

Orthoptera del Noreste amazónico: estado de conocimiento y problemas abiertas

key words: Acridoidea, bioacustica, biogeografía, ethnozoología Gryllidae, Tettigoniidae

Klaus Riede
Institut für Biologie I (Zoologie)
Albertstr. 21a
W-79104 Freiburg F.R.G.

To appear in: E. Asanza & T. deVries, T. (Eds.): Ecología de la Amazonía del Ecuador: el Noroeste amazónico y la Reserva Faunística Cuyabeno. [Orthoptera from Northwestern Amazonia: state of knowledge and open problems].

Abstract: The present state of knowledge of the Orthoptera from amazonian Ecuador is outlined: long-horned grasshoppers (Gryllidae and Tettigoniidae) have not been collected systematically, while short-horned grasshoppers (Acridoidea) have been sampled reasonably well. Some results on the bioacoustic diversity of singing long-horned grasshoppers are presented. Systematic, ethological and biogeographical data for the different subfamilies of short-horned grasshoppers are reviewed, current research projects sketched and open problems for future research are outlined. It is hypothesized that mountain forests at the eastern andean slopes are "present-day refuges" for a species-rich fauna of forest grasshoppers undergoing actual speciation.

Resumen: Se bosqueja el estado actual del conocimiento de los ortópteros de la región amazónica del Ecuador: saltamontes y grillos (Gryllidae y Tettigoniidae) no han sido recolectados sistemáticamente, mientras que los acrídidos (Acridoidea) han sido bastante bien relevados. Se presentan algunos resultados de la diversidad bioacústica de los saltamontes y grillos cantores. Se presentan informaciones sistemáticas, etológicas y biogeográficas de las diferentes subfamilias de acrídidos, se bosquejan los proyectos de investigación actual y se delimitan los problemas aún abiertos para investigaciones futuras. Se proporciona la hipótesis de que las

montañas selváticas de las vertientes orientales andinas son refugios actuales para una fauna rica en especies de saltamontes selváticos que se hallan en un proceso de actual especialización.

1. Introducción

El orden de insectos de los Ortópteros comprende a los acrídidos, los saltamontes y los grillos. Como muchos otros grupos de insectos, también los ortópteros desarrollan en los trópicos la más alta diversidad en especies. Algunas especies grandes y de colores vistosos y sobre todo los cantos de numerosas especies atraen también la atención del observador casual, puesto que, en una excursión en la selva, ellos pertenecen junto a las mariposas a los insectos más llamativos. Al contrario de éstas, sin embargo, no fueron objetos atractivos para la recolección, por lo cual que nuestro conocimiento de las especies es parcial. Sobre todo los grillos (*Gryllidae*) y las *Tettigoniidae* se hacen notar por su canto y son parte constitutiva central del concierto nocturno selvático, pero son difíciles de capturar, debido a sus hábitos crípticos y nocturnos.

El objetivo de este trabajo no es proporcionar una lista completa de los ortópteros, lo cual no es posible en el estado actual de las recolecciones y de la elaboración sistemática de los ortópteros del Noroeste amazónico. Más bien intentaré bosquejar líneas para futuras investigaciones, basándome en resultados obtenidos hasta el presente con respecto a la ecofisiología, la biogeografía y la bioacústica. Estas líneas de investigación aprovechan el poderoso potencial de diversidad entomológica de esta región, para plantear problemas biológicos de naturaleza más general de los campos de la biogeografía, de la ecología comunitaria, de la ecofisiología y de la ecología de los sentidos en forma comparada.

En esta contribución deseo caracterizar brevemente las familias de ortópteros más importantes del Noroeste amazónico y el estado de conocimientos con respecto a los grupos respectivos. Tomando el ejemplo de los acrídidos, voy a presentar datos sobre la biogeografía, historia de vida y ecología del comportamiento de especies escogidas y señalar interesantes problemas de investigación que aún se hallan abiertos. Para los grillos productores de sonido (*Gryllidae*) es posible pensar en un registro de la "bioacoustic community" a través de registros magnetofónicos, y se presentarán los primeros datos sobre un registro de un índice de diversidad bioacústica.

2. Sistemática de Orthopteroidea y su estado de colección y conocimiento en el Noroeste amazónico

Los resultados de los viajes de Giglio-Tos (1898) y Hebard (1923) son las únicas sinopsis existentes de ortópteros de la región. Desde entonces han sido efectuadas en el Ecuador recolecciones de acrídidos por el autor de este trabajo (Riede 1990) y de Tettigoniidae por Morris et al. (1989). Ambos autores se hallaban interesados en etología y ecología, así que estas colecciones reflejan solamente muestras de los respectivos lugares de trabajo. Un proyecto de recolección más sistemática está en vías de ser efectuado por Amédégnato y Poulain, del Museo de Historia Natural de París (Amédégnato, comunicación personal).

Las características de las familias de ortópteros más importantes así como una discusión de la sistemática amplia pueden consultarse en Kevan (1982). Esta amplia clasificación se halla aún en discusión para la mayoría de los grupos y tiene por lo tanto un carácter provisorio.

Los Orthoptera se dividen en dos grupos, los Ensifera y los Caelifera. Los rasgos más importantes de los Ensifera son largas antenas, similares a hilos, y un aparato de estridulación situado en las alas delanteras. En las tibias delanteras, células sensoriales escolopidiales forman un aparato auditivo, por lo cual las tráqueas protorácicas se convierten en "canales auditivos". Muchas especies son activas de noche y omnívoras. Por el contrario, las Caelifera son diurnas y herbívoras. El aparato masticatorio no se halla nunca especialmente desarrollado. Las robustas antenas son más cortas que el cuerpo. En las tibias anteriores no se halla ningún órgano auditivo; entre los Acridoidea se halla un órgano timpanal en el primer segmento abdominal. El presente artículo se halla articulado sistemáticamente y haciendo hincapié en los Acridoidea, el grupo estudiado por el autor. A continuación resumiré brevemente las características y el estado del conocimiento de las principales subórdenes de ortópteros del Noroeste amazónico.

3. Características sistemáticas

3.1 Ensifera:

3.1.1 Tettigoniidae:

Los Tettigonidae son por lo general los insectos de mayor tamaño del bosque tropical; se conocen formas que alcanzan los 15 cm de largo y 18 cm de extensión alar. La alimentación es específica de las distintas especies y sumamente diversa. La mayoría de las especies necesitan una dieta rica en proteínas de origen animal o vegetal, como por ej. polen, de modo que es posible que algunas especies cumplan una función ecológica, como polinizadores.

Numerosas especies son predatorias y se alimentan de insectos de pequeño tamaño.

A la inversa, los Tettigoniidae son a su vez una importante fuente de alimentación para vertebrados insectívoros. Numerosas características de los Tettigoniidae pueden ser interpretadas como resultado de una competición evolutiva de una relación presa-botín. Así, la apariencia críptica de hoja, de la subfamilia Pseudophyllinae o el mimetismo batesiano del género activo de día *Aganacris* de las avispas de colores (Sphecidae), los protegen de los animales de presa que se orientan ópticamente. Característica es asimismo una "cripsis acústica": en Panamá, los Tettigoniidae que cantan por la noche producen cantos sumamente breves para evitar ser descubiertos por ciertos murciélagos (Belwood 1990). Este fenómeno se observa también en la región del Napo: grabaciones magnetofónicas de Tettigoniidae (Morris et al. 1989) muestran que numerosas especies producen sonidos breves seguidos por largas pausas.

Los Tettigoniidae han sido clasificados en aproximadamente unas 20 subfamilias; la clasificación varía según los autores (véase Rentz 1989). Probablemente la mayoría de estas subfamilias se halla representada en el Noroeste amazónico. El registro y clasificación de la fauna amazónica de Tettigoniidae se halla recién en sus comienzos; actualmente se está llevando a cabo una recolección en Perú (Nickle et al. 1990).

3.1.2. Gryllidae:

Los Gryllidae (grillos) son aún menos conocidos que los Tettigoniidae, lo cual puede atribuirse tanto a su forma de vida nocturna como al gran número de especies de pequeño tamaño. Algunas especies, sin embargo, son muy llamativas, como por ej. una especie diurna del género *Eneoptera* (*Eneopterinae*), que habita, en una gran concentración de individuos, tanto formaciones de vegetación secundaria como plantaciones. La especie, de unos 3 cm de tamaño, de un color marrón poco llamativo, canta entre las 14:00 h y aproximadamente la caída de la tarde, muestra buenas condiciones para volar y una distancia alta de huída. Su capacidad de colonización es enorme, chacras en las que recién se ha sembrado son pobladas en el lapso de un día. Por lo menos los adultos de esta especie son folióvoras, mientras que la mayoría de los Gryllidos es omnívora.

Otras especies con un estilo de vida particular son las del género *Gryllotalpa*, que habita en las orillas de los ríos, donde son fáciles de reconocer por las galerías que construyen sobre las orillas arenosas. Su poderoso canto pertenece,

con sus 2,5-4 kilohertzios a los cantos de frecuencia baja y se escucha sobre todo en las noches lluviosas.

Todos los cantos de grillos conocidos hasta ahora son producidos a través de resonadores especiales situados en las alas delanteras y pertenecen a una frecuencia portadora pura entre los 2 y los 10 kHz. A pesar de esta "frecuencia de emisión" fija, el canto de los grillos machos consiste de un determinado número de pulsos, y las hembras reconocen a los machos conspecíficos por estos dos parámetros (Fig. 1). Los grillos forman parte esencial de la cortina de sonidos de la selva tropical. De esta amalgama de sonidos es posible filtrar cantos individuales y obtener así a grosso modo el número de "etho-especies" presentes en un determinado lugar, así como determinar la abundancia y el ritmo de actividad de los machos. Con estos datos se puede calcular un índice de diversidad de la "comunidad bioacústica" (Riede 1993) y usar el registro acústico para un monitoring de las especies. En varios casos, pudieron ser capturados los individuos, y se vió que, a pesar de un canto relativamente fuerte, las especies pueden ser sorprendentemente pequeños (< 3 mm). En el Noroeste amazónico, se escuchan grillos a cualquier hora del día, pero se observa un pico de actividad entre las 17,30 hs. y las 20 hs. La utilidad desde el punto de vista de evolución biológica de una actividad que se realiza en el crepúsculo no es clara. Sin embargo, muchas especies de grillos son mudas, lo cual podría ser explicado quizás como una consecuencia de la saturación total de los canales de comunicación acústica.

3.2 Caelifera:

Las distintas superfamilias de los Caelifera armonizan a menudo en su actividad diurna y su alimentación vegetal, de modo que pueden ser recolectadas en las mismas biotopos como los Acridoidea, el grupo más estudiado.

Los otros grupos, por el contrario, no son trabajados sistemáticamente en la actualidad, a pesar de hallarse material disponible. En el Noroeste amazónico se encuentran los siguientes grupos:

3.2.1 Proscopioidea: Proscopidae

Los individuos de esta familia, exclusiva de América del Sur, se parecen en sus hábitos a los denominados "bichos palos" (Phasmoptera:Phasmidae), pero se diferencian fácilmente de éstos debido a su capacidad de saltar. Habitan en la selva, y se los encuentra sobre todo en claros pequeños y algunas veces en las copas de los árboles. La clasificación más reciente es la de Mello Leitao (1939); en la actualidad no son trabajados sistemáticamente.

3.2.2. Eumastacoidea:

Este suborden se halla representado en América del Sur por numerosas especies por la familia de los Eumastacidae y en el Noroeste amazónico sobre todo por la subfamilia de los Eumastacinae.

La coloración de algunas especies es de un tono marrón, poco vistoso; otras, por el contrario, se caracterizan por colores llamativos; sobre todo la cabeza y la parte posterior o los últimos segmentos abdominales se destacan del tono marrón-amarillento debido a su intensiva coloración azul o roja. Los animales colocan las patas traseras abiertas, a los costados del cuerpo, lo cual produce su típica posición de "arco y flecha" y posibilita un cerrado ángulo de salto al huir, lo cual podría incrementar la distancia del salto. Esta posición se diferencia claramente de la de sus parientes del Viejo Mundo, cuyas patas se hallan en ángulo como las de los acrididos.

3.2.3. Tetrigoidea:

Estos animales, que pocas veces superan los 2 cm, son similares por sus hábitos a pequeños Acridoidea, de los cuales se diferencian sin embargo por un largo y alargado pronoto y la ausencia de un órgano timpanal. Si bien este grupo alcanza la mayor riqueza en especies en los trópicos del Viejo Mundo, se encuentran también algunos en el Noroeste amazónico. Especialmente interesantes

son las formas arborícolas de los mismos (género *Scaria*), que poseen un color verde irisado y se diferencian por esto fuertemente de las especies conocidas hasta ahora, los cuales Kevan (1982) caracteriza "as usually grayish or brownish..., but never green". La mayoría de los Tetrigoidea se alimenta de algas y musgos.

3.2.4. Acridoidea

3.2.4.1 Generalidades

Este es el grupo más extenso de los Caelifera, y posee, según Kevan (1982), 10 familias en su distribución mundial, de las cuales 4 se encuentran en el Noroeste amazónico. El número de familias varía en gran medida, según los autores. Se diferencian de los restantes Caelifera por poseer un órgano auditivo, el órgano timpanal, que se halla ubicado en el primer segmento abdominal. Los Acrididae forman la familia más grande, bajo la cual el conjunto de las otras familias se incluían anteriormente como subfamilias. Los Acridoidea de América del Sur fueron reclasificados por Amédégnato (1974), tomando en consideración una multiplicidad de rasgos. Un importante rasgo sistemático es la complicada anatomía de los genitales masculinos, los que, en algunas subfamilias, proporcionan también la base de diferenciación entre especies muy parecidas. Amédégnato (1977) otorgó estatus de familia a los anteriores Romaleinae (Romaleidae con las subfamilias Romaleinae y Bactrophorinae) y dividió a la anteriormente más extensa de las subfamilias, los Catantopinae (una agrupación

artificial, incluyendo 57% de los Acrididae neotrópicos) en distintas subfamilias, en parte nuevas.

Un sorprendente número de especies y géneros nuevos para la ciencia ha sido descubierto en el estrato más inaccesible de la selva: las copas de los árboles (Roberts 1973, Descamps 1976). Diferentes estratos de las copas de los

árboles se hallan habitados por miembros de las subfamilias Onmatolampinae, Bactrophorinae, Proctolabinae y Romaleinae (Amédégnato 1990). Numerosas especies se hallan caracterizadas por una vívida coloración, opulento cuerpo, coloración contrastante de los fémures posteriores y tarsos posteriores prolongados

(Fig. 1). Solamente los Romaleinae son capaces de producir sonido. En todas las otras formas de las copas de los árboles, se halla ausente la estridulación, pero presentes los tímpanos funcionales (Riede et al 1990). Ojos protuberantes y característicos movimientos de las patas traseras indican la importancia de comunicación óptica intraespecífica (Riede 1987). Esta fauna de saltamontes de los

árboles es especialmente rica en especies y abundante en las selvas bajas del Oeste

amazónico, pero se empobrece hacia el Este (Amédégnato y Descamps 1982). Nuestro conocimiento de las numerosas especies nuevas de las copas de los árboles

se basa especialmente en las colecciones hechas en árboles recién talados (cf. Descamps 1980); para Ecuador se hallan disponibles solamente los resultados de recolecciones puntuales (Riede 1990). Recién ahora están comenzando las expediciones cuyo principal fin es la recolección (Amédégnato y Poulain, comunicación personal).

Además de estos saltamontes "dendrófilos", Descamps (1976) diferencia una variedad de otros tipos ecológicos. Una rica fauna de especies de "thamnorrhodophilus" habita los arbustos y árboles jóvenes en claros y pequeñas formaciones secundarias antropogénicas. Muchas de estas especies poseen colores brillantes, y o bien alas cortas o bien carecen de ellas.

Especies que habitan en los claros presentan una abundancia incrementada en formaciones secundarias antropogénicas ("chacras"). La composición de las especies varía con el estado sucesional de la comunidad de la vieja chacra, debido probablemente al incremento de plantas que sirven de alimento en ciertos estados sucesivos. La composición, abundancia y sucesión de las poblaciones de saltamontes selváticos fueron estudiadas por Amédégnato y Descamps (1980a,b) en el Noroeste amazónico en el Perú. Las chacras están colonizadas por una característica fauna pionera. Esta fauna desaparece con la aparición y dominancia de los árboles colonizadores del género *Cecropia* (entre el año 7 y 13); durante este estadio la abundancia de acrididos es mínima lo cual

podría atribuirse a la asociación de *Cecropia* con hormigas. Con la desaparición de *Cecropia* llegan otras especies de acrídidos, cuya abundancia alcanza un máximo en las formaciones que tienen una antigüedad de 21 años. La abundancia es mayor

a la de área comparable de la selva primaria más poblada, pero no alcanza la misma diversidad. En el Oriente ecuatoriano, fenómenos similares de incrementada densidad de población fueron observados en comunidades que habitaban las viejas chacras de los indígenas Siona-Secoya, sobre el río Aguarico.

Elas son lugares ideales para estudios de comportamiento y autoecológicos de numerosas especies que habitan los claros (véase Riede 1987, Pfrommer 1990). Observaciones preliminares del autor indican que en la región de Cuyabeno la abundancia en chacras viejas no es tan alta como en la región del Aguarico lo cual

se puede atribuir a la pobreza nutritiva de los suelos en regiones de aguas negras.

Por la cercanía de estas regiones distintas en una misma región biogeográfica, la zona se presta para un análisis de la influencia de los suelos sobre la abundancia de insectos.

Varias especies muestran tendencias gregarias, desde pequeñas bandas de larvas de saltamontes, de entre 10 a 40 individuos (*Leptysmiinae*: *Cornops* sp., *Nadiacris* sp.) hasta numerosos (de hasta 300 individuos), y densas agrupaciones de las negras larvas de *Chromacris icterus*, que se alimentan de *Solanaceae* tóxicas (véase Pfrommer 1990).

Especies de las subfamilias *Rhytidochrotinae* y *Ommatolampinae*, de alas cortas o carentes de alas, se hallan bien representadas en las selvas amazónicas montañosas situadas entre los 500 y 1.800 m, y las especies endémicas de los cromotipos de ciertas especies pueden ser observados en

las cadenas montañosas de los valles situados hacia el Oriente y limítrofes con la Amazonía. La distribución detallada biogeográfica coincide con las cuencas de los ríos; así, por ej., se diferencia claramente la fauna del río Napo de la fauna del Pastaza. Rica en especies endémicas parece ser también la Sierra de Cutucú y las

selvas de altura que circundan al Cerro Reventador. En el caso de las especies carentes de alas, también los ríos forman una barrera, como puede observarse en los distintos cromotipos de *Galidacris* a ambos lados del Río Napo (v. infra).

Algunas de estas especies se encuentran por cierto también en las selvas bajas (hasta 300 m), pero sin embargo, por lo menos en el caso de los *Rhytidochrotinae*, éstos se hallan representados en las selvas montañosas con una riqueza notable de

especies e individuos. Es muy probable que esta fauna se hallara difundida también en Amazonía durante las fases climáticas más frescas de Amazonía (Colinvaux 1989), y que en la actualidad, las selvas montañosas forman refugios

actuales, aislados entre sí, en los cuales se están dando procesos de formación de especies.

3.2.4.2. Pyrgomorphidae

Esta familia se halla representada por un extenso número de especies en el Viejo Mundo, mientras que en el Nuevo Mundo posee varias especies en México, y en los Neotrópicos solamente la especie *Omura congrua*, que carece de alas. Esta especie habita todo el Noroeste amazónico hasta las laderas orientales de los Andes (1.200 m). Los individuos tienen el aspecto de una hoja, alcanzan aproximadamente los 3 cm de tamaño, y se hallan sobre todo en los bordes de los bosques y en pequeños claros. No existen datos acerca de su biología, su origen y distribución en América del Sur.

3.2.4.3. Ommexechidae:

Esta familia se halla limitada a América del Sur y alcanza su mayor riqueza de especies en el sur de Sudamérica. Allí viven los crípticos representantes de esta familia en las orillas arenosas y cubiertas con guijarros de los ríos. Pocas especies habitan en Amazonía; de acuerdo a sus preferencias con respecto al habitat se las halla también en Amazonía especialmente en orillas con guijarros de los ríos, en el caso del Oriente Ecuatoriano arriba de 500 m (p.e.jemplo *Ommexecha brunneri* es frecuente en la zona de Archidona, Napo).

3.2.4.4. Pauliniidae

Los escasos miembros de esta familia son los únicos saltamontes acuáticos. La adaptación más notable de estos "acuáticos" (Uvarov 1977) son las tibias posteriores de forma auricular, que les sirve para nadar y sumergirse. La especie *Paulinia acuminata* habita praderas flotantes de helechos flotantes (*Salvinia auriculata* Aubl., Filicatae: Salviniaceae) y *Eichhornia*, de la cual se alimentan y en la cual ovipositan. Muestra un fuerte mimetismo con *Salvinia*, por lo cual es casi imposible diferenciarla de esta planta (Barthlott et al 1994). Pueden hallarse en casi todos los numerosos habitats acuáticos del Noroeste amazónico en los cuales se encuentran estas plantas flotantes. Esta especie variable, con formas que poseen alas largas y otras de alas cortas, se halla en la mayor parte de las regiones subtrópicas y trópicas de América del Sur (Carbonell 1981).

La posición sistemática de la familia Pauliniidae - una familia claramente aberrante - es oscura, y posiblemente no se justifique su estatus como familia. La forma deprimida de su cuerpo, los ojos ubicados en la parte superior de la cabeza y las reducidas aerolias pretarsales son asimismo rasgos de los

Ommexechidae, que viven sobre el suelo (Carbonell 1957). Otros autores sugieren una relación con la subfamilia Leptysminae (Kevan 1982).

3.2.4.5 Romaleidae

A esta familia de langostas limitada a América del Sur pertenecen las especies de mayor tamaño y las más llamativas, por ej. el género *Tropidacris*, cuyos individuos son apreciados como objeto de colección, que poseen alas traseras rojas o lila, y que alcanzan los 15 cm de longitud. La mayoría de las especies puede volar bien, y habitan todos los estratos de la selva, desde la copa de los árboles hasta el suelo, donde imitan las hojas secas (*Colpolopha* sp.).

3.2.4.5.1 Bactrophorinae

Los representantes de esta subfamilia rica en especies habitan preferentemente las copas de los árboles (véase Amédégnato 1990) y pueden ser caracterizados de la mejor manera posible como tipos de forma de vida "dendrófila" (Fig. 1). Ciertamente poseen pares de alas desarrollados, pero la superficie de éstas, en relación con el cuerpo, a menudo masivo, no es suficiente para el vuelo activo, sino a lo sumo para planear. Algunas especies permanecen, luego de haber sido talados los árboles, en "sus" árboles (por ej. géneros *Adrolampis*, *Helicopacris*), y no abandonan el árbol ni siquiera cuando las hojas del mismo se secan, de modo que fue posible realizar algunas observaciones del comportamiento (Riede 1987). Forman allí pequeñas poblaciones, de hasta unos 50 individuos, que se hallan por lo general en diferentes estadios.

3.2.4.5.2. Romaleinae

Los Romaleinae poseen -con excepción de la tribu Trybliophorini - un mecanismo de estridulación que consiste en bordes de estridulación y resonador situados en las alas traseras, y un borde en la parte inferior de las alas anteriores (Riede 1987). Por medio del frotamiento de ambos se origina un sonido de amplio espectro, que a través del ritmo de los movimientos de las alas es estructurado rítmicamente. En días soleados, el fuerte canto de los machos de *Prionacris cantans* es un elemento esencial de la cortina de sonidos de la selva amazónica. Los grupos de sonidos, de una longitud de entre 5-10 s son producidos entre 10 y 60 s.; para producirlos, el macho no abandona su posición en las copas de los árboles. En lugares apropiados, los cantores se hallan alejados entre sí de 10 y 50 m, de modo que por lo general varios machos pueden ser escuchados al mismo tiempo. Es probable que el canto regule la distancia en que se hallan los machos entre sí; esto podría ser determinado por medio de una detallada cartografización realizada por medio de un micrófono direccional. Esta especie es llamada por los Siona-Secoya onomatopéyicamente *enseterá ponsú*

(Ensé: sol; ponsú: saltamonte).

Otra especie llamativa y frecuente es *Chromacris icterus*, que no llama la atención por su canto, sino por su coloración contrastiva amarillo-verde. Por el contrario, los estadios larvales jóvenes son negros y forman agrupaciones densas, que comprenden hasta 300 animales reunidos sobre sus plantas de alimentación, que son preferentemente solanáceas (Pfrommer 1990).

Los representantes mudos de la tribu Trybliophorini (p. ej. género *Trybliophorus*) son arborícolas, con formas de vida similares a las *Bactrophorinae*, con quienes aparecen asociadas.

Una interesante convergencia morfológica con la subfamilia *Copiocerinae* (v. infra) muestran las especies de la tribu *Leguini*, la cual se debe posiblemente al hecho de que las plantas alimenticias en ambos grupos son palmeras (Amédégnato y Poulain 1986). Esos autores muestran especies peruanas para el Ecuador, así como descripciones de especies nuevas (*Pseudhisychius defurcus*; *Xomacris riederi*: Napo). Es probable que con las planeadas recolecciones sistemáticas se descubran más nuevas especies.

3.2.4.6 Acrididae:

Esta familia es tan rica en especies y tan diversa, que a continuación es necesario caracterizar individualmente las subfamilias.

3.2.4.6.1 Proctolabinae:

Los representantes de esta subfamilia son otro componente esencial en la fauna de saltamontes arborícolas. Algunos géneros (p. ej. *Poecilocleus*) son característicos para estadios tardíos de sucesión vegetal (véase Amédégnato 1990). Estas especies tienen los extremos de las antenas de un color claro, y existen datos sobre comunicación óptica y vibratoria (Riede 1987). El trabajo de Amédégnato y Poulain (1987) proporciona una presentación de las especies amazónicas, la clave para algunas de ellas, como también la descripción de especies nuevas, descubiertas en la región del Napo (*Cercoceracris tarapoana*, *Poecilocleus napoana*), o especies encontradas por primera vez en el Ecuador (*Dendrophilacris secoya*).

3.2.4.6.2 Ommatolampinae

Las especies de esta subfamilia se encuentran tanto en los estratos medianos de la región de las copas de los árboles como también en claros pequeños. Especialmente la tribu *Syntomacrini* parece ser muy rica en especies; sin embargo, la revisión sistemática de este grupo se halla aún pendiente. Los machos de la especie aptera *Psiloscurtus* forman, según el lugar en que habitan,

distintos cromotipos, mientras que las hembras son de color marrón uniforme y no es posible diferenciarlas. Probablemente se trata también de especies diferentes. Todos los machos poseen a un costado una mancha amarilla, y son negros brillante en el valle del Pastaza, amarillos en Misahuallí hasta Limoncocha y verdosos en el Aguarico.

3.2.4.6.3 Rhytidochrotinae:

Los representantes de esta subfamilia carecen de alas; habitan el estrato de las hierbas y arbustos de los bosques tropicales de altura así como claros de la selva tropical baja. Su máxima riqueza de especies la alcanzan en las vertientes orientales andinas. Es muy probable que esta multiplicidad en especies se halle relacionada con la radicación explosiva de plantas que sirven de alimento, que se observa en esa región, especialmente de plantas arbustivas, como *Anthurium*, *Piper*; véase Kubitzki (1978).

También en este grupo existen dos cromotipos, como por ej. en la especie sin alas *Galidacris* sp. (aff. *variabilis*). El cuerpo de ambos cromotipos es verde brillante con manchas negras, mientras que las patas traseras pueden ser rojas o verdes. La variedad de patas rojas se encuentra en la orilla izquierda del Napo, entre Misahuallí y Limoncocha (y posiblemente, habita también en la región situada aguas abajo); la variedad de patas verdes en la orilla izquierda del Napo, así como en ambos márgenes del río Aguarico. Una zona de contacto debería existir entre Napo y Aguarico. La coloración rojiza de las patas es heredable en el caso de individuos criados en laboratorio, de modo que es muy improbable que se trate de influencias del medio ambiente. Ambas formas muestran el mismo comportamiento complejo de cortejo, que consiste de movimientos característicos de las patas traseras, de modo que es probable que se trate de una sola especie.

3.2.4.6.4 Leptysminae

Las especies de esta subfamilia se encuentran frecuentemente en las orillas de los ríos y lugares húmedos, a menudo alimentándose de monocotiledóneas. Las larvas de varios géneros forman agrupaciones gregarias (*Nadiacris*, *Tetrataenia*, *Cornops*; cf. Prommer 1990), y se diferencian fuertemente en la coloración, y en parte también en la forma, de los adultos. En el caso de *Tetrataenia* *surinama*, también los adultos se hallan reunidos a menudo en grupos, sobre todo en hojas de Araceae. Sobre la determinación de las especies del Noroeste amazónico puede consultarse Roberts y Carbonell (1980).

3.2.4.6.5. Copiocerinae

Los miembros de esta subfamilia se alimentan de palmeras. Debido a sus buenas posibilidades de vuelo son difíciles de capturar. Se los encuentra regularmente, en pequeña cantidad de individuos, posados en palmeras recién taladas. Una clave de su clasificación se encuentra en Descamps (1984); sin embargo, no es posible realizar una clasificación confiable sin tener en cuenta material comparativo de las colecciones museológicas.

4. Líneas de investigaciones futuras:

Algunos problemas aún abiertos se mencionaron ya al tratar las subfamilias individuales. Resumiendo, puede decirse que se observan algunas propiedades características de saltamontes que habitan en las selvas pluviosas tropicales, que merecerían un análisis más profundo: aquí se incluye la aparición en grupos, especialmente en formas arborícolas en las plantas que les sirven de alimento, y de agrupaciones de larvas (*Chromacris*, *Leptysmiinae*), así como el hecho de que cambian completamente de color durante la ontogénesis. En un primer acercamiento, tales agrupaciones pueden ser interpretadas como reuniones de especies olígofágicas en "sus" árboles, es decir, los que les sirven de alimento. Sin embargo, existen indicaciones, que la mayoría de las especies poseen un espectro de plantas alimenticias mayor de los que sugiere la aparición en agrupaciones (Amédégnato, comm. pers.). Para explicar el hecho de la unión en grupos existe una serie de otras posibilidades de explicación:

- En el caso de especies poco frecuentes (y éste es el caso de la mayor parte de los insectos de la selva tropical), el hallazgo de la pareja representa un gran problema. Una distribución gregaria tendría, en el caso de una población pequeña la ventaja de que no serían necesarios los caminos de búsqueda riesgosa para encontrar a la pareja.
- La alimentación simultánea en una planta de una agrupación de larvas produce una herida en la misma, que a su vez conduce a una movilización del nitrógeno (White 1984), que a su vez es un elemento carencial especialmente en el estadio larval.

Resumiendo, se puede decir que con excepción de los acrididos, los ortópteros ecuatorianos no son trabajados sistemáticamente, y para algunos grupos esta afirmación es válida para toda la Amazonía. Mas allá del trabajo sistemático, los ortópteros, que en los trópicos presentan una alta diversidad, son objetos ideales de investigación para distintas problemáticas biológicas, que se extienden desde las relaciones entre presa/botín hasta las complejas interacciones existentes entre insectos y plantas.

Agradecimiento:

El trabajo de campo en el Ecuador (1982-1985) fue subvencionado por el Instituto Max Planck de Seewiesen, R.F.A., gracias al especial apoyo del Prof. Dr. F. Huber.

Los Drs. Eduardo Asanza, Giovanni Onore y Tjitte deVries, de la Pontificia Universidad Católica (Quito) me brindaron su hospitalidad tanto en la Universidad como en las estacionens en el campo. Agradezco a la Dra. Christiane Amédégnato

del Museo de historia Natural (París) estimulantes discusiones sobre estos temas y

su constante ayuda en las complejidades de la sistemática. La Dra. María Susana Cipolletti, Wasser, R.F.A, tradujo el original alemán del presente trabajo.

Agradezco también la colaboración de los indígenas Secoya de San Pablo, Río Aguarico, en cuyo territorio y con cuya ayuda se realizaron en esencia estos trabajos.

Referencias:

AMÉDÉGNATO, C. 1977 Etude des Acridoidea centre et sud Americains (Catantopinae, sensu lato) Anatomie des genitalia, classification, repartition, phylogenie. Thèse de doctorat, Paris.

AMÉDÉGNATO, C. 1990 Organisation phylétique, spatiale, et trophique des peuplements dácridiens forestiers amazoniens (Abstract). Bol. San. Veg. Plagas (Fuera de serie) 20:403.

AMÉDÉGNATO, C. y M. DESCAMPS. 1980a. Étude comparative des quelques peuplement acridiens de la foret neotropicale. Acrida 9:171-216.

AMÉDÉGNATO, C. y M. DESCAMPS. 1980b. Évolution des populations d'orthoptères d'Amazonie du Nord-Ouest dans les cultures traditionnelles et les formations secondaires d'origine anthropique (1980). Acrida 9:1-33.

AMÉDÉGNATO, C. y M. DESCAMPS. 1982 Dispersal centers of the Amazonian acridids. Acta Amazonica 12:155-165.

AMÉDÉGNATO, C. y S. POULAIN. 1986 Diagnoses et signalisations de Romaleidae arboricoles amazoniens (Orthoptera Acridoidea). Annls Soc. Ent. Fr. (N.S.) 22:423-455.

BARTHLOTT, W., K. RIEDE & M. WOLTER (1994): Mimicry and ultrastructural analogy between the semi-aquatic grasshopper *Paulinia acuminata* (Orthoptera) and its foodplant, the water-fern *Salvinia auriculata* (Filicatae). Amazoniana 13, 47-58

CARBONELL, C. S. 1981 Orthoptera (Part I. Arthropoda). pp 92-99 in Hurlbert,

S. H., Rodriguez, G. y N. Dias dos Santos (eds.) Aquatic biota of tropical South America (Part I. Arthropoda) San Diego State University, San Diego, 323 pp. .

COLINVAUX, P. A. 1989 Ice-age Amazon revisited. *Nature* 340:188-189.

DESCAMPS, M. 1976 Le peuplement acridien d'un périmètre d'Amazonie colombienne. *Annls. Soc. ent. Fr. (N.S.)* 12:291-318.

DESCAMPS, M. 1980 La faune dendrophile néotropical. V. Seconde revue des Proctolabinae amazoniens et guyanais (Orthoptères, Acrididae). *Annls Soc. ent. Fr. (N.S.)* 16:19-47.

DESCAMPS, M. 1984 Revue préliminaire de la tribu des Copiocerini (Orth. Acrididae). *Mémoires du Muséum National d'Histoire naturelle, nouvelle série; Série A, Zoologie* 130, 72 pp.

GIGLIO-TOS, E. 1898 Viaggio del Dott. Enrico Festa nella Republica dell'Ecuador e regioni vicine. *Bull. Mus. Zool. Anat. comp. Torino* 12:1-108.

HEBARD, M. 1923. Studies in the Dermaptera and Orthoptera of Colombia, 3, Orthopterous Family Acrididae. *Transactions of the American entomological Society* 49:165-313.

KEVAN, D. K. M. 1982. Orthoptera. pp 352-379 in Parker, S. P. (ed.) *Synopsis and classification of living organisms Vol 1.* McGraw-Hill Inc., New York pp. 1119.

MELLO-LEITAO, C. de 1939 Estudio monográfico de los Proscópodos (Zool.). *Rev. Mus. La Plata (n.s.) (Zool.)* 1: 279-448.

MORRIS, G. K., KLIMAS, D. E. y D. A. NICKLE 1989. Acoustical signals and systematics of false-leaf katydids from Ecuador (Orthoptera, Tettigoniidae, Pseudophyllinae). *Transactions of the American entomological Society* 114, 215-263.

NICKLE, D. A., CASTNER, J. L. y J. J. BELWOOD 1990 Katydids of the Peruvian Amazon (Orthoptera:Tettigoniidae) (Abstract). *Bol. San. Veg. Plagas (Fuera de serie)* 20:413.

Pfrommer, A. 1990. Freilandbeobachtungen zur Ethologie und Ökologie der neotropischen Feldheuschrecken *Chromacris icterus* (Romaleinae, Acridoidea) und *Cornops frenatum frenatum* (Leptysminae, Acridoidea) unter besonderer Berücksichtigung ihrer Larvenverbände. Diplomarbeit Universität Hamburg.

RENTZ, D. C. 1979 Comments on the classification of the orthopteran family Tettigoniidae, with a key to subfamilies and description of two new subfamilies. Australian Journal of Zoology 27:991-1013.

RIEDE, K. 1987 A comparative study of mating behaviour in some neotropical grasshoppers (Acridoidea). Ethology 76:265-296.

RIEDE, K. 1990 Orthopterological studies in eastern Ecuador (Part I). Metaleptea 12: 4-5.

RIEDE, K. (1993): Monitoring biodiversity: Analysis of Amazonian rainforest sounds. Ambio 22, 546-548.

RIEDE, K., KÄMPER, G. y I. HÖFLER 1990 Tympana, auditory thresholds and projection areas of tympanal nerves in singing and silent grasshoppers (Insecta, Acridoidea). Zoomorphology 109:223-230.

ROBERTS, H. R. y C.C. CARBONELL 1980 Concluding revision of the subfamily Leptysminae (Orthoptera, Acrididae). Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia 132:64-95.

UVAROV, B. 1977. Grasshoppers and locusts (Vol. 2). Cambridge University Press, Cambridge.

WHITE, T. C. 1984 The abundance of invertebrate herbivores in relation to the availability of nitrogen in stressed food plants. Oecologia 63:90-105.

Fig. 1: Dos ejemplos de saltamontes de las copas de los árboles (Bactrophorinae).

Izquierda: *Helicopacris* sp. de Limoncocha, Napo (Ecuador), leg. K. Riede. Las rodillas rojas de las patas posteriores se destacan de los fémures verdosos.

Derecha: *Adrolampis contumax* de Peru, leg. M. Descamps. El género *Adrolampis* se encuentra también en Ecuador. Obsérvense los colores contrastantes de las rodillas de los fémures posteriores así como los largos tarsios.

Fotos de muchas especies mencionadas se encuentran en Riede/Duffner 1994

