tacuarembó) Uruguay: un macho, 25-I-1960 (C.S. Carbonell leg.)

Se midió y cuantificó la fila estriduladora del fémur posterior derecho. Para el estudio biométrico se utilizó un estereomicroscopio Olympus SZH provisto de objetivos 10x, 0,66-4x-zoom, lente de 2x y objetivo micrométrico. Las medidas realizadas a la fila y al fémur, son las propuestas por Jago (1963)

Para el estudio de las púas de la fila estriduladora se empleó un microscopio electrónico de barrido JEOL 6100 provisto de SEI (secondary electron images) que trabaja con un voltaje de aceleración de 0.3 a 30 kV y con magnificación de 10-300.000x. Las muestras fueron observadas con magnificación variable y a una distancia de trabajo de 21 mm, seleccionando a 15 kV el voltaje de aceleración. Las imágenes fueron capturadas con el programa LINK ISIS. El método de limpieza de las filas y púas estriduladoras es el

propuesto en Clemente et al (1989).

Para el estudio de la fila y de las púas se han utilizado los siguientes parámetros: número total de púas en la fila, longitud de la fila estriduladora, longitud del fémur, densidad de púas en la fila y longitud de la fila en relación con la longitud del fémur. Las medidas realizadas, expresadas en mm, aparecen en la Tabla 1.

Características comportamentales y producción del sonido.

El estudio del comportamiento en cautividad, así como el de las manifestaciones acústicas, se realizó a un total de 17 ejemplares machos y tres hembras y 90 cantos distintos registrados a la especie *F. bohlsii*, objeto de estudio, incluidos en cuatro registros diferentes:

Cerro Arequita (Dept. Lavalleja) Uruguay: tres machos, una hembra, II-1999. Registro: EL/5/99

(F1-F14), Registro videográfico: 1/99, 2/99. Condiciones: La Cruz. Uruguay. 27-II-99, Jaula de sonido. Luz artificial (40 w.) 29-30 ° C; 12 machos, dos hembras, 4-II-2000 (en chirral). Registros: EL1/2000 (F1-F60), EL2/2000 (F1-F2). Registros videográficos: 1/2000 y 2/2000. Condiciones: UDELAR. Fac. Ciencias. Montevideo. Uruguay, 7 y 8-II-2000. Jaula de sonido. Luz artificial 40W. 30°C.

La Cruz (Dept. Florida) Uruguay: dos machos, 8-III-1999 (en chirral). Registro: EL/5/99 F15 (1-18). Condiciones: La Cruz, Uruguay. 8-III-99. Habitación cerrada. Luz natural, 30°C.

Los especímenes fueron mantenidos en insectarios en el laboratorio y alimentados con gramíneas renovadas diariamente. Los registros se realizaron a una temperatura de 30°C. La humedad del insectario se mantuvo humedeciendo las plantas y con un algodón empapado en agua. Los registros y las observaciones del comportamiento se realizaron, en la mayoría de los casos, en cautividad y puntualmente algunos comportamientos se observaron directamente en el campo. Se utilizaron dos tipos de insectario: uno de vidrio con tapa de malla metálica de 15 x 20 x 30 cm y otro de madera en la base y en la tapa, con paredes de malla metálica y frente de vidrio de 35 x 35 x 55 cm. En los dos casos estuvieron expuestos a la luz natural o, en su caso, artificial con bombilla de 40 w. Para la grabación de los sonidos producidos durante el vuelo, se soltaron ejemplares en una habitación cerrada con iluminación natural.

Los sonidos fueron registrados en el laboratorio usando un grabador Uher 4000 y un Uher 6000, ambos a velocidad de 9,5 cm/s, con micrófonos dinámicos Uher M655 y M518 localizados a 10-20 cm de los especímenes. Las observaciones realizadas en el laboratorio fueron grabadas

Tabla 1 Datos relativos a los parámetros empleados en el estudio de la fila estriduladora de *Fenestra bohlsii*.

	Nº ejemplares	Nº púas	Longitud fila (mm)	Longitud fémur (mm)	Densidad de púas/mm	long. fila x 100 /long. fémur
Machos	6	113 (105-125)	3,48 (3-3,9)	13,42 (12,9-13,7)	32,73 (30-37,67)	25,98 (21,9-30,23)
Hembras	4	88 (71-96)	3,37 (3,1-3,5)	16,57 (16,2-17)	26,11 (24,24-27,43)	20,33 (19,41-21,21)

en una cámara de Video JVC GR-AXM23 para su posterior análisis. La observación de los comportamientos asociados a la producción de sonido fue siempre acompañada de registros escritos.

Para el análisis de los sonidos se utilizó un Mingograph 420 System acoplado a un osciloscopio digital Tektronix 2211 y a un filtro Krohn-Hite 3550 con una banda de filtro variable entre 2 Hz y 200 kHz. Las señales fueron digitalizadas con una tarjeta Sound Blaster AWE64 Gold (Creative technology Ltd, Iveragh Road, Killorglin, Co Kerry, Ireland) a una frecuencia de muestro de 44 kHz, 8 bits, y analizados con el Avisoft SAS Lab Pro 3.0 PC software para MS-Windows (Sound Analysis and Synthesis Laboratory, Raimund Specht, Hauptstr. 52, D-13158 Berlin, Germany).

Los parámetros considerados en el estudio de los sonidos en el dominio del tiempo siguen la terminología de Ragge & Reynolds (1998):

Canto. Manifestación acústica de una especie o individuo.

Sílaba. Sonido producido por un movimiento completo del aparato estridulador o el sistema de producción de sonido, por ejemplo, el movimiento completo de subida y bajada del fémur posterior contra la tegmina o el movimiento de percusión de alguna estructura corporal (ala, tarso, ...). Se ha considerado su duración media, estimada a partir de los datos aportados por el Mingograph 420 System, así como su tasa de emisión (número de sílabas emitidas por unidad de tiempo).

Equema. Conjunto de sílabas. Se han considerado su duración media y el número de sílabas que lo componen, así como su tasa de emisión, estimados a partir de los datos aportados por el Mingograph 420 System.

En relación con el análisis espectral del sonido, realizado con el programa Avisoft SAS Lab Pro empleando una ventana de tipo Hamming de 512 puntos y un tamaño del 100%, se han considerado los siguientes parámetros: frecuencias máxima y mínima; amplitud de banda, entendida como la diferencia entre las frecuencias máxima y mínima; pico principal: frecuencia a la que se presenta la máxima amplitud del espectro y cuartil: cada una de las tres frecuencias que dividen el espectro de una señal en cuatro partes. Los cuartiles permiten caracterizar la distribución de la energía a lo largo del espectro. La distancia entre el valor inferior (25%) y el superior (75%) es una medida de la tendencia central o pureza del sonido.

Se ha observado que los machos emiten diversos tipos de cantos en distintas situaciones, que se pueden incluir en las diversas categorías existentes en la bibliografía (Ragge & Reynolds 1998, García *et al* 2003). La terminología usada en la descripción de los sonidos, en la mayoría de los casos, es la usada por Ragge & Reynolds (1998).

Se consideran los siguientes tipos de canto:

Canto espontáneo (Male calling song). Canto producido espontáneamente por un macho aislado.

Canto de cortejo. Canto producido por un macho cuando está próximo a la hembra.

Canto de asalto (o intento de cópula). Canto producido por el macho cuando está sobre el cuerpo de la hembra e intenta copular.

Canto de interacción ("disturbance song") entre machos.

Canto producido por un individuo (en este caso macho) ante la presencia o acercamiento de otros individuos.

Crepitación. Canto realizado por el macho durante el vuelo.

Para el estudio del comportamiento se analizaron las grabaciones de video. Todos los registros obtenidos fueron estudiados ralentizando la imagen 1/10 para, así, poder estudiar los movimientos asociados a las diferentes señales acústicas y visuales.

Se establecieron las unidades de comportamiento y su sucesión en los distintos enfrentamientos. Dado que el comportamiento está constituido por un flujo continuo de movimientos y sucesos, para poder medirlo, este flujo se dividió en unidades discretas o categorías siguiendo los criterios de Martin & Bateson (1991).

Las situaciones comportamentales analizadas fueron las siguientes: macho aislado; interacciones entre machos; interacciones entre un macho y una hembra: cortejo; interacciones entre varios machos y una hembra: cortejo e interacción entre machos.

Resultados

Métodos de producción de sonido. El sonido es producido por diversos mecanismos que, en casi todos los casos, involucran estructuras especializadas en las patas y/o alas: *fémoro-tegmina*: consiste en frotar el fémur posterior que, como en el resto de Gomphocerinae, posee una fila estriduladora en su cara interna contra el raspador formado por venas especializadas de la tegmina; *batido alar*: batido y golpeteo entre sí de las alas posteriores, que presentan venas especializadas en el margen anterior y áreas fenestradas; *crepitación*: sonido producido por las alas posteriores durante el vuelo; *tamborileo*: golpeteo alternado del sustrato con los tarsos posteriores.

Caracteres cualitativos y cuantitativos de la fila estriduladora. Los machos tienen la fila estriduladora recta y larga en relación con la longitud del fémur. La disposición de las púas es algo más irregular en los extremos que en el resto de la fila (Fig 1a). El número de púas es elevado y la densidad alta (Tabla 1). Las púas, setiformes, son algo subcónicas en los extremos de la fila, y de ápices muy redondeados en el resto. (Fig 1b). Se insertan mediante un corto pedúnculo en alvéolos de bordes poco pronunciados que son similares en tamaño y homogéneos en forma.

Las hembras presentan una fila estriduladora bastante menos desarrollada y algo más corta que los machos. En ocasiones es difícil de observar. Está formada por menos púas que en los machos, con disposición muy irregular a lo largo de la fila. (Tabla 1). Las púas, insertas en alvéolos de bordes pronunciados, apenas sobresalen de los mismos, presentan una estructura espatuliforme o espiniforme, muy poco diferenciada, en la zona media y, en los extremos, son semejantes a pelos o sedas (Fig 1c).

Morfología de las alas. Los machos presentan la tegmina con las venas costal, subcostal y radial reforzadas y comprimidas. Principalmente las venas costal y radial actuarían como

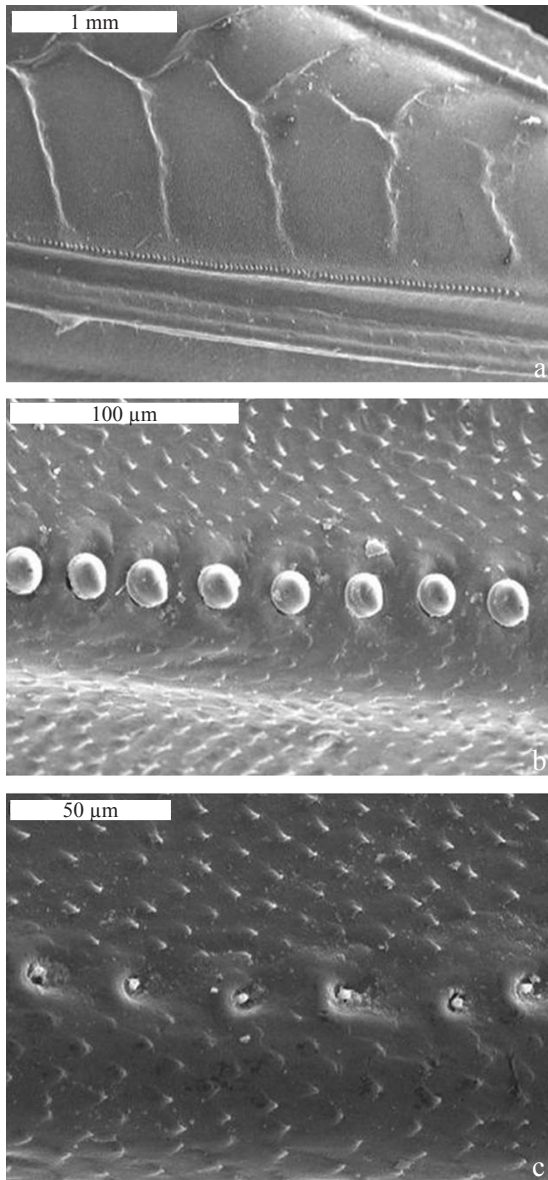


Fig 1 Fila estriduladora de *Fenestra bohlsii*. a) fila estriduladora del macho; b) aspecto de las púas de la zona media de la fila estriduladora del macho; c) aspecto de las púas de la zona media de la fila estriduladora de la hembra.

raspador (Fig 2a). El área resonante comprende parte de las áreas precostal y costal (aproximadamente la mitad distal de dichas áreas) y la primer área cubital.

En cuanto a las alas posteriores, los machos presentan en el tercio apical del margen anterior una zona esclerotizada que envuelve a las venas costal, subcostal y radial, estando las dos primeras fuertemente adosadas, formando un borde engrosado. Esta zona corresponde al área de choque de las alas durante el batido. Las venas mediana y cubital 1 presentan modificaciones en su recorrido, la vena cubital 1 se asocia con la mediana en parte de su extensión (Fig 2b). La área mediana (entre las venas mediana y cubital 1) y la primer área cubital (entre Cu1 y Cu2) están fuertemente expandidas y divididas por venas transversales que delimitan

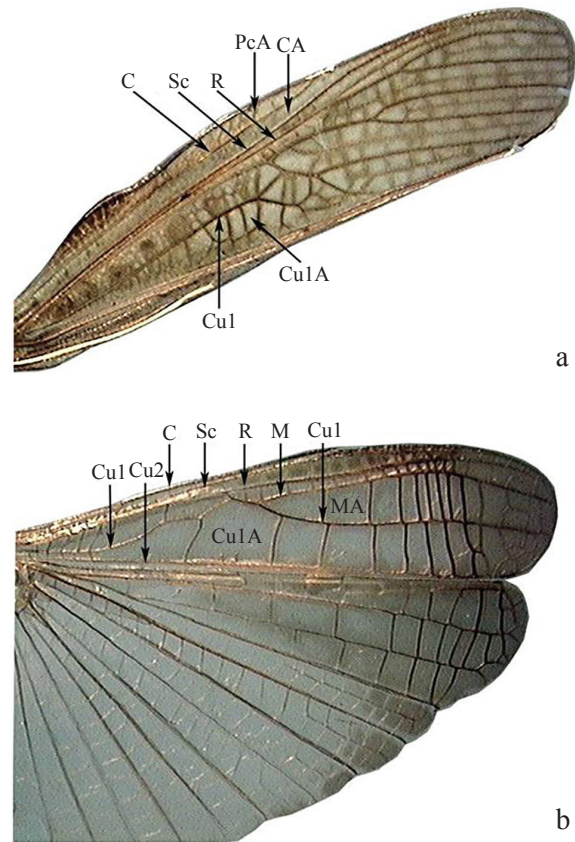


Fig 2 a) Tegmina del macho de *Fenestra bohlsii*. C: vena costal, Sc: vena subcostal, R: vena radial, PcA: área precostal, CA: área costal, Cu1: vena cubital anterior, Cu1A: área cubital.; b) ala posterior del macho de *F. bohlsii*. C: vena costal, Sc: vena subcostal, R: vena radial, M: vena mediana, MA: área mediana, Cu1: vena cubital anterior, Cu2: vena cubital posterior, Cu1A: área cubital.

celdas de forma y tamaño irregular. Estas áreas de membrana expandida actuarían como resonadores. Presentan una coloración rojiza en el área vanal, y ahumado su ápice.

Tipos de canto y sus características. Se han registrado siete situaciones de comportamiento diferentes en los que los machos producen sonidos. En ningún caso se ha observado ni registrado sonido alguno de las hembras.

Canto espontáneo (Male calling song). El macho estira las patas anteriores y medias con lo que eleva la parte anterior del cuerpo; a continuación, en un súbito despliegue, eleva las tegminas y alas, extendidas, hasta disponerlas sobre la vertical, y realiza con las alas posteriores un batido o aleteo golpeando entre sí, sobre la vertical, sus bordes anteriores. Este método lo denominamos “batido alar”. Las tegminas permanecen elevadas y separadas entre sí y no participan en la producción de sonido. La producción de sonido va acompañada de movimiento hacia delante y atrás de las antenas, pero sin ninguna secuencia ni relación con el batido de las alas. El sonido finaliza abruptamente.

Son cantos formados por un esquema que se inicia algo

débil para aumentar en gran medida su intensidad acústica antes de finalizar de forma bastante brusca. (Fig 3a, b). El esquema presenta una duración media de 8,688 s (2,735-14,315) y está compuesto de un elevado número de sílabas, 346 (125-557), emitidas de forma muy regular, a razón de unas 42,48 síl/s (Fig 3c, d) (Tabla 2). Las sílabas tienen una duración media de 0,022 s (0,015-0,025).

El espectro de frecuencia de la señal emitida (Fig 3e) ocupa una banda de unos 6740 Hz (979-11761) (Tabla 2), con la frecuencia mínima hacia los 3010 Hz (1800-4681) y la máxima hacia los 9700 (5097-13728). El pico principal se sitúa alrededor de los 5000 Hz (4415-6164), el cuartil inferior (25% de la señal) en 4721 Hz, el cuartil medio (50%) en 5598 Hz y el superior (75%) en 8406 Hz.

Según las observaciones de campo este sonido es producido cuando está soleado, y con temperaturas próximas a los 30°C. Lo emiten machos apoyados sobre el suelo, al pie de las chircas (matas de porte medio) o subidos sobre pequeñas matas. Es un sonido largo y estridente que puede percibirse a más de 100 m.

Cantos de cortejo. Esta especie produce durante el cortejo sonido de cuatro modos diferentes.

Batido alar. Este canto es idéntico al descrito para el canto espontáneo como “Batido alar”. Lo realiza el macho en las proximidades de la hembra.

Femoro-tegmina tipo 1. El macho, con las antenas en posición natural (dirigidas hacia delante) y las patas

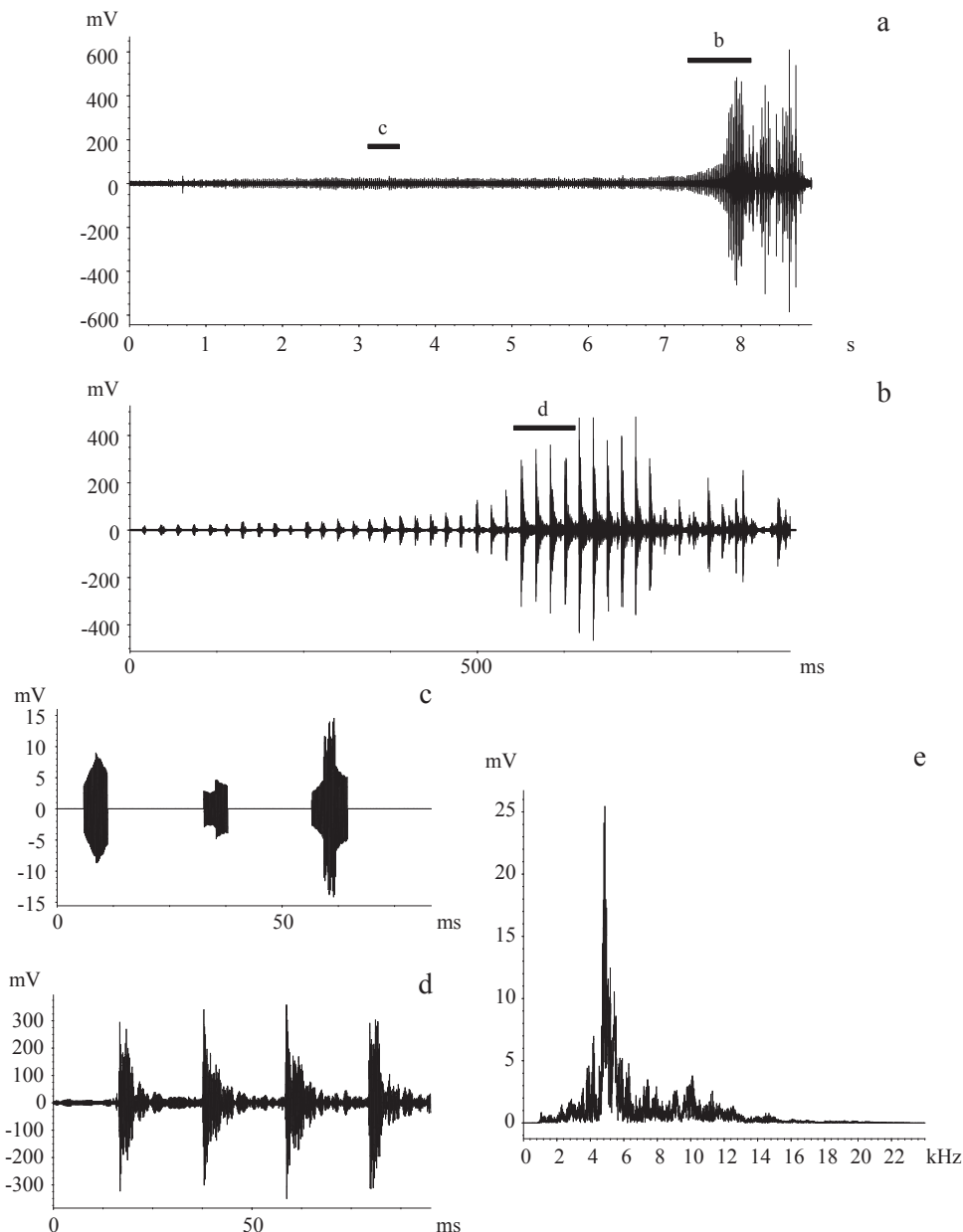


Fig 3 Canto espontáneo del macho de *Fenestra bohlsii*. a) oscilograma del canto completo; b, c y d) detalles de distintas partes del canto; e) espectro de frecuencia.

Tabla 2 Resumen de características temporales y espectrales de los sonidos producidos por *Fenestra bohlsii*. Los valores presentados son el promedio y la desviación típica.

Tipo de canto	Frecuencia mínima (Hz)	Frecuencia máxima (Hz)	Banda de frecuencia (anchura) (Hz)	Tasa de emisión silábica (sil/s)
Espontáneo	3054 ± 615	9758 ± 2300	6740 ± 2507	42,48 ± 4,57
Cortejo tipo 1	2073 ± 560	9866 ± 2490	7791 ± 2848	30,49 ± 3,45
Cortejo tipo 2	4047 ± 1131	14758 ± 2800	11765 ± 2654	8,59 ± 0,91
Tamborileo	410 ± 315	1816 ± 403	1401 ± 697	-
Cópula	1965 ± 282	12412 ± 899	10446 ± 778	7,57 ± 0,66
Interacción	2939 ± 864	17125 ± 2039	14185 ± 1778	-
Crepitación	2707 ± 547	14072 ± 4189	11361 ± 4382	-

posteriores plegadas y levantadas formando un ángulo de 30° con la horizontal, empieza a producir movimientos muy rápidos (3 ó 4) de elevación alternada de las patas posteriores. En esta situación, las tibias están ligeramente separadas de los fémures, que vibran en forma sincrónica muy rápidamente, con una pequeña amplitud, de unos 30° con respecto a la horizontal. Al realizar estos movimientos emite un sonido apenas audible.

El sonido está formado por esquemas de 1,082 s (0,962-1,253) de duración, formados por 33 sílabas (30-36) (Fig 4a y b). La tasa de emisión silábica es de 30,49 sil/s (Tabla 2).

La señal ocupa una banda de 7791 Hz (1472-11190) (Tabla 2), con la frecuencia mínima hacia los 2000 Hz (1195-3003) y la máxima hacia los 9800 Hz (4476-13520). El pico principal puede aparecer localizado hacia frecuencias bajas (Fig 4d) o altas (Fig 4c), aunque, por término medio, se sitúa hacia los 5500 Hz (3020-8871). La distribución de la energía de la señal sitúa el cuartil inferior (25%) hacia los 4300 Hz, el medio (50%) hacia los 6000 Hz y el superior (75%) hacia los 8000 Hz (Fig 4).

Femoro-tegmina tipo 2. Los machos levantan bruscamente las patas posteriores hasta formar un ángulo de 45°-50° con la horizontal, las tibias pegadas al fémur y los tarsos paralelos al sustrato. Las patas, en esta situación, bajan de forma casi sincrónica y lentamente hasta adoptar de nuevo la posición natural de reposo. Durante esta bajada, los machos oscilan lentamente el cuerpo y emiten el canto muy poco audible. A la vez que el macho realiza estos movimientos, dispara las antenas bruscamente hacia arriba y de nuevo las vuelve a su posición natural.

Son esquemas de sílabas dobles de duración media 0,99 s (0,746-1,329). El número de sílabas dobles por esquema es de 8 (6-11) con una duración media de 0,041 s (0,032-0,05) (Fig 5a, b), emitidas con una tasa de 8,59 sil/s (Tabla 2).

La señal emitida ocupa una banda de 11765 Hz (7620-15816) (Tabla 2), situándose la frecuencia mínima hacia 4000 Hz (2255-5570) y la máxima hacia 14750 Hz (10722-19813). El pico principal se localiza hacia los 8500 Hz (5150-10849). La energía de la señal se distribuye de modo que el cuartil inferior (25%) se encuentra hacia 7400 Hz, el medio (50%) hacia 9000 Hz y el superior (75%) hacia 11000 Hz (Fig 5c).

Tamborileo. Durante el cortejo se ha podido registrar, en pocas ocasiones, una señal casi inaudible producida por el

golpeteo alternado contra el sustrato de los tarsos posteriores (Fig 6a). Lo realizan los machos durante la secuencia de cortejo. Generalmente este tipo de movimiento produce vibraciones que se transmiten por el sustrato (*substrate-borne vibration* Bailey 1991) y hay que detectarlas con aparatos especiales, pero en este caso, aunque débilmente, fueron captadas.

La señal registrada ocupa una banda muy estrecha (Fig 6b), de unos 1401 Hz, (420-2320) (Tabla 2), con la frecuencia mínima hacia los 400 Hz (40-840) y la máxima hacia 1800 Hz (1170-2360). El pico principal de la señal se sitúa hacia los 1000 Hz (960-1170). La distribución de la energía de la señal sitúa el cuartil inferior (25%) hacia los 1000 Hz, el medio (50%) hacia los 1250 Hz y el superior (75%) hacia los 3550.

Canto de cópula. Lo emite el macho subido sobre la hembra antes de realizar o intentar la cópula. El movimiento de las patas es similar al que realiza durante el canto tipo 2 de cortejo, a la vez toca con las antenas la cabeza y pronoto de la hembra y realiza movimientos de apertura y cierre de los palpos.

Son esquemas de longitud variable, débiles y muy rítmicos, de estructura similar a los que realiza durante el tipo 2 del canto de cortejo (Fig 7a, b).

El espectro de frecuencia de la señal emitida, sin embargo, es distinto al del canto tipo 2. En este caso (Fig 7c), la banda de frecuencias que ocupa es de 10446 Hz (9246-11211) (Tabla 2), con la frecuencia mínima hacia 2000 Hz (1778-2449) y la máxima hacia 12500 Hz (11050-13385). El pico máximo se sitúa hacia 4500 Hz (3386-6568). El cuartil inferior (25%) se sitúa hacia 4200 Hz; el medio (50%) hacia 5900 Hz, y el superior hacia 8000 Hz. Así, la señal de asalto, aunque ocupando una banda de similar amplitud a la del cortejo tipo 2, se encuentra desplazada hacia frecuencias más bajas. Podría estar dentro de la posible variabilidad de la señal.

Canto de interacción. Los cantos son realizados por diferentes machos de forma alterna en presencia de otros machos y desde diferentes puntos de la jaula, independientemente de que, entre ellos, se encuentren hembras o no.

Son sonidos de corta duración realizados por los machos mediante movimientos rápidos de las patas posteriores, al rozar el fémur contra la tegmina. Las patas se mueven juntas y se desplazan un pequeño ángulo. Los cantos están formados por sílabas cortas y aisladas, de 0,047 s (0,015-0,065) de

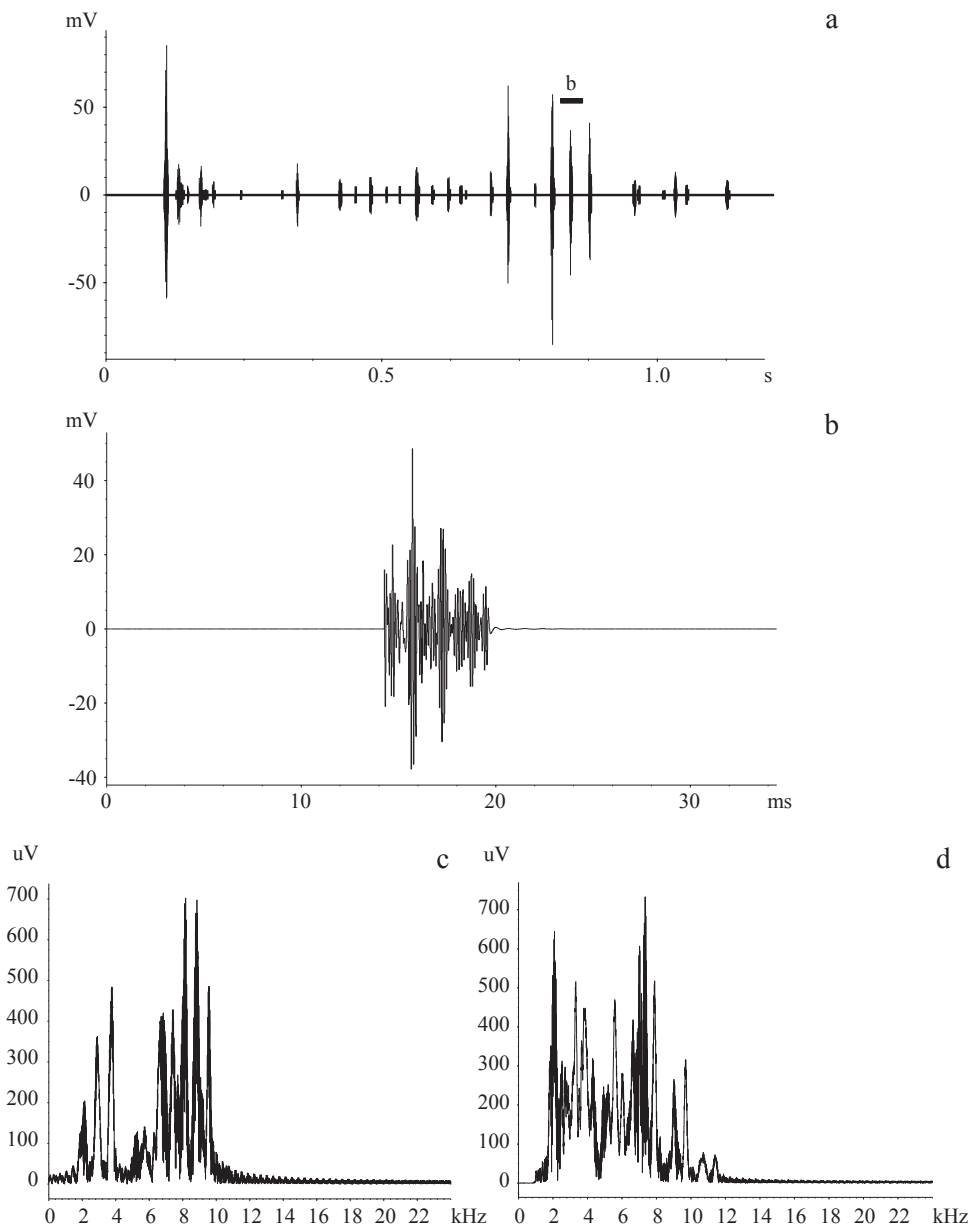


Fig 4 Canto de cortejo tipo 1 del macho de *Fenestra bohlsii*. a) oscilograma del canto completo; b) detalle del canto; c) espectro de frecuencia, caso en que el pico principal se sitúa en frecuencias bajas; d) espectro de frecuencia, caso en que el pico principal se sitúa en frecuencias superiores

duración (Fig 8a, b)

El espectro de frecuencia de la señal ocupa una banda muy amplia (Fig 8c), de 14185 Hz (11068-16650) (Tabla 2), con la frecuencia mínima hacia 3000 (979-4605) y la máxima hacia 17000 Hz (13765-20671). El pico principal de la señal se sitúa hacia 7400 Hz (2960-14152). El cuartil inferior (25%) se localiza hacia 6100 Hz, el medio (50%) hacia los 8600 Hz, y el superior (75%) hacia los 12000 Hz.

Crepitación. Son sonidos producidos por los machos durante el vuelo. Son sonidos cortos y con una estructura muy irregular (Fig 9a, b). La duración media de las crepitaciones es de 0,449 s (0,253-0,708)

El sonido emitido ocupa una banda de frecuencia (Fig 9c) de unos 11361 Hz (5570-20240) (Tabla 2), situándose la

frecuencia mínima hacia 2707 (1710-3870) Hz y la máxima hacia 14072 (8070-21950) Hz. El pico principal se sitúa en frecuencias bajas, a 4592 (3200-5525) Hz. El cuartil inferior (25%) se sitúa a 4560 Hz; el cuartil medio (50%) a 6177 y el superior (75%) a 10435 Hz. Se han registrado 18 crepitaciones en vuelo y todas presentan la misma estructura general.

Comportamiento de cortejo. El comportamiento de cortejo de *F. bolshi* consiste en una secuencia compleja de movimientos y sonidos. A continuación se describen las unidades de comportamiento más representativas del cortejo.

Unidades de comportamiento del macho

Asalto. El macho, desde la posición donde ha realizado el

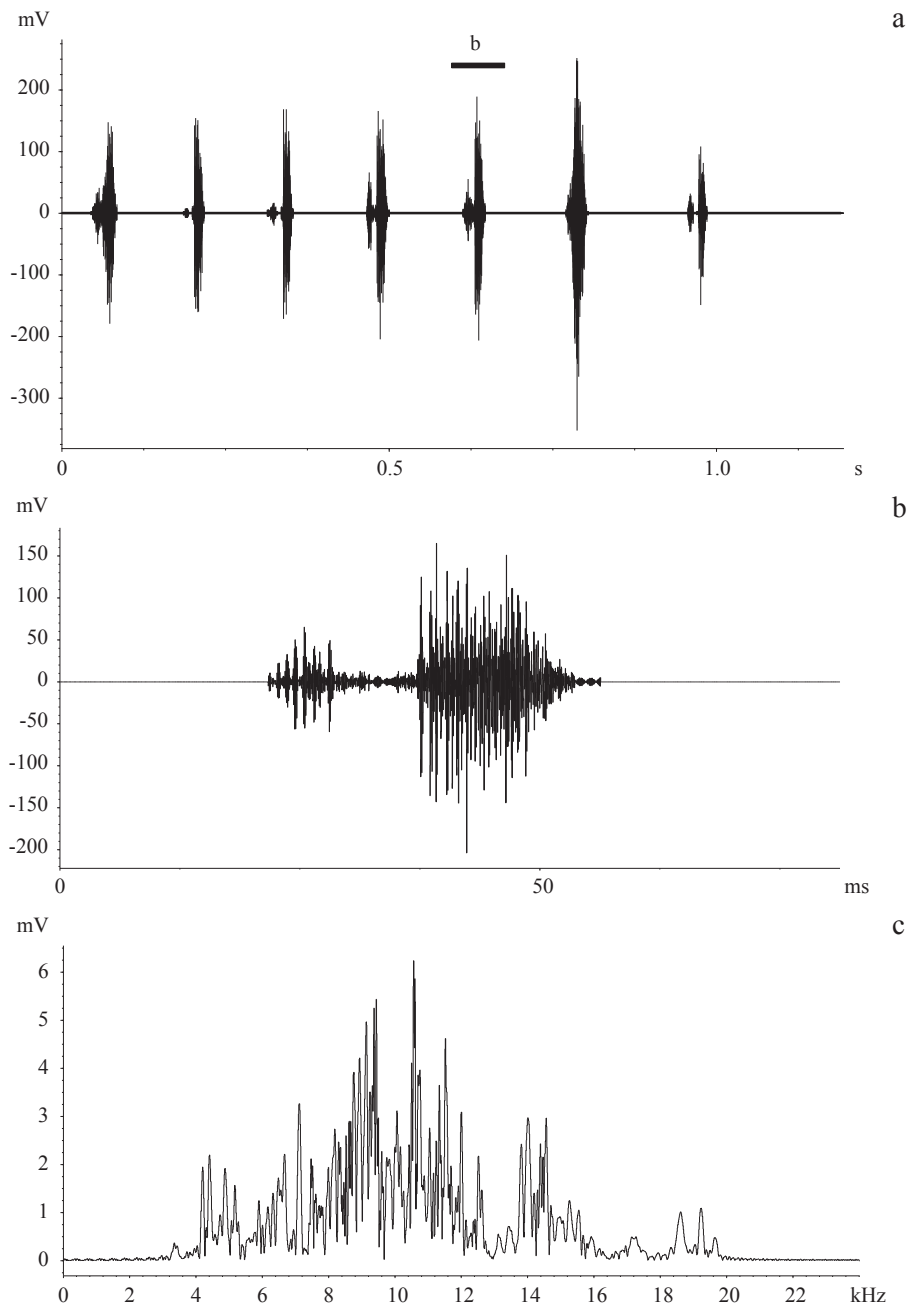


Fig 5 Canto de cortejo tipo 2 del macho de *Fenestra bohlsii*. a) oscilograma del canto completo; b) detalle de una sílaba, c: espectro de frecuencia.

batido alar, salta sobre la hembra intentando quedar subido en ella.

Balanceo. Con el cuerpo elevado sobre las patas extendidas, se balancea a un lado y otro alternativamente. Puede ir seguido de golpeteo alternado contra el sustrato de los tarsos posteriores, que produce el *tamborileo*.

Batido alar

Canto de cortejo fémoro-tegmina tipo 1

Canto de cortejo fémoro-tegmina tipo 2

Elevar patas, elevar antenas, cerrar palpos. Las patas posteriores se elevan juntas, las antenas se elevan y cierra los palpos, todo al mismo tiempo, y bruscamente. A esta

elevación de patas le sigue el canto de cortejo tipo 2.

Movimientos de patas posteriores sin emisión de sonido. Consisten en movimientos de gran amplitud, el fémur llega a la vertical o la sobrepasa. Se han observado tres tipos de estos movimientos o variaciones: luego de elevar los fémures los baja con las tibias extendidas; eleva fémures y tibias extendidas y luego pliega y despliega las tibias; eleva los fémures hacia la cabeza, sobrepasando la vertical y oscila las tibias, a veces desfasadas. Estos movimientos pueden ir acompañados de apertura y cierre de los palpos, así como de la producción del canto de cortejo tipo 1.

Persecución. El macho camina rápidamente detrás de la

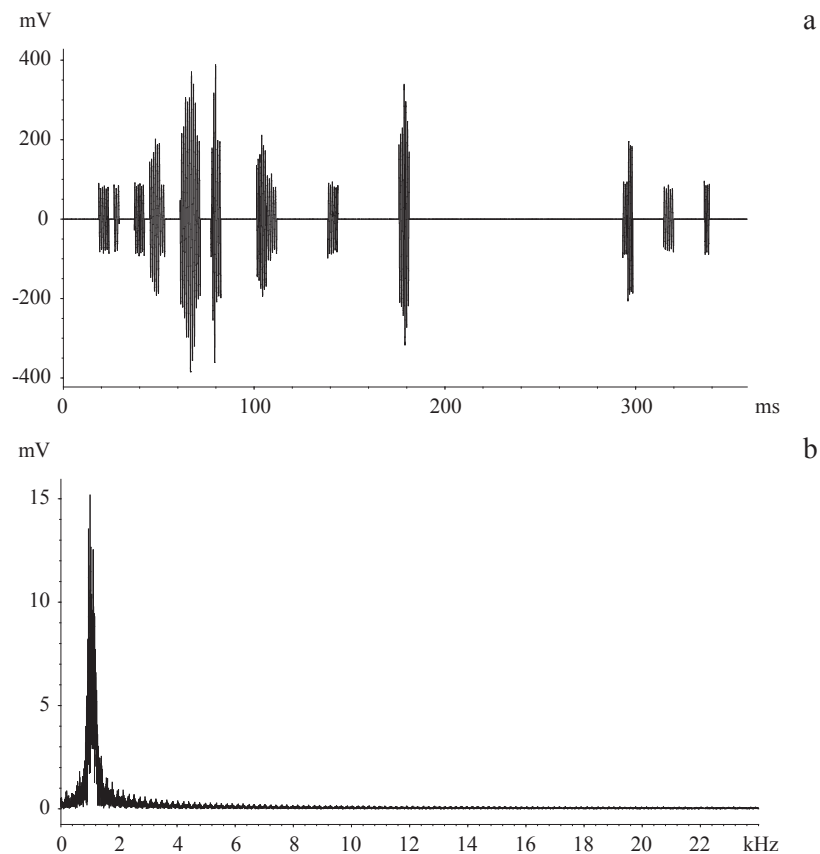


Fig 6 Sonido producido por tamborileo de los tarsos posteriores por el macho de *Fenestra bohlsii*. a) oscilograma; b) espectro de frecuencia.

hembra siguiéndola en sus desplazamientos.

Quietud (Q). Permanecer en el mismo sitio sin actividad detectable. Las antenas pueden estar ambas elevadas en su posición normal, o separadas formando entre sí un ángulo de unos 150°, una de ellas elevada y la otra baja. La duración de esta unidad es muy variable, pudiendo alcanzar varios minutos.

Unidades de comportamiento de la hembra

Rechazo. Movimientos realizados por la hembra no receptiva, tales como patadas, movimientos breves de las patas posteriores similares a los realizados por el macho durante la emisión del canto de interacción, sin emisión de sonido (*femur-shaking*, Otte, 1970), o simplemente alejarse del macho.

Quietud. Permanecer en el mismo sitio sin actividad detectable.

Secuencia de unidades de cortejo. En presencia de una hembra el macho realiza un cortejo muy elaborado. Este cortejo está mucho menos rígidamente estereotipado que el de otras especies de Gomphocerinae. Generalmente no se presenta como una repetición constante de ciclos completos de comportamiento, pudiendo presentar repeticiones de alguna de sus partes o saltos en la secuencia.

Un comportamiento completo está formado por las siguientes fases:

Fase a. El cortejo generalmente comienza cuando un macho se encuentra con una hembra y se coloca perpendicularmente

al cuerpo de la hembra a la altura de la cabeza de ésta o ligeramente por delante a una distancia entre 2 cm y 6 cm, pero en ningún caso observado se ha visto que el macho interrumpa físicamente el posible desplazamiento de la hembra. A continuación, el macho realiza movimientos mudos con las patas posteriores; para ello eleva los fémures y despliega las tibias. Los fémures pueden acabar rotando hasta 180° dirigiendo su extremo posterior hacia la cabeza del animal. Las tibias, en su despliegue, pueden llegar a formar hasta un ángulo de 90° con el fémur. Estos movimientos pueden ser producidos de modo asincrónico por cada una de las patas, pero en general hay una cierta relación entre ellas en su desplazamiento. Así mismo, los movimientos pueden ser repetidos varias veces. Estos movimientos amplios se van reduciendo hasta que se recogen las tibias. A continuación las patas descienden produciendo el sonido tipo 1. Finalizado el movimiento de las patas despliegan las tegminas y las alas y producen el batido alar.

Durante todo este tiempo las antenas se mueven hacia delante y atrás pero, como en el caso del canto de proclamación, sin ninguna secuencia o coordinación aparente con el batido.

Después de este comportamiento el macho suele quedar inactivo cerca de la hembra. Frente a la ausencia de respuesta por parte de la hembra repite la secuencia bien completa o con ausencia de alguno de los elementos, abreviando el proceso y terminando por asaltar a la hembra,

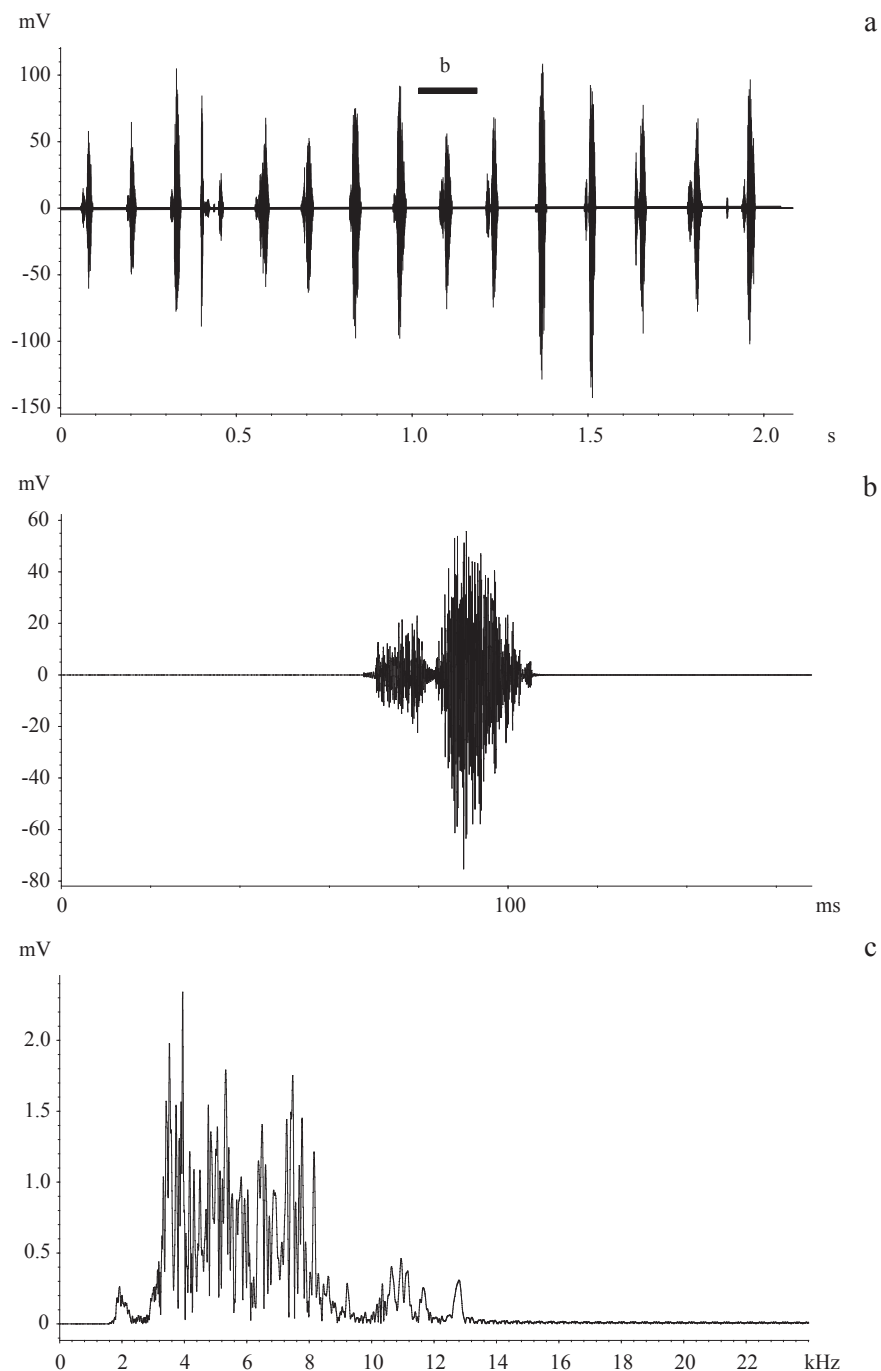


Fig 7 Canto de asalto del macho de *Fenestra bohlsii*. a) oscilograma del canto completo; b) detalle de una sílaba; c) espectro de frecuencia.

que rechaza el acercamiento del macho, por lo general desplazándose.

El macho sigue a la hembra y entonces comienza una fase diferente del cortejo.

Fase b. Este comportamiento lo realiza también en la proximidad de la hembra, si bien en este caso puede ocupar una posición igual a la del caso anterior o adoptar otra posición, detrás de la hembra o en ángulo con ella a distintas alturas del cuerpo de la hembra, pero siempre próximo; tampoco se ha observado en este caso una obstrucción física

por parte del macho. El macho comienza elevándose sobre sus patas anteriores y medias y se balancea. A continuación golpea alternativamente con las patas posteriores el sustrato y seguidamente y de modo simultáneo, eleva las patas posteriores, levanta las antenas y mueve los palpos. Seguidamente baja las patas posteriores produciendo el sonido de cortejo tipo 2. Este canto va seguido del batido alar. Después del batido alar, por lo general, se produce el asalto de la hembra.

Si no tiene éxito en el asalto, el macho persigue a la

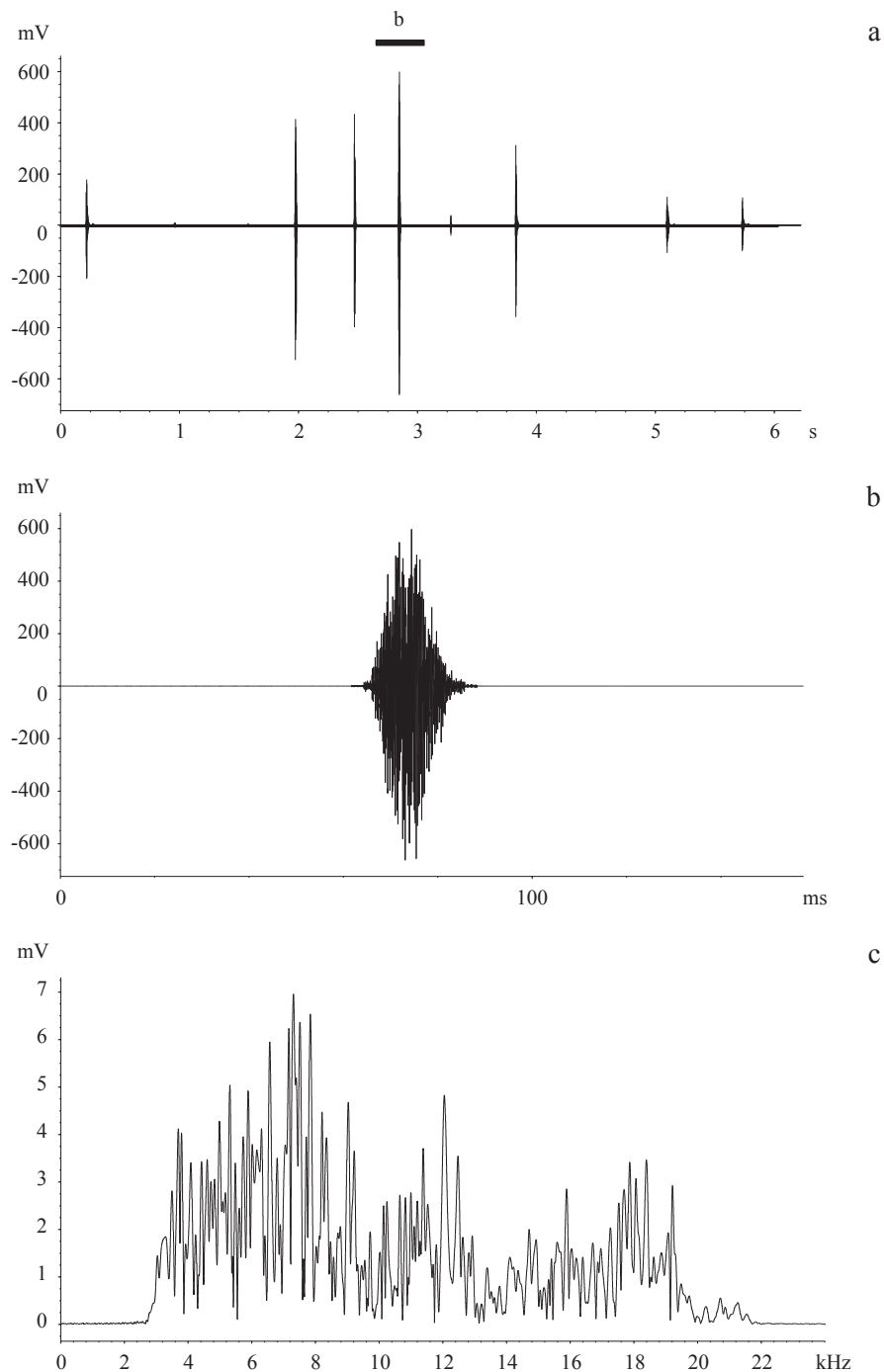


Fig 8 Canto de interacción del macho de *Fenestra bohlsii*. a) oscilograma del canto completo; b) detalle de una sílaba; c) espectro de frecuencia.

hembra, que suele desplazarse realizando movimiento mudos de las patas posteriores. Esta secuencia se puede repetir, completa o con ausencia de alguno de sus elementos, un número indeterminado de veces, finalizando con asalto o no. Nunca se ha observado el asalto de la hembra sin un batido alar previo. En ninguna circunstancia se ha observado que los ejemplares rechazados por la hembra retomen el comportamiento de cortejo en la fase a.

Si la hembra no rechaza al macho se pasa a la cópula.

Interacciones con otros machos durante el cortejo. Cuando se produce el cortejo en presencia de otros machos se han observado distintas reacciones. En unos casos los machos testigos producían cantos idénticos a los descritos como de interacción. Como consecuencia de ello se producía una interrupción del cortejo. Generalmente el macho interrumpido reiniciaba el cortejo. En otros casos se ha observado que, cuando un cortejo acababa con una copula fallida, los machos testigos que estaban emitiendo cantos de interacción

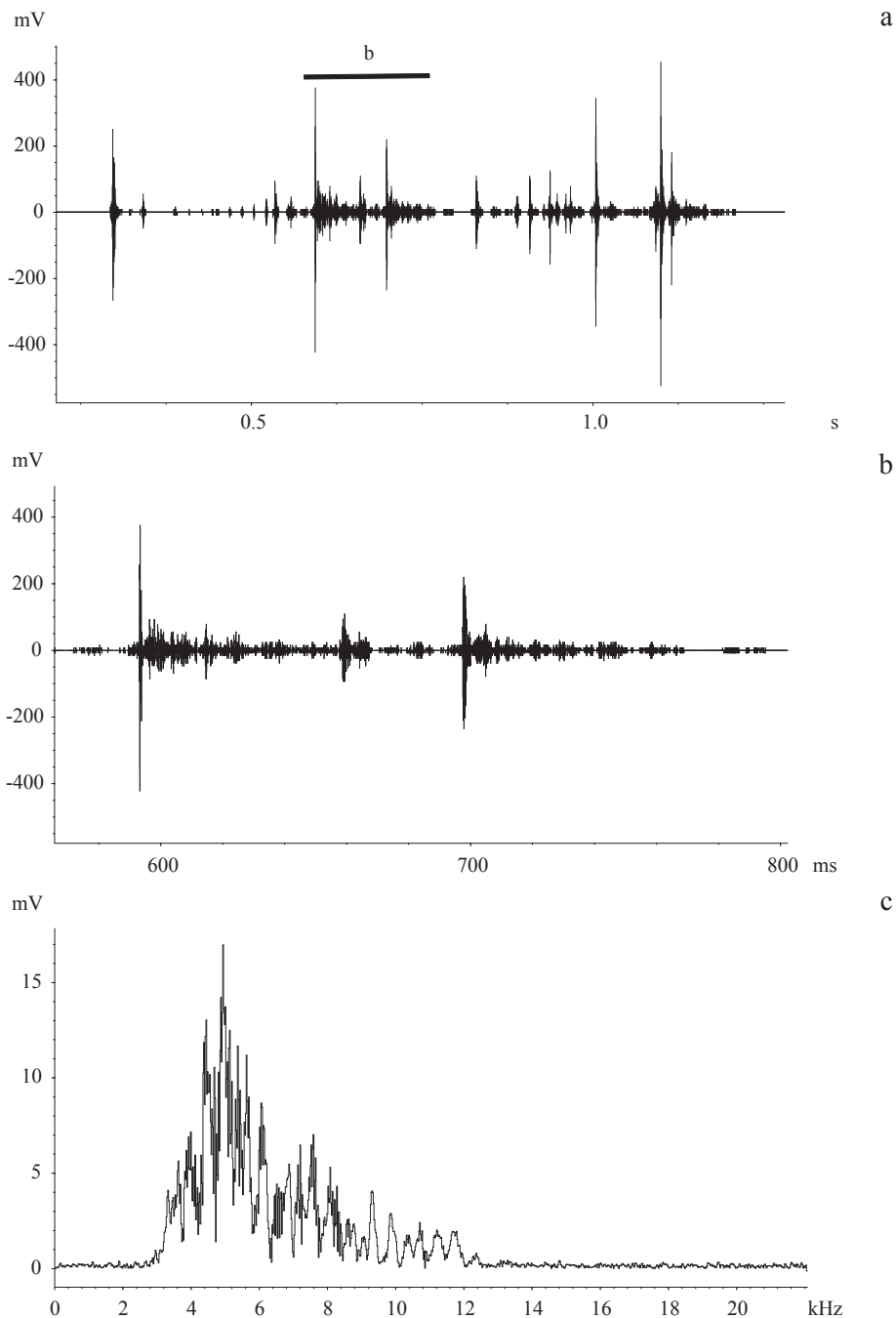


Fig 9 Sonido producido por crepitación en vuelo por el macho de *Fenestra bohlsii*. a) oscilograma; b) espectro de frecuencia.

comenzaban a perseguir a la hembra y, sin realizar ningún cortejo, asaltaban a la hembra.

Discusión

Fenestra bohlsii produce sonido en muy diferentes situaciones comportamentales. Esos sonidos son diferentes y producidos de distintos modos en respuesta a las variadas situaciones en que se producen. El canto de interacción

(*disturbance song*) se ajusta a las características de estos cantos en otros Gomphocerinae, estructura sencilla, brevedad y espectro de frecuencias muy amplio, típica señal de alerta o aviso entre individuos (Otte 1970, Ragge & Reynolds 1998, García et al 2003, 2005). El canto espontáneo (*calling song*) es muy audible, además de conspicuo debido al despliegue y batido de las alas que lo produce. Sus características estructurales responden a la de los cantos de proclamación de los Gomphocerinae (Ragge & Reynolds 1998). Este canto es producido por batido alar, método hasta ahora solo

se conocía en Lepidópteros (Bailey 1978) y, en Ortópteros, en *Stenobothrus rubicundulus* Kruseman & Jeekel (Elsner 1974b) y algunos Acridinae (Lorier *et al* no publicado). Su utilización como canto de proclamación exclusivo es la primera vez que se cita de los Ortópteros, pues *St. rubicundulus* puede utilizar indistintamente la estridulación, el batido alar, o la mezcla de ambos como proclamación (Elsner & Wasser 1995, Ragge & Reynolds 1998).

El comportamiento de cortejo presenta un conjunto de movimientos y partes del cuerpo implicados en ellos que hace que sea posiblemente uno de los más complejos descritos hasta ahora en los Acrididae (Otte 1972). En este comportamiento se mezclan señales acústicas y visuales que aparecen en distintas subfamilias de Acrididae. En relación con ello presenta modificaciones morfológicas y formas de producción de sonido muy particulares.

Fenestra bohlsii produce sonido con cuatro métodos diferentes. Fémoro-tegmina, típico de los Gomphocerinae, gracias a la fila estriduladora del fémur posterior. Tamborileo, por medio de los tarsos de las patas posteriores contra el sustrato, forma muy frecuente en los Oedipodinae (Jacobs 1950, Faber 1953, Otte 1970, Larrosa *et al* 2007). La crepitación, por medio de las venas anteriores del ala posterior, engrosadas, otra forma de producción de sonido ampliamente distribuida en los Oedipodinae y Acridinae y menos frecuente en los Gomphocerinae (Otte 1970, 1984, Elsner 1974a, b, Riede 1987a, Ragge & Reynolds 1998, Lorier *et al* 2002).

El cuarto método es el que hemos denominado batido alar. Aunque el método aquí descrito coincide plenamente con el descrito para *St. rubicundulus* por Elsner (1974b), la utilización que hace del mismo, así como su integración en el comportamiento de cortejo, es diferente.

En *St. rubicundulus* este canto se inicia dentro del cortejo, cuando todavía no ha finalizado la estridulación, y tiene una duración de 3-12 seg (Elsner 1974b), aunque existen variaciones en faunas locales (Elsner & Wasser 1995). En *F. bohlsi*, como hemos visto, el batido alar se inicia una vez finalizada la estridulación femoro-tegmina; nunca se entremezclan los dos métodos. Además representa la parte más importante del canto de cortejo, tanto por su duración como por su intensidad.

Las señales visuales que presenta esta especie resultan también llamativas. Los movimientos mudos de las patas posteriores se pueden englobar dentro de uno de los tipos (*femur-raising*) descritos por Otte (1970) para los Acrididae, siendo éste un comportamiento muy extendido en el grupo.

El mostrar la coloración de las alas posteriores también aparece en distintos grupos, donde recibe distinta denominación en relación con la extensión y frecuencia del movimiento alar, si son mudos o con sonido y la posición del animal al realizarlo [*flügellupfen* (Jacobs 1950); *flügelschlagen im sitzen* (Faber 1953); *wing-flapping*, *fly crepitation* (Otte 1970); *fanning* (Uvarov 1977); *silent fly*, *display flights* (Ragge & Reynolds 1998)].

La particularidad de esta especie es que lo produce en el suelo y con sonido, lo cual únicamente aparece en *St. rubicundulus* (Elsner 1974b).

En ciertos momentos del cortejo mueven al unísono las antenas, palpos y patas posteriores, todos ellos con

sus extremos posteriores de un blanco contrastante, lo que produce una especie de destello. La utilización de este tipo de señales ha sido citada en distintas especies, tanto estriduladoras como mudas (Elsner 1974a, Uvarov 1977, Riede 1987a, b, Ragge & Reynolds 1998), pero en ningún caso se ha descrito la sincronía en el movimiento y puesta de manifiesto de sus extremos blancos al unísono en las tres estructuras.

Otra señal visual es el movimiento de oscilación lateral del cuerpo, que realiza sobre las patas anteriores y medias totalmente extendidas. Este comportamiento no es citado frecuentemente en la bibliografía; sin embargo hay referencias al movimiento del cuerpo o parte del mismo en diferentes situaciones comportamentales [*sideways body-jerking* (Otte 1970); *swaying* (Ragge & Reynolds 1998)].

El cortejo se completa con el asalto de la hembra por parte del macho y, si tiene éxito, es seguido de la cópula. En este comportamiento aparece el canto de cópula, con las mismas características que los de otras especies de Gomphocerinae, siendo muy breves y con cierto parecido con los espontáneos o de cortejo (Faber 1953, Uvarov, 1977, Riede, 1987a). Esto está acompañado por el golpeo de las antenas del macho sobre el dorso de la hembra, lo que resulta muy común en los machos de Caelifera (Otte 1970).

Las interacciones con otros machos durante el cortejo han sido citadas de distintas especies de Gomphocerinae. En unos casos se ha considerado que tenían una motivación básicamente agresiva. En otros casos se ha considerado una motivación sexual, pues podían obtener una hembra que ha sido atraída por otro macho (usurpación de hembra), sin aparente gasto por su parte (Otte 1970, 1972, Riede 1983).

En cuanto a las especializaciones de las alas posteriores, fenestración, engrosamiento de venas y coloración llamativa se trata de características que aparecen en muchos grupos de Acrididae que no presentan relación filogenética entre ellos, todas relacionadas con la comunicación (Jago 1971, Uvarov 1977).

Como se ha indicado *F. bohlsii* presenta un comportamiento de cortejo muy elaborado, donde mezcla cuatro tipos de sonido con toda una serie de señales visuales, dispuestas de un modo relativamente estereotipado

Las causas de la presencia de estos comportamientos de cortejo tan elaborados siguen siendo desconocidas. Distintos autores (Bull 1979, Riede 1987a) han propuesto posibles causas que, en distintas especies, han podido actuar de modo variado. En este caso, teniendo en cuenta que no comparte medio ni con las otras especies del género, ni con especies que puedan confundirse con ella y que, así mismo, en su hábitat hay otras especies con cortejos sencillos, al igual que se ha sugerido para otras especies (Otte 1970, 1972, Bull 1979, Riede 1987a) la aparición del cortejo tan complejo parece estar relacionado con procurar un aumento de la eficiencia en la reproducción de la población, favoreciendo las relaciones intersexuales.

Otro aspecto que llama la atención del comportamiento de *F. bohlsii* es la presencia en él de unidades de comportamiento y formas de producción de sonido más habituales en subfamilias distintas a los Gomphocerinae. Por otro lado presentan comportamientos muy particulares, como el batido alar, que comparte con una especie de otro continente y

con individuos de otras subfamilias. También cabe destacar las semejanzas aparentes que presenta su comportamiento, con el brevemente descrito por Riede (1987a) para *Peruvia nigromarginata* (Scudder), especie con la que distintos autores la consideran muy relacionada (Jago 1971, Carbonell et al 2006). Por otro lado presenta, como era de esperar, comportamientos generalistas comunes a los Caelifera.

En nuestra opinión estas semejanzas en el comportamiento con el de otras subfamilias son convergencias, las cuales ya se han puesto de manifiesto a escala morfológica (Jago 1971).

Estos resultados apoyan la idea expuesta por Riede (1987b) de que los datos del comportamiento pueden ser muy valiosos para los taxónomos pero, como los morfológicos, pueden interpretarse erróneamente si no se apoyan en una fuerte base sistemática.

Agradecimientos

Los autores quieren hacer patente su agradecimiento a C.S. Carbonell, por sus constructivos comentarios sobre el trabajo, y al Ministerio de Educación y Ciencia del Gobierno de España por el Proyecto de Investigación conjunta perteneciente al Programa de Cooperación Científica con Iberoamérica para el estudio "Bioacústica de Acrididos: su aplicación en sistemática".

Referencias

- Bailey W (1978) Resonant wing system in the Australian whistling moth *Hecatesia* (Agaridae, Lepidoptera) Nature 272: 444-446
- Bailey W (1991) Acoustic behaviour of insects. Chapman and Hall, 225p.
- Baucke O (1954) Catalogo dos insetos encontrados no Rio Grande do Sul (Orthoptera, Acridoidea) Rev Agron 17: 2-11, pl. 1-7.
- Bruner L (1906) Synoptic list of Paraguayan Acrididae or locusts, with descriptions of new forms. Proc US Nat Mus 30: 613-694, pl. 36-38.
- Bull C M (1979) The function of complexity in the courtship of grasshopper *Myrmeleotettix maculatus*. Behaviour 69: 201-216.
- Carbonell C S (1995) Revision of the tribe Scyllinini, nov. (Acrididae: Gomphocerinae), with descriptions of new genera and species. Trans Amer Ent Soc 121: 87-152.
- Carbonell C S, Cigliano M M, Lange C E (2006) Especies de Acridomorfos (Orthoptera) de Argentina y Uruguay/ Acridomorph (Orthoptera). Species of Argentina and Uruguay. CD ROM. Publications on Orthopteran diversity. The Orthopterists' Society at the Museo de la Plata, Argentina.
- Clemente M E, García M D, Presa J J (1989) Estudio comparativo de la fila estriduladora de las especies de los géneros *Stenobothrus* Fischer, 1853, *Omocestus* Bolívar, 1878 y *Myrmeleotettix* Bolívar, 1914 presentes en la Península Ibérica (Orthoptera, Caelifera, Gomphocerinae). Bol R Soc Esp Hist Nat (Sec Biol) 84: 343-361.
- COPR (1982) The locust and grasshopper agricultural manual. London, Centre for Overseas Pest Research, 690p.
- Dirsh V M (1961) A preliminary revision of the families and subfamilies of Acridoidea (Orthoptera, Insecta). Bull Brit Mus (Nat Hist) Ent 10: 351-419.
- Elsner N (1974a) Neuroethology of sound production in Gomphocerinae. Grasshoppers (Orthoptera: Acrididae). I. Song patterns and stridulatory movements. J Comp Physiol 88: 67-102.
- Elsner N (1974b) Neural economy: bifunctional muscles and common central pattern elements in leg and wing stridulation of the grasshopper *Stenobothrus rubicundus* Germ. (Orthoptera: Acrididae). J Comp Physiol 89: 227-236.
- Elsner N, Wasser G (1995) The transition from leg to wing stridulation in two geographically distinct populations of the grasshopper *Stenobothrus rudicundus*. Naturwissenschaften 82: 384-386.
- Faber A (1953) Laut- und Gebärden-sprache bei Insekten. Orthoptera (Geradflügler). Teil 1. Mitt Mus Naturk Stuttgart, Nr 287, 198p.
- García M D, Larrosa E, Clemente M E, Presa J J (2005) Contribution to the knowledge of genus *Dociostaurus* Fieber, 1853 in the Iberian Peninsula, with special reference to its sound production (Orthoptera: Acridoidea). An Biol 27: 155-189.
- García M D, Lorier E, Clemente M E, Presa J J (2003) Sound production in *Parapellopedon instabilis* (Rehn, 1906) (Orthoptera: Gomphocerinae). Ann Soc Ent France (ns) 39: 335-342.
- Hepper H C (1945) Notas ecológicas, sistemáticas y zoogeográficas de acridios de la Argentina. Rev Soc Ent Argent 12: 280-298.
- Jacobs W (1950) Vergleichende Verhaltensstudien an Feldheuschrecken. Z Tiersychol 7: 119-216.
- Jago N J (1963) A revision of the genus *Calliptamus* Serville (Orthoptera: Acrididae). Bull Brit Mus (Nat Hist) Ent 13: 24-350.
- Jago N J (1971) A review of the Gomphocerinae of the world, with a key to the genera (Orthoptera, Acrididae). Proc Acad Nat Sci Philadelphia 123: 205-343.
- Larrosa E, García M D, Clemente M E, Presa J J (2007) Sound production in *Aiolopus strepens* (Latreille, 1804) (Orthoptera, Acrididae). Articulata 22: 107-115.
- Liebermann J (1939) Catálogo sistemático y biogeográfico de acridoideos argentinos. Rev Soc Ent Argentina 10: 125-230.
- Liebermann J (1942) Contribución al conocimiento de los acridios de San Luis. Bol Agríc 1942: 1-36.
- Liebermann J, Pirán A A (1941) Primera lista de acridios uruguayos. Montevideo, Dirección general y de Contralor de la lucha contra la langosta, 12p.
- Liebermann J, Ruffinelli A (1946) Catálogo de acridoideos uruguayos. Rev Asoc Ingen Agrón 74: 9-21.
- Lorier E, García M D, Clemente M E, Presa J J (2002) Acoustic

- behavior of *Metaleptea adpersa* (Orthoptera: Acrididae). Can Entomol 134: 113-123.
- Martin P, Bateson P (1991) La medición del comportamiento. Madrid, Alianza Editorial, 215p.
- Otte D (1970) A comparative study of communicative behavior in grasshoppers. Miscell Publ Mus Zool Univ Michigan 141: 1-167.
- Otte D (1972) Simple versus elaborate behaviour in grasshoppers. An analysis of communication in the genus *Syrbula*. Behaviour 42: 291-322.
- Otte D (1981) The North American grasshoppers. Vol I. Acrididae. Gomphocerinae and Acridinae. Cambridge, Harvard University Press, 368p.
- Ragge D R, Reynolds W J (1998) The song of the grasshoppers and crickets of Western Europe. Harley Books, Colchester, 591p.
- Riede K (1983) Influence of the courtship song of the acridid grasshopper *Gomphocerus rufus* L. on the female. Behav Ecol Sociobiol 14: 21-27.
- Riede K (1987a) A comparative study of mating behaviour in some neotropical grasshopper (Acridoidea). Ethology 76: 265-296.
- Riede K (1987b) Behavioural studies on neotropical grasshoppers: implication for taxonomy, p.450-454. In Baccetti B (ed) Evolutionary biology of orthopteroid insects. Chichester, Ellis Horwood Ltd, 612p.
- Silveira-Guido A, Carbonell-Bruhm J F, Núñez O, Valdés E (1958) Investigaciones sobre acridoideos del Uruguay. Facultad de Agronomía, Montevideo, 485p.
- Uvarov B P (1977) Grasshoppers and locusts. Vol 2. Centre for Overseas Pest Research. Cambridge University Press, Cambridge, 613p.

Received 20/XII/07. Accepted 15/IV/10.
