

MODELOS PARA SIMULAR LA FENOLOGÍA DEL CHAPULÍN (ORTHOPTERA: ACRIDIDAE) CON BASE EN UNIDADES CALOR EN PASTIZALES DE DURANGO, MÉXICO

I. CHAÍREZ-HERNÁNDEZ¹, J. N. GURROLA-REYES¹,
C. GARCÍA-GUTIÉRREZ² & F. ECHAVARRIA-CHAÍREZ³

¹CIIDIR IPN Unidad Durango. Sigma 119. Fracc. 20 de Noviembre II. Durango, Durango.
C.P. 34220, México. ichairez@hotmail.com

²CIIDIR-IPN Unidad Sinaloa. COFAA. Juan de Dios Bátiz Paredes No. 250. Guasave, Sinaloa.
C.P. 81101, México.

³Unidad Académica de Medicina Veterinaria y Zootecnia de la Universidad Autónoma de
Zacatecas, México.

RESUMEN El chapulín (Orthoptera: Acrididae) es uno de los insectos que ocasiona las mayores pérdidas económicas en cultivos y pastizales. La fenología del chapulín es afectada por factores climáticos que regulan su desarrollo. Se aplicó un método para encontrar los puntos medios de cada fase ninfal y el promedio de longevidad de las especies *Boopedon nubilum* (Say), *Phoetaliotes nebrascensis* (Thomas) y *Melanoplus lakinus* (Scudder), basado en el método de centro de masa. Posteriormente, se usó la distribución logística de probabilidad para describir el desarrollo de las fases ninfales hasta el estado adulto, y recientemente se propuso un modelo exponencial, con base a unidades calor y se aplicaron los modelos a los datos de las especies más abundantes en Durango, México. Los modelos logísticos tuvieron un ajuste adecuado en las curvas de desarrollo que sirvió para estimar las fases ninfales.

DESCRIPTORES Modelos matemáticos, unidades calor, Orthoptera.

ABSTRACT Grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) are among the most damaging insects in grasslands and crop fields. Grasshopper phenology is influenced by climatic factors that regulate their development. Statistical methodology was applied to identify nymphal mid-points and average nymphal longevity for *Boopedon nubilum* (Say), *Phoetaliotes nebrascensis* (Thomas) and *Melanoplus lakinus* (Scudder). Subsequently, the logistical probability distribution was used to describe the development of nymphal instars through the adult stage, and available data for the most common species in Durango, Mexico were fitted to a heat unit-based exponential model. Results showed that the models adequately described development through the nymphal instars.

KEY WORDS Mathematical models, heat units, Orthoptera.

INTRODUCCIÓN

La temperatura y la precipitación se consideran los factores climáticos más importantes que modifican la dinámica poblacional de los chapulines. La temperatura determina las tasas de desarrollo, oviposición y eclosión, en donde esta última en particular depende de las Unidades Calor Acumuladas (UCA) (Rodell 1977). La precipitación está relacionada con la humedad del suelo, que a su vez determina el desarrollo del embrión y tiene efecto sobre la cantidad y calidad de las plantas que consumen las ninfas y los adultos. También la precipitación y la humedad tienen influencia en la mortalidad de los chapulines. En relación a la precipitación, Criddle (1917) establece que las plagas de chapulín están asociadas con períodos de clima seco o sequías. Smith (1954) concluyó que durante el período 1910-1953 en Kansas, EUA, los brotes de plaga habían sido precedidos por dos años de precipitación debajo de lo normal.

Se han realizado estudios que relacionan la fenología del chapulín y el tiempo. Onsager y Hewitt (1981) desarrollaron un método para estimar la densidad inicial y final de la población del chapulín, el promedio de longevidad de las fases ninfales y la tasa de mortalidad diaria. Los resultados para seis especies de chapulín en Roundup, Montana, EUA, de 1975 y 1976, reportaron una longevidad para las ninfas entre 6.3 y 13.6 días y para los adultos excedía las tres semanas.

La medida de las UCA es conocida como tiempo fisiológico; teóricamente, el tiempo fisiológico da una referencia común para el desarrollo de los organismos. La cantidad de calor requerida para completar el desarrollo de los organismos no varía y el tiempo fisiológico es siempre expresado y aproximado en unidades llamadas grados días o Unidades Calor (UC). Existen umbrales de desarrollo para cada insecto; los umbrales inferiores y superiores de desarrollo han sido determinados para algunos organismos en condiciones de

laboratorio y campo. El umbral inferior de desarrollo para un organismo es la temperatura a la cual el organismo deja de desarrollarse y es determinado por la fisiología del organismo. Los umbrales de desarrollo han sido determinados para muchas especies de chapulines por Kemp y Dennis (1989) y Fisher (1994).

Uno de los primeros investigadores que estudió la fenología del chapulín en relación a UCA fue Putnam (1963), quien determinó los requerimientos de calor desde la máxima frecuencia de la eclosión hasta la máxima frecuencia del estado adulto del complejo chapulín con umbral inferior de desarrollo de 17.8 °C.

Onsager y Hewitt (1981) desarrollaron un método para encontrar los puntos medios de cada fase ninfal y el promedio de longevidad de éstos. Este método está basado en el propuesto por Richards et al. (1960), en el cual se grafican las densidades poblacionales de chapulín por fecha de muestreo y se obtiene la integral bajo la curva por el método del trapecio, y se le llama Chapulín Día (CD), asumiendo que la población en cada medio día es el CD para ese día. El punto medio de presencia de una fase es x_i ; éste fue determinado de cada día ponderado por su CD, es decir $\sum \text{día} * \text{CD} / \sum \text{CD}$. El promedio de longevidad de las fases ninfales fue obtenido como la pendiente en la relación lineal entre los puntos medios de cada fase x_i y las fases fenológicas designadas 1.5, 2.5, ..., 5.5.

Kemp y Onsager (1986) usaron la distribución de probabilidad logística propuesto por Dennis y Kemp (1988) para describir el tiempo de desarrollo de las fases ninfales desde la primera fase hasta el estado adulto de seis especies de chapulines como función de UCA de 1975 a 1976 en Roundup. De manera similar algunos estudios se han llevado a cabo considerando solo la escala de tiempo (Onsager y Hewitt 1981).

Finalmente, Chaírez-Hernández et al. (2008) aplicaron el modelo exponencial a tres

especies de chapulín en Durango, México. El propósito de este trabajo es comparar los modelos con los datos obtenidos de las especies más abundantes en el Estado de Durango de un estudio realizado en 2003.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio. El estudio se realizó en la zona de pastizales del Estado de Durango que comprende los municipios de Durango, Canatlán, Panuco de Coronado, Gpe. Victoria, Nombre de Dios, Vicente Guerrero, Poanas, San Juan del Río, Rodeo, San Pedro del Gallo, San Luís del Cordero, Nazas y parte de Peñón Blanco, localizados en la latitud N 23.916°, 25.983° y longitud W 104.997°, 104.010°. Se establecieron en los pastizales del área de estudio 35 sitios de muestreo, es decir, un sitio cada 8 km y utilizando el criterio del hábitat, el cual consiste según Berry et al. (2000), en que cuando los hábitats o poblaciones son homogéneas durante grandes distancias, la distancia entre puntos de muestreo puede ser mayor a 8 km sin detrimento de la precisión del análisis.

Datos climáticos. Con la finalidad de llevar a cabo el cálculo de las UCA, se colectaron los datos diarios de temperatura máxima y mínima de 2003 de la estación climatológica de CONAGUA de la ciudad de Durango. Se escogió una sección dentro del área de muestreo donde se encontraron chapulines de las especies más abundantes que fue en 17 sitios y comprendió los municipios de Durango, Canatlán, Pánuco de Coronado, Gpe. Victoria, Nombre de Dios, Poanas y San Juan del Río. Estos municipios están localizados en la latitud N 23° 20' - 25° 40' y longitud W 103° 50' - 104° 40' y la vegetación predominante son pastizales y arbustos (Herrera-Arrieta 2001). Se obtuvieron las unidades calor con el método del seno de las temperaturas diarias máximas y mínimas en temperatura base 17.8 °C.

Datos de chapulín. En cada sitio se realizó un muestreo cada 15 días de junio hasta diciembre del 2003 (18 jun, 7 jul, 30 jul, 14 ago, 29 ago, 17 sep, 2 oct, 16 oct, 31 oct, 2 dic), período en el que eclosión de la ninfa hasta que muere el chapulín. En cada sitio y fecha de muestreo se realizaron 80 barridos a paso lento con una red entomológica con un diámetro de 50 cm. Los chapulines colectados se guardaron en frascos de plástico de 250 ml con alcohol al 70%. Los ejemplares capturados se clasificaron y cuantificaron por especie utilizando las claves de Capinera y Sechrist (1982) y Richman et al. (1993). Las especies más abundantes, *Boopedon nubilum* (Say), *Phoetaliotes nebrascensis* (Thomas) y *Melanoplus lakinus* (Scudder), se clasificaron y cuantificaron por fase ninfal y estado adulto, utilizando el criterio de la forma y longitud de las alas (Cushing 2000).

Modelos matemáticos

Modelo exponencial. El modelo propuesto por Onsager y Hewit (1981) permite graficar densidad poblacional del chapulín en cada estadio, por fecha de muestreo, y se obtiene la integral bajo la curva de densidades por el método del trapecio. Asumiendo que la población en cada medio día es el CD para ese día, el punto medio de presencia de un estadio es x_i ; éste fue determinado de cada día ponderado por su densidad, es decir,

$$x_i = \frac{\sum \text{día} * \text{CD}}{\sum \text{CD}}$$

Siguiendo con la idea de Onsager y Hewit (1981), se graficó el número de chapulines capturados (z) por UCA (x) en la fecha de muestreo, y para cada fase ninfal de desarrollo y estado adulto (y). Se observó para cada especie una forma de campana no simétrica, así, el modelo adoptado fue una función exponencial divariada sugerida por Chaírez-Hernández et al. (2008):

$$z(x,y)=a_1 e^{-(a_2(x-a_3)^2+a_4(y-a_5)^2+a_6(x-a_3)(y-a_5))} \quad (1)$$

donde: a_1 es el número de chapulines capturados en las UCA a_3 y estadio a_5 ; a_2 y a_4 están relacionadas a la inversa de dispersión de x e y ; a_3 y a_5 son la media de x e y donde cada especie alcanza una máxima densidad de población; y a_6 está relacionada con la inversa de la correlación de x e y . Esta formula es similar a la función de densidad normal bivariada (Anderson 1984).

Después de calcular los coeficientes de $z(x, y)$, se determinó el punto medio en presencia de x para el estadio \bar{x}_i usando el Scientific Workplace (1996) y dividiendo la integral de la función exponencial multiplicada por x sobre la integral de la función exponencial evaluada en los estadios $y = 1, \dots, 5$ y estado adulto $i = 6$:

$$\bar{x}_i = \frac{\int x a_1 e^{-(a_2(x-a_3)^2+a_4(y-a_5)^2+a_6(x-a_3)(y-a_5))} dx}{\int a_1 e^{-(a_2(x-a_3)^2+a_4(y-a_5)^2+a_6(x-a_3)(y-a_5))} dx} \quad (2)$$

Este método es similar al usado por Onsager y Hewitt (1981) $x_i = \frac{\sum \text{día} * \text{CD}}{\sum \text{CD}}$ en

donde la sumatoria (Σ) corresponde a la integral (\int), CD corresponde a la función $z(x, y)$ evaluada en cada uno de los estadios y día del año corresponde a las UCA.

Modelo logístico. Se han propuesto algunos modelos para simular la fenología de los insectos colectados en campo. Osawa et al. (1983) propusieron una variable aleatoria con densidad de probabilidad normal. La probabilidad no tiene una forma simple y se evalúa a través de métodos numéricos. Dennis et al. (1986) propusieron una distribución

logística casi idéntica a la de Osawa et al. (1983) y que es más fácil de calcular su distribución.

Con la finalidad de validar este método y compararlo con el exponencial, se simuló la densidad poblacional del chapulín con el método propuesto por Dennis et al. (1986), el cual asume que el desarrollo de un insecto es un proceso estocástico, consistente en pequeños incrementos de tiempo de desarrollo. El proceso $S(t)$ se define como la cantidad de tiempo de desarrollo que un insecto ha acumulado en el tiempo t y que se mide generalmente en unidades calor. El proceso supone que el insecto empieza en una etapa inicial de su vida $t = 0$ que puede ser la etapa de huevo o la primera fase ninfal. Conforme $S(t)$ se incrementa, el insecto pasa a través de fases o estadios sucesivos delimitadas por cambios del exoesqueleto. Sea b_i = la cantidad en unidades calor necesaria para que el insecto pase del estadio i th. Los valores b_i , $i = 1, \dots, r-1$ son los valores que separan las r fases: fase 1: $S(t) \leq b_1$, fase 2: $b_1 < S(t) \leq b_2$, fase 3: $b_2 < S(t) \leq b_3$, fase 4: $b_3 < S(t) \leq b_4$, fase 5: $b_4 < S(t) \leq b_5$, estado adulto: $b_5 < S(t) \leq$. La base del modelo es la distribución probabilística de $S(t)$ que cambia conforme t se incrementa. Osawa et al. (1983) propusieron una variable aleatoria con densidad de probabilidad normal. Una probabilidad de distribución alternativa es la probabilidad de distribución logística con una función de densidad de probabilidad dada por:

$$f(s,t) = \frac{e^{\left(\frac{s-t}{\sqrt{v^2 t}}\right)}}{\sqrt{v^2 t} \left(1 + e^{\left(\frac{s-t}{\sqrt{v^2 t}}\right)}\right)^2} \quad (3)$$

La constante v^2 es positiva, la distribución tiene media t y varianza $(\pi^2/3) v^2 t$. La función de probabilidad es:

$$P[S(t) \leq s] = \int_{-\infty}^s f(u, t) du = \frac{1}{\left(1 + e^{-\left(\frac{s-t}{\sqrt{v^2 t}}\right)}\right)} \quad (4)$$

Los datos de este modelo consisten de muestras de insectos tomadas de poblaciones en los tiempos t_1, t_2, \dots, t_q . Se supone que las poblaciones son chapulines en diferentes fases ninfales y estado adulto de desarrollo al mismo tiempo, en su etapa inicial de desarrollo en el tiempo $t = 0$. En cada tiempo t_j , el número de insectos en el estadio i , los cuales se denotaran x_{ij} , se registran y el tamaño de la muestra en el tiempo t_j es $x_{1j}, x_{2j}, \dots, x_{ij} = n_j$. Se considera que la población es un complejo de insectos en desarrollo de acuerdo al proceso estocástico $S(t)$ y los valores $x_{1j}, x_{2j}, \dots, x_{ij}$ son una muestra aleatoria de una distribución multinomial donde las probabilidades $p_{1j}, p_{2j}, \dots, p_{ij}$ se encuentran de la siguiente manera:

$$\begin{aligned} p_{ij} &= P[b_{i-1} < S(t_j) \leq b_i] \\ &= \int_{b_{i-1}}^{b_i} f(u, t_j) du \\ &= 1/\left(1 + e^{-\left(\frac{b_i - t_j}{\sqrt{v^2 t_j}}\right)}\right) - 1/\left(1 + e^{-\left(\frac{b_{i-1} - t_j}{\sqrt{v^2 t_j}}\right)}\right) \end{aligned} \quad (5)$$

Los coeficientes b_1 y b_6 se definen como $-\infty$ y ∞ y $p_{1j} + p_{2j} + \dots + p_{6j} = 1$. El modelo tiene r parámetros desconocidos b_1, b_2, \dots, b_{r-1} , y v^2 . Se utiliza el método de máxima verosimilitud; la función y el sistema de ecuaciones no lineales se puede resolver por el método de Newton (Dennis et al. 1986).

Sea t el tiempo o unidades calor en el cual $P[S(t) \leq i] = \xi$ para algún estadio i . Entonces t y ξ están relacionados por:

$$\xi = \left\{ 1 + \exp \left[- \left(\frac{b_i - t}{\sqrt{v^2 t}} \right) \right] \right\}^{-1} \quad (6)$$

Y se puede despejar para encontrar t :

$$t = b_i + \frac{v}{2} \left[\ln \left(\frac{\xi}{1-\xi} \right) \right]^2 - \frac{1}{2} \ln \left(\frac{\xi}{1-\xi} \right) \sqrt{b_i \left\{ 4b_i + v \left[\ln \left(\frac{\xi}{1-\xi} \right) \right]^2 \right\}} \quad (7)$$

Esta expresión calcula t en función de ξ , la cual la define el investigador, y dos parámetros del modelo b_i y v (Kemp y Dennis 1991). Los modelos se corrieron en el paquete estadístico de cómputo SAS (1988).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Los modelos exponenciales (Ecuación 1), para las tres especies de chapulines más abundantes en Durango *B. nubilum*, *M. lakinus* y *P. nebrascensis* y para el umbral inferior de desarrollo de 17.8 °C (Kemp y Onsager 1986, Dennis y Kemp 1988, Kemp y Dennis 1991), encontraron el criterio de convergencia en el método de Newton; el análisis mostró que los límites de confianza al 95% de los parámetros a_i 's no incluyeron el cero, lo cual significa que los parámetros son necesarios y que los modelos fueron adecuados. Se encontró una ($F > 54.93$ y $R^2 > 0.80$) y los modelos que mejor se ajustaron a los datos fueron para *B. nubilum* y *P. nebrascensis* con ($F = 116.96$ y $R^2 = 0.92$) y ($F = 97.94$ y $R^2 = 0.88$), respectivamente, seguido por ($F = 54.93$ y $R^2 = 0.80$) para *M. lakinus*. La posible razón del mejor ajuste de la especie *B. nubilum* es que se encuentra en número mayor de cuatro en seis sitios de muestreo de 17.

Después se obtuvieron los modelos logísticos para las tres especies. Para cada especie, los modelos encontraron el criterio de convergencia en el método de Newton. El análisis mostró que los límites de confianza de los parámetros b_i 's no incluyeron el cero, lo cual significa que los parámetros son necesarios y que los modelos fueron adecuados. El modelo de mejor ajuste fue para la especie *M. lakinus* ($F = 1254.08$, $P < 0.0001$, $R^2 = 0.99$), después para *B. nubilum* ($F = 475.76$, $P < 0.0001$; $R^2 = 0.97$) y el de

menor ajuste fue para *P. nebrascensis* ($F=327.26$, $P < 0.0001$, $R^2 = 0.96$).

Los modelos exponenciales y logísticos resultaron ser robustos, ya que los intervalos de confianza de los coeficientes de regresión no contenían al cero. Los modelos logísticos muestran mejor ajuste que los modelos exponenciales y por lo tanto presentan pocos residuales anormales.

Utilizando los modelos logísticos propuestos por Dennis et al. (1986), con el umbral inferior de 17.8°C, se obtuvieron las probabilidades que más se acercaban a los puntos medios de los modelos exponenciales utilizando la Ecuación 6 y el error cuadrático de los residuales; esto fue con el propósito de comparar el modelo exponencial con el logístico y los resultados mostraron que para la especie *P. nebrascensis* la mejor coincidencia de los puntos medios fue en la probabilidad 0.55, para *M. lakinus* 0.61 y para *B. nubilum* 0.36 (Cuadro 1, Fig. 1).

Es lógico pensar que el punto medio del modelo exponencial coincida con el 0.5 de probabilidad del modelo logístico. En este caso las especies *P. nebrascensis* y *M. lakinus* mostraron una aproximación de los puntos medios al 0.5 de probabilidad del modelo logístico, a excepción de *B. nubilum* (Cuadro 1, Fig. 1). Aún y cuando *P. nebrascensis* fue la especie que más se acercó a la probabilidad 0.55 del modelo logístico, *M. lakinus* y *B.*

nubilum presentaron menos errores.

Se realizaron las pruebas del signo y la de Wilcoxon por pares para determinar si los datos del modelo exponencial y del logístico eran iguales (Cuadro 2). De acuerdo a la prueba del signo, no hubo diferencias significativas ni por especie ni todas las especies en conjunto. En la prueba de Wilcoxon por pares, la especie *P. nebrascensis* fue la que mostró más semejanza con los puntos medios del modelo logístico con $P=0.55$ y con nivel de probabilidad de no diferencia de 0.8972 en la prueba de Wilcoxon. Las otras dos especies mostraron un nivel de probabilidad de no coincidencia de 0.6858. Sin embargo, los datos fueron cinco y tuvieron pocos grados de libertad, así que se obtuvo la prueba con todas las especies juntas y se obtuvo un nivel de probabilidad de no coincidencia de 0.9547, de donde se concluye que los puntos medios de los dos modelos coinciden (Cuadro 2).

El modelo propuesto en este estudio, la Ecuación 1, es un modelo determinista el cual está basado en la función de densidad normal bivariada y tiene los parámetros a_1 (número de chapulines capturados en las UCA a_3 y estadio a_5), a_2 (inversa de la dispersión en UCA), a_3 (máximo número de chapulines capturados con respecto a la variable UCA), a_4 (inversa de la dispersión de los estadios y

Cuadro 1. Requerimientos de UCA en base 17.8°C para que ocurra el punto medio de cada fase ninfal del modelo exponencial y la probabilidad equivalente del modelo logístico de las tres especies de chapulín en pastizales de Durango.

Fase ninfal	<i>Phoetaliotes nebrascensis</i>		<i>Melanoplus lakinus</i>		<i>Boopedon nubilum</i>	
	Exponencial	Logístico $P=0.55$	Exponencial	Logístico $P=0.61$	Exponencial	Logístico $P=0.39$
1	802.836261	874.37	785.935591	835.79	912.468973	942.82
2	887.118436	917.45	895.418391	899.12	955.250982	972.72
3	971.519482	960.52	983.492352	962.46	991.686213	1002.7
4	1028.85827	1003.6	1031.70299	1025.8	1042.40659	1032.6
5	1100.74087	1046.7	1111.41828	1089.1	1105.99744	1062.5

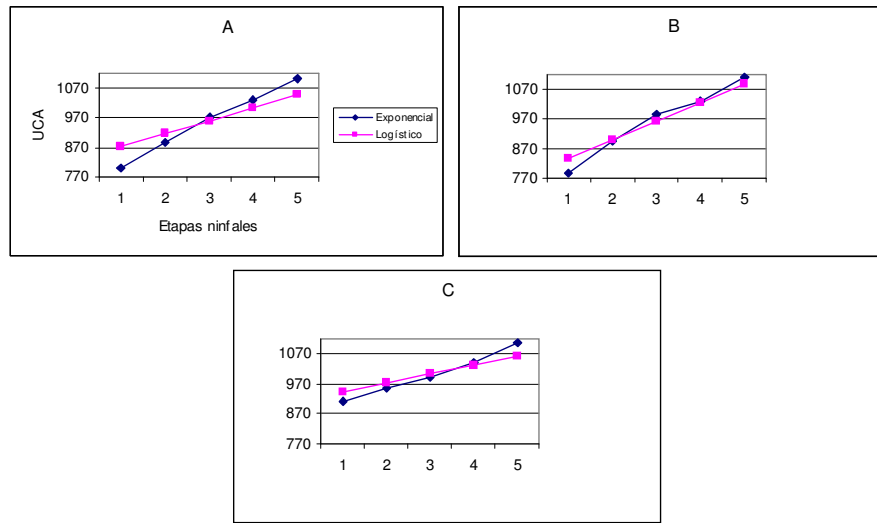


Fig. 1. Requerimientos de Unidades de Calor Acumuladas (UCA) en base 17.8°C para que ocurra el punto medio de cada fase ninfa del modelo exponencial y la probabilidad equivalente del modelo logístico de las tres especies de chapulín en pastizales de Durango *P. nebrascensis* (A), *M. lakinus* (B) y *B. nubilum* (C).

Cuadro 2. Pruebas no paramétricas para detectar diferencias en grupos por pares de los datos del modelo exponencial y el modelo logístico.

Especie	Prueba del signo			
	No empate	Porcentaje	<i>z</i>	Nivel- <i>P</i>
<i>Phoetaliotes nebrascensis</i>	5	40	-0.000001	1.00
<i>Melanoplus lakinus</i>	5	40	-0.000001	1.00
<i>Boopedon nubilum</i>	5	60	-0.000001	1.00
Todas las especies	15	46.66	-0.000001	1.00
Especie	Wilcoxon por pares			
	<i>N</i>	<i>t</i>	<i>z</i>	Nivel- <i>P</i>
<i>Phoetaliotes nebrascensis</i>	5	7.0	0.1348	0.8927
<i>Melanoplus lakinus</i>	5	6.0	0.4045	0.6858
<i>Boopedon nubilum</i>	5	6.0	0.4045	0.6850
Todas las especies	15	59.0	0.0567	0.9547

N = número de datos, *t* = distribución *t* de student, *z* = distribución normal estandarizada y Nivel-*P* = probabilidad de coincidencia de los dos conjuntos de datos.

estado adulto), a_5 (máximo número de chapulines capturados con respecto a la variable estadios) y a_6 (inversa de la correlación entre estadios y UCA).

CONCLUSIONES

El modelo propuesto por Dennis y Kemp (1986), Ecuaciones 3, 4 y 5, está basado en la

distribución logística, usa los parámetros b_i , $i=1, \dots, 5$ y v donde los b_i 's son los límites de las fases ninfales y el estado adulto y v es la dispersión. En el modelo exponencial se obtienen los puntos medios con la Ecuación 2 y son equivalentes a los valores de las b_i 's de los modelos logísticos. Los modelos logísticos, tuvieron mejor ajuste que los exponenciales, pero los modelos exponenciales tienen más

critérios de análisis como son la dispersión en UCA, fases ninfales y correlación entre UCA y fases ninfales en comparación con solo un parámetro v de los modelos logísticos. Además, se tienen los parámetros de máxima ocurrencia en el instar a_2 y en UCA a_4 .

LITERATURA CITADA

- Anderson, T. W. 1984.** An introduction to multivariate statistical analysis. 2nd ed. John Wiley & Sons. NY. 22 p.
- Berry, J. S., J. A. Onsager, W. K. Kemp, T. McNary, J. Larsen, D. Legg, J. A. Lockwood & N. Foster. 2000.** Assessing rangeland grasshopper population, p. VI.10-1–VI.10-12. In Gary L. Cuningham & Mike W. Sampson (Tech. Coords.), Grasshopper Integrated Pest Management User Handbook. United States Department of Agriculture Animal and Plant Health Inspection Services Technical Bulletin No. 1809. Issued Spring 1996 - Summer 2000. Washington, DC.
- Capinera, J. L. & T. S. Sechrist. 1982.** Grasshoppers (Acrididae) of Colorado, identification, biology and management, p. 14, 16, 38. Colorado State University. Exp. Stat. Fort Collins. Bull. 584S.
- Chaírez-Hernández, I., C. García Gutiérrez, J. N. Gurrola-Reyes & F. Chavarria-Chaírez. 2008.** Modelo para estimar la longevidad de ninfas y periodos de eclosión de tres especies de chapulines (Orthoptera: Acridoidea) en pastizales de Durango. South. Entomol. 33: 299-309.
- Criddle, N. 1917.** Popular and practical entomology, precipitation in relation to insect prevalence and distribution. Can. Ent. 49: 77-80.
- Cushing, W. 2000.** Hopper Helper, p. VI.7-1–VI.7-20. In Gary L. Cuningham & Mike W. Sampson (Tech. Coords.), Grasshopper Integrated Pest Management User Handbook. United States Department of Agriculture Animal and Plant Health Inspection Services Technical Bulletin No. 1809. Issued Spring 1996 - Summer 2000. Washington, DC.
- Dennis, B., W. Kemp & R. C. Beckwith. 1986.** Stochastic model of insect phenology: Estimating and testing. Environ. Entomol. 15: 540-546.
- Dennis, B. & W. Kemp. 1988.** Further statistical inference methods for a stochastic model for insect phenology. Environ. Entomol. 17: 887-893.
- Fisher, J. 1994.** Temperature effect on post diapause development and survival of embryos of three species of *Melanoplus* (Orthoptera: Acrididae). Ann. Entomol. Soc. Am. 5: 604-608.
- Herrera-Arrieta, Y. 2001.** Gramíneas de Durango, p. 47, 91, 143, 393. Instituto Politécnico Nacional, CONABIO, México.
- Kemp, W. P. & J. A. Onsager. 1986.** Rangeland grasshoppers (Orthoptera: Acrididae): Modeling phenology of natural population of six species. Environ. Entomol. 15: 924-930.
- Kemp, W. P. & B. Dennis. 1989.** Development of two rangeland grasshopper at constant temperatures: development thresholds revisited. Can. Entomol. 121: 363-371.
- Onsager, J. A. & G. B. Hewitt. 1981.** Rangeland grasshoppers: average longevity and daily rate of mortality among six species in nature. Environ. Entomol. 11: 127-133.
- Osawa, A., C. A. Shoemaker & J. R. Stedinger. 1983.** A stochastic model of balsam fir bud phenology utilizing maximum likelihood parameter estimation. For. Sci. 21: 478-490.
- Putnam, L. G. 1963.** The progress of nymphal development in pest grasshoppers (Acrididae) of western Canada. Can. Ent. 95: 1210-1216.
- Richards, O. W. N., N. Waloff & J. P. Spradbery. 1960.** The measurements of mortality in an insect population in which

- recruitment and mortality widely overlap. *Oikos*. 11: 306-310.
- Richman, D. B., C. A. Sutherland & D. J. Ferguson. 1993.** A manual of the Grasshoppers of New Mexico; Orthoptera: Acrididae and Romaleidae, p. 22, 26, 39. Cooperative Extension Service. New Mexico State University. Handbook 7.
- Rodell, C. F. 1977.** A grasshopper model for grassland ecosystem. *Ecology* 58: 227-245.
- [SAS] Statistical Analysis System. 1988.** SAS/STAT™ User's Guide, Release 6.03 Edition. SAS Institute Inc.
- Scientific WorkPlace. 1996.** Tutorial, performing computations, "Calculus". V. 2.50. Build 481, TCI Software Research, 1190 Foster Road. Las Cruces, NM.
- Smith, R. C. 1954.** Analysis of 100 years of grasshopper populations in Kansas (1834 to 1954). *Trans. Kansas Acad. Sci.* 57: 397-433.

Recibido: 6 de mayo de 2009

Aceptado: 30 de septiembre de 2009