

## CRONOLOGIA DEL DESARROLLO EMBRIONARIO NORMAL DE *BAEACRIS PUNCTULATUS* (THUNBERG) (ORTHOPTERA: ACRIDIDAE)

ADRIANA A. MICHEL<sup>1</sup> Y ERNESTINA S. TEISAIRE<sup>2</sup>

### RESUMEN

Se ha investigado la cronología de los cambios morfológicos ocurridos durante el desarrollo embrionario de *Baeacris punctulatus* (Thunberg) hasta la eclosión, especie la cual se considera un acrido de distribución sudamericana de importancia económica por ser una plaga potencial en zonas de pasturas y praderas naturales. La totalidad del desarrollo se cumple en aproximadamente 20 días, con 11 estadios embrionarios definidos por caracteres morfológicos externos. Se evidencia una concordancia con los cambios embrionarios detallados para otras especies de ortópteros, existiendo sólo diferencias en el momento del desarrollo en que ocurren los cambios morfogenéticos.

Las gónadas se organizan al diferenciarse los sacos celómicos a los 7-8 días del desarrollo. Las estructuras sexuales externas se desarrollan antes (a los 12 días) de que se evidencie la diferenciación sexual de las gónadas, que ocurre aproximadamente a los 18 días.

Se plantea que el conocimiento de la organogénesis permitiría la implementación de métodos de control biológico que afecten el desarrollo embrionario normal.

### ABSTRACT

The chronology of the morphological changes occurring during the embryonic development of *Baeacris punctulatus* were investigated until hatching. This South American acridid species is important economically because it is a potential pest in pasture areas and in natural prairies.

The complete development takes place in approximately 20 days with 11 embryonic stages defined by external morphological characters. There is a correspondence with detailed embryonic changes for other orthopteran species. Differences exist only at the time of development when morphogenetic changes occur.

The gonads appear when the celomic sacs differentiate at 7-8 days of their development. The external sexual structures develop (at 12 days) prior to sexual differentiation of the gonads, which occurs approximately at 18 days.

It is proposed that knowledge of the organogenesis, would allow for the implementation of methods of biologic control which could affect the normal embryonic development of this species.

### INTRODUCCION

Los estudios de acrididos en Sudamérica están referidos principalmente a aspectos de la

sistemática, ecología y ciclos de vida. Entre éstos se incluyen observaciones sobre: la duración del desarrollo embrionario y postembrionario, número de estadios ninfales, viabilidad de los huevos, desarrollo de la genitalia externa (terminalia), madurez sexual, etc. (Barrera & Turk., 1977; Turk & Barrera, 1979; Lange, 1986).

La información en la familia Acrididae es en su mayoría sobre el desarrollo embrionario en géneros de las subfamilias Cyrtacanthacridinae, Oedipodinae y Gomphocerinae (Bodenheimer & Shulov, 1951; Colombo & Bassato, 1957; Uvarov,

<sup>1</sup> Instituto de Morfología Animal, Fundación Miguel Lillo, Miguel Lillo 251, 4000 S.M. de Tucumán, Argentina.

<sup>2</sup> Instituto de Invertebrados y Cát. Emb. y Anat. Comparadas, Fac. Cs. Nat., Univ. Nac. de Tucumán, Miguel Lillo 205, 4000 S.M. de Tucumán, Argentina.

(Recibido: 16 de marzo de 1996. Aceptado: 15 de junio de 1996)

1966; Anderson, 1973; Billett & Wild., 1975; Gallois, 1979 a y b; Richards & Davies, 1983; Conn, 1993) y en menor proporción en la subfamilia Catantopinae (Nelsen, 1931, 1934; Sisler, 1981). En las tres primeras se incluyen tablas de desarrollo normal confeccionadas en base a la morfología externa y algunas consideraciones sobre la morfogénesis de las gónadas y de otras estructuras internas.

La especie *Baeacris punctulatus* (Thunberg) está dentro de un grupo de acrídidos cuya importancia radica en que es considerada una plaga potencial en zonas de pasturas y praderas naturales con una distribución sudamericana (Carbonell & Ronderos, 1973; Ronderos, 1985). A pesar de esto, hasta el momento sólo se dispone de las observaciones realizadas por Turk (Turk & Barrera, 1979) en ejemplares colectados en la provincia de Tucumán, referidas a distintos aspectos del ciclo biológico.

Debido a la escasa información sobre el desarrollo embrionario se ha decidido realizar el análisis de éste estableciendo fehacientemente la cronología de los estadios y definiendo los sucesivos cambios de la morfología externa e interna hasta la eclosión, en condiciones controladas. El objetivo de este trabajo es aportar datos para un mayor conocimiento de *B. punctulatus* en cuanto al ciclo de vida, principalmente por que esto permitiría en el futuro la implementación de métodos de control biológico que afecten el normal desarrollo embrionario y los procesos de organogénesis.

## MATERIAL Y METODOS

Los ejemplares adultos de *Baeacris punctulatus* fueron colectados en la ruta provincial a San Javier, n° 380, en los kilómetros 28 y 29. Un total de 55 animales de ambos sexos se criaron en el laboratorio a temperatura ambiente durante 6 meses. En este período se obtuvieron 30 desoves, los que se mantuvieron hasta la eclosión en una cámara de cría a  $30^{\circ}\text{C} \pm 1$  de temperatura, entre 50-70% de humedad y un fotoperíodo de 14 horas luz. Los desoves se acondicionaron en cajas plásticas con camas de algodón humedecido para evitar la desecación.

Las muestras se constituyeron por 3 huevos extraídos manualmente de cada desove. La

extracción se hizo en forma periódica totalizando un número de 100 muestras a lo largo de un período de 22 días, a partir del cual se producía la eclosión de las primeras ninfas. El muestreo se organizó en períodos fijos, cada 3 horas el primer día y luego cada 24 horas, extrayéndose hasta tres muestras por vez.

Los huevos de cada muestra, destinados a observaciones, fueron fijados en Bouin y conservados en alcohol 70°. Parte de las muestras anteriores se colocaron en alcohol n-butílico durante 3 meses a fin de ablandar la cutícula para la posterior realización de cortes histológicos.

Una vez incluido el material se efectuaron cortes seriados de  $6\mu\text{m}$  de espesor, con orientación sagital y frontal y luego teñidos con hematoxilina de Erlich - eosina. Se realizaron esquemas con lupa binocular con cámara clara. El desarrollo embrionario ha sido representado por medio de 11 estadios cuya elaboración se realizó en base a los caracteres morfológicos más evidentes, principalmente referidos a la morfología externa. Este criterio es similar al utilizado por otros autores, como por ejemplo, en las tablas de desarrollo de Billett & Wild (1975), para *Schistocerca gregaria*, de Bodenheimer & Shulov (1951), para *Dociostaurus maroccanus*, de Roonwall (1937); Schulov y Penner (1959), para *Locusta migratoria migratorioides*, y de Sisler (1981), para *Dichroplus elongatus*. Esta forma de representación de las diferentes etapas del desarrollo pareciera ser la más acertada, ya que permite la comparación de estadios morfológicamente similares y la evaluación de la cronología en que se suceden los eventos morfogenéticos en los diferentes grupos.

Los movimientos del embrión en la masa de vitelo en conjunto se definen como blastoquinesis, distinguiéndose en ellos, por un lado la anatrepis que es la inmersión del embrión en el vitelo y un segundo movimiento, katatrepis, que se inicia con la ruptura del amnios que facilita la rotación del embrión el que se desplaza hasta quedar la parte ventral hacia la cara cóncava del huevo (Gillot, 1980).

## RESULTADOS

El desarrollo embrionario de *Baeacris punctulatus* tiene una duración media de 20 días, con un R= 18-22 y una variación de  $20 \pm 2$ ,

considerando el inicio desde el momento de la puesta de los desoves. Los cambios producidos durante el desarrollo se establecieron en 11 estadios embrionarios con las siguientes características:

**Estadio I** (Fig. 1): Este estadio se presenta a las 48 horas desde la puesta; se identifica un primordio embrionario ubicado en la parte posteroventral de la masa de vitelo en el extremo micropilar. El primordio mide aproximadamente 0,16 mm de longitud.

El vitelo está limitado por el blastodermo delgado de células planas, no ordenado en forma epitelial. A nivel del primordio embrionario las células son cilíndricas altas y se distinguen núcleos en división mitótica. Internamente, en la masa de vitelo se observan numerosos núcleos sueltos y muy voluminosos que corresponderían a los denominados vitelóforos (Fig. 13).

**Estadio II** (Fig. 2): Este estadio corresponde a un embrión de 72 horas desde la puesta. En el primordio embrionario se distingue una zona anterior con lóbulos cefálicos prominentes y una zona posterior. El primordio embrionario mide 0,48 mm de longitud, extendiéndose en el extremo micropilar.

Se observa un aumento del espesor del primordio por invasión de células hacia el interior, con la consiguiente diferenciación de dos capas celulares, indicando el inicio de los movimientos gastrulares. El blastodermo está organizado en forma de una capa de células planas, con una notable actividad mitótica en la zona micropilar

**Estadio III** (Fig. 3): Este estadio corresponde a 4 días de desarrollo. Hay un considerable aumento en el tamaño del primordio embrionario alcanzando una longitud de 0,80 mm en sentido antero-posterior, simultáneamente hay un hundimiento del embrión en la masa de vitelo o anatrepsis.

Se cierra completamente la cavidad amniótica que inicialmente ocupa el polo micropilar del huevo y luego se desplazará según el crecimiento del embrión. Una vez diferenciado el amnios se distingue una capa serosa, que limita exteriormente al vitelo formada por una capa continua de células planas con núcleos voluminosos y de cromatina laxa. Estas células son más altas en el extremo micropilar del huevo constituyendo un

revestimiento epitelial cúbico de forma discoidal (hidropilo).

En el embrión se evidencian claramente dos capas celulares correspondientes al ectodermo externamente y al meso y endodermo internamente, esta morfología es coincidente con la presencia de un surco gastral en la línea media ventral que es visible en cortes frontales (Fig. 14).

**Estadio IV** (Fig. 4): Corresponde a 5 días de desarrollo, con un marcado crecimiento del embrión hasta duplicar la longitud del estadio anterior alcanzando aproximadamente 1,60 mm.

Claramente se diferencian las regiones céfalotorácica y abdominal, la primera con los lóbulos cefálicos muy desarrollados y entre ellos los esbozos de las antenas y el esbozo del labro; y los esbozos pares de mandíbulas, maxilas, labio y apéndices torácicos. La región abdominal no presenta aún segmentación.

La pared de los esbozos de los apéndices está formada por una capa epitelial externa de células cilíndricas y un acúmulo de células internas, sin una organización definida, formado por tejido mesodérmico. La cavidad amniótica se ha extendido hacia la cara cóncava del huevo.

**Estadio V** (Fig. 5): Corresponde a 6 días de desarrollo embrionario. El embrión mide 1,76 mm de longitud aproximada. Los cambios, aunque poco marcados, se distinguen externamente por un aumento del tamaño de los esbozos de los apéndices cefálicos y torácicos, como también por la insinuación de la segmentación abdominal siendo más marcada en la parte anterior del abdomen.

**Estadio VI** (Fig. 6): Este estadio se alcanza a los 7 días de desarrollo aproximadamente. El embrión crece en longitud hasta llegar a 1,84 mm y es muy evidente el mayor desarrollo lateral de cada región (cefálica, torácica y abdominal), sobre todo en los segmentos abdominales. Se completa la segmentación abdominal hasta 11 segmentos y cada uno con cuatro lóbulos; 2 mediales y 2 laterales.

Internamente se identifican los esbozos gonadales ubicados dorsolateralmente a nivel del primer segmento abdominal. Este tiene aspecto fusiforme formado por células germinales primordiales, indiferenciadas, dispuestas irregularmente en la parte interna y externamente

rodeadas por una capa celular que se continúa hacia adelante y atrás formando un cordón (Fig. 16). Las células germinales primordiales son voluminosas, claras, redondeadas, con núcleos grandes y citoplasma reducido; la cromatina se encuentra en diferentes grados de condensación formando una granulación gruesa. También se evidencia el epitelio delgado que limita la cavidad celómica en el interior de los segmentos abdominales (Fig. 15).

**Estadio VII** (Fig. 7): Se alcanza a los 9 días de desarrollo aproximadamente. El embrión mide una longitud de 1,92 mm. En este estadio no se observan variaciones en la ubicación del embrión en relación a la masa de vitelo, sin embargo es muy evidente el mayor desarrollo de la región anterior con los lóbulos cefálicos muy prominentes, así mismo, los rudimentos antenales crecen en longitud hasta alcanzar a los apéndices cefálicos que se han desplazado anteriormente a raíz de la diferenciación cefálica. En cortes a este nivel se observa la diferenciación de la retina de los ojos, ganglios y nervios. Por otro lado, hay un marcado crecimiento de los apéndices torácicos con una incipiente segmentación evidenciándose las regiones del cuerpo.

A los 10 días ocurre la ruptura del amnios (durante la blastoquinesis) quedando el embrión expuesto en la superficie cóncava de la masa de vitelo. A continuación, hasta los 13 días, hay un desplazamiento y rotación del embrión (katatrepsis) hasta quedar la región cefálica hacia la cara convexa del huevo y con el abdomen curvado en la cara cóncava. La región abdominal, con pequeños brotes de apéndices, está restringida al extremo micropilar del huevo con los apéndices orientados hacia el corion. En el primer segmento abdominal, a ambos lados, se observan los pleuropodios como evaginaciones trilobuladas (fig. 18). Estas presentan una amplia cavidad tapizada por un epitelio cilíndrico simple con citoplasma granular y están conectadas por un corto cuello de epitelio plano a la pared del cuerpo. Esta estructura par que se evidencian hasta los 13 días; a partir de los 14 días de desarrollo no se detecta su presencia. Estos funcionarían como órganos glandulares enzimáticos para el ablandamiento del corion (Nichols, 1989). Simultáneamente ocurre el crecimiento del embrión alcanzando un promedio de 2 mm de longitud.

En cortes sagitales, se identifican a los 10 días

de desarrollo y por primera vez unas células claras de forma globosa con núcleos redondeados y cromatina granular, éstas se han reconocido como células del cuerpo graso externo que se ubican lateralmente, próximas al tegumento y dispuestas metaméricamente. Las células derivadas de ellas constituyen el cuerpo graso interno que rodea a los esbozos de las gónadas (Colombo y Bassato, 1957) (Fig. 17).

A los 12 días el embrión mide 2,64 mm, con un crecimiento más marcado en ancho que en largo. Entre los cambios más notables merecen una mención especial los siguientes: aumento en la pigmentación de los ojos, segmentación del labro y crecimiento de las antenas plegadas hacia la parte posterior, los 3 pares de patas adquieren la posición definitiva en el tórax diferenciándose en cada una: fémur, tibia y tarso; siendo este último parcialmente segmentado. La región abdominal está formada por 8 segmentos divididos en 3 lóbulos cada uno, uno medio y 2 laterales; y los restantes segmentos están modificados para formar la genitalia, sin embargo no es posible diferenciar las estructuras de las genitalias masculinas y femeninas.

En las formaciones ganglionares de la cadena nerviosa ventral se observan dos zonas, una externa o periférica de células claras y voluminosas, y una zona central de células pequeñas.

**Estadio VIII** (Fig. 8): Corresponde a los 13 días de desarrollo aproximadamente. Con un embrión de 2,99 mm de longitud. La morfología externa es muy semejante a la de un embrión de 12 días, sin embargo varía la disposición del embrión en razón que, éste gira sobre sí mismo quedando con los apéndices hacia la cara cóncava del huevo, con la cabeza hacia el extremo rostral y el abdomen curvado en el extremo del micropilo, adquiriendo la posición definitiva en el huevo.

**Estadio IX** (Fig. 9): Se inicia a los 14 días de desarrollo, hay un aumento considerable en el tamaño alcanzando 4,16 mm de longitud. En la blastoquinesis, mientras se producen los movimientos de desplazamiento del embrión, crecen las paredes del abdomen hacia el dorso y se tocan y unen a los 14 días, por el proceso conocido como cierre dorsal quedando restos de vitelo en el interior del abdomen. El cierre dorsal completo constituye el indicio de finalización de la katatrepsis.

En este punto el embrión tiene la forma externa definitiva por lo que a partir de este momento los mayores cambios están referidos a un aumento considerable del tamaño. En la región cefálica se evidencian los ojos completamente pigmentados, las antenas formadas por 9 segmentos, el labro muy desarrollado, con las piezas bucales completas. En la región torácica los 3 pares de patas están totalmente definidos, siendo el tercero de mayor tamaño plegado cubriendo la mayor parte del abdomen. En la última porción de la región abdominal, recién a los 15 días, se diferencia la genitalia y estructuras asociadas lo que facilita la distinción de machos y hembras, ya que en el macho se observa claramente la ampolla celómica del décimo segmento que es el esbozo de las glándulas anexas y la invaginación ectodérmica que constituye el esbozo del conducto eyaculador.

En el tegumento se observa una cutícula embrionaria que ha comenzando a pigmentarse a partir de los 15 días y que permanece hasta el momento de la eclosión, donde es reemplazada por una cutícula ninfal. En los segmentos se inicia la diferenciación de los tergos dorsalmente, formados por una capa celular y externamente una cutícula con pequeñas escamas imbricadas con el extremos aguzado hacia atrás. En el tórax hay importantes paquetes de fibras musculares organizados en relación con un gran desarrollo de las paredes en esta región.

En el tracto digestivo se diferencian el proctodeo y estomodeo sin continuidad con el intestino medio, interrumpidos por una membrana epitelial doble. Los restos del vitelo sin consumir son almacenados en la cavidad del intestino medio.

A partir de los 15 días es evidente el neuropilo en cada formación ganglionar; se diferencian también los túbulos de Malpighi en número reducido, relacionados con la invaginación proctodeal.

El esbozo gonadal es par y se ubica dorsal al intestino medio, del 2° al 4° segmento abdominal, fusiforme con un parénquima y una cubierta de células mesodérmicas que acompañan a las células germinales sin diferenciar. Las células mesodérmicas son pequeñas, con citoplasma reducido y núcleo fuertemente basófilo. Las células germinales se identifican por un escaso citoplasma levemente basófilo, finamente granuloso y núcleo voluminoso con cromatina en diferentes estadios de condensación.

**Estadio X** (Fig. 10): Abarca entre los 17 a 18 días de desarrollo. Inicialmente el embrión mide aproximadamente 4,96 mm hasta alcanzar los 5,25 mm.

Externamente, hay un aumento en el tamaño del tercer par de patas con los tarsos completamente segmentados con espinas en el fémur.

Internamente se diferencian con claridad los conductos traqueales rectilíneos entre la musculatura asociada al tegumento. Recién a los 18 días se distinguen los espiráculos en continuidad con las tráqueas de diferentes calibres ramificadas.

La cavidad bucal en forma de saco se abre hacia el estomodeo que se comunica con el intestino medio lleno de cierta cantidad de vitelo (Fig. 19). Entre el estomodeo y el intestino medio se desarrollan los ciegos intestinales, en tanto que posteriormente se comunica la región media con el proctodeo (Fig. 20).

En este estadio se identifican las gónadas masculina de la femenina por sus diferencias en la organización estructural. El ovario par, dorsal al intestino medio, abarca desde la mitad del segundo segmento abdominal hasta el cuarto inclusive. Cada órgano es alargado, con las células germinales primordiales ubicadas en la porción basal y grupos de ovogonias en la parte central y dorsal, está rodeada por células mesodérmicas y células del cuerpo graso. Las ovariolas son esféricas y se encuentran en número de diez de cada lado. Las células germinales primordiales son grandes, redondeadas y basófilas claras, con citoplasma reducido y de granulaciones finas; el núcleo presenta la cromatina condensada en gránulos de diferentes dimensiones. En tanto que, las células ovogoniales de las ovariolas tienen un tamaño menor, con el núcleo claro y poco citoplasma. Los extremos de cada ovario se continúan posteriormente por medio de cordones de tejido conectivo, y es a partir de este material que se originará el oviducto lateral. Por otro lado, en el séptimo segmento abdominal se observa una invaginación ectodérmica ventral media que constituye el esbozo del oviducto común.

La gónada masculina está constituida, de cada lado, por aproximadamente 28 folículos esféricos muy próximos entre sí y rodeados por una delgada capa de células del cuerpo graso. A su vez cada folículo, en sección transversal, está limitado por hasta 4 células foliculares mesodérmicas o células capsulares que encierran de 4 a 8 espermatogonias,

éstas se disponen ordenadamente en la periferia del folículo y a su vez rodean a la célula apical de forma estrellada (Fig. 21).

**Estadio XI** (Fig. 11): A los 20 días de desarrollo el embrión mide 5,6 mm aproximadamente, alcanzando en algunos casos 5,68 mm a los 21 días, abarcando prácticamente la totalidad de la longitud del huevo.

En este estadio se completa el desarrollo de la región cefálica: antenas, labro y piezas bucales con mandíbulas, maxilas y palpos labiales. En la región torácica se diferencia claramente la inserción de los 3 pares de patas segmentadas y las tibias presentan espinas y espolones.

El intestino medio contiene aun restos del vitelo sin consumir. Las paredes del tubo están formadas por un epitelio de grandes células, globosas, con citoplasma cargado de plaquetas vitelinas eosinófilas (Fig. 22). El núcleo con la cromatina en forma de gránulos densos se encuentra desplazado excéntricamente hacia la membrana plasmática basal del epitelio.

En el macho se desarrolla, en la región ventral de la gónada, un cordón mesodérmico conectivo, el que luego formará la porción gonádica de los conductos sexuales.

**Ejemplar eclosionado** (Fig. 12): En las primeras 24 horas luego de la eclosión las ninfas adquieren una pigmentación castaña clara similar a la del adulto. Se caracterizan por un incipiente desarrollo de las pterotecas y genitalia externa.

En la gónada femenina (Fig. 24) hay un aumento en el número de ovogonias en cada ovariola, permaneciendo en 10 el número de ovariolas. Estas adquieren una forma elongada en sección sagital. La invaginación ectodérmica ventral del séptimo segmento abdominal se dilata en el fondo constituyendo el esbozo de la espermateca que se une al oviducto común, ambas estructuras están tapizadas por un epitelio cúbico revestido por cutícula.

En el macho, en los testículos se distinguen dos grupos de rudimentos foliculares rodeados por abundante tejido conectivo, cuerpo graso y tubos de Malpighi. Cada folículo es casi esférico y está limitado por 3 a 4 células capsulares planas, internamente se encuentran de 4 a 8 espermatogonias primarias en diferentes estadios de división y una célula apical ubicada en el centro

del folículo (Fig. 23). La célula apical tiene una forma estrellada con prolongaciones citoplasmáticas que se proyectan entre las espermatogonias primarias, con un núcleo esférico, pequeño y de disposición central, de cromatina condensada, y rodeado por un halo citoplasmático claro. Las espermatogonias primarias tienen el citoplasma granular basófilo con límites celulares claros, con el núcleo grande ocupando la mayor parte de la célula, en interfase con la cromatina dispuesta en filamentos delgados con finas granulaciones basófilas y un nucleolo. En relación a los órganos sexuales, en el décimo segmento abdominal, ventralmente, se observa una invaginación de la epidermis tapizada por un epitelio cúbico que forma un conducto con el extremo dilatado en forma de copa. La dilatación está revestida por epitelio pseudoestratificado y ambas estructuras, conducto y dilatación, están recubiertos internamente por una cutícula; éstos corresponden en conjunto al esbozo del bulbo eyaculador. Por otro lado, la vesícula celómica del décimo segmento que se encuentra a continuación de la dilatación antes mencionada, está tapizada por epitelio cilíndrico simple formado por células con el citoplasma apical granular y basófilo y el núcleo basal.

## DISCUSION

Aún en condiciones de cría similares, se ha encontrado que la duración del desarrollo embrionario en *Baeacris punctulatus* tiene una variación de  $20 \pm 2$  por lo que se considera que el rango y variación en la duración del desarrollo sería una característica inherente a cada especie; estos resultados son confirmados al ser comparados con datos de especies del género *Dichroplus* (Turk & Barrera, 1979; Sisler, 1981) donde también se evidencia la gran variación existente en condiciones semejantes. Esta característica no permitiría establecer un patrón de desarrollo unificado para cada género. Por otro lado, el hecho de contar con escasa información sobre otras especies emparentadas sólo permite una interpretación preliminar que podría, eventualmente, modificarse con mas datos en el futuro.

Es así como, en nuestras observaciones nos parece importante señalar la realización del

desplazamiento y crecimiento del embrión en dos etapas: la primera, anatrepsis, con la inmersión del embrión en la masa de vitelo coincidiendo esta interpretación del proceso con las descripciones de Uvarov (1966) y Anderson (1975). Y la segunda fase, la katatrepsis, también denominada blastoquinesis, que incluye procesos de mayor complejidad consistentes en la ruptura del amnios, la diferenciación de la serosa a partir del blastodermo y la migración y rotación del embrión (Bodenheimer & Shulov, 1951; Uvarov, 1966; Billet & Wild, 1975 y Anderson, 1975). Estas dos etapas se diferencian con claridad, inicialmente por el hundimiento del embrión en la masa vitelina y por una emersión posterior con rotación embrionaria, sin embargo, Sisler (1981) divide al proceso en 3 etapas según la posición del embrión en el huevo (denominándolas anatrepsis, blastoquinesis y katatrepsis) y Richard & Davies (1983) diferencian dos etapas en el mismo al que lo denominan blastoquinesis, incluyendo en él las fases de anatrepsis y katatrepsis. Estas diferencias son atribuidas a distintas formas de interpretación del proceso, más que a diferencias en estas etapas del desarrollo de las especies citadas en la bibliografía.

Al igual que en otros ejemplos de ortópteros (Bodenheimer & Shulov, 1951; Sisler, 1981; Uvarov, 1966; Anderson, 1975; Richards & Davies, 1983), es común tanto, la presencia de esbozos de apéndices abdominales y pleuropodios, ambas estructuras temporales que luego se reducen. No obstante, a pesar de coincidir las características morfológicas en el grupo, se ha notado que existen marcadas diferencias en referencia al momento de formación de cada una de estas estructuras y su reducción, como por ejemplo en la tabla de Slifer para *Melanoplus* spp. mencionado por Uvarov (1966) donde tanto pleuropodios como apéndices abdominales se detectan en el estadio 15; como también, en *Dociostaurus maroccanus* (Bodenheimer & Shulov, 1951) se describen a partir del estadio 7 los pleuropodios y en el estadio 8 el resto de los apéndices abdominales, reduciéndose ambos completamente en el estadio 13. En tanto que, en *Baeacris punctularus* los pleuropodios y apéndices abdominales se observan a partir del estadio 7 y están reducidos en el estadio 9.

La formación de la gónada ocurriría en dos etapas, la primera consistente en la segregación de las células germinales primordiales es muy

difícil de observar dadas las dimensiones de los acúmulos celulares que están involucrados. Sin embargo, la segunda fase de organización estructural y posterior diferenciación sexual de las gónadas se observa a partir de los 7 a 8 días en el material estudiado; estos resultados, considerando sólo la organización del esbozo, son comparables a los mencionados por Bonhag (1959), Colombo & Bassato (1957), Gallois (1979a y b) y Nelsen (1931, 1934). Es así como, las crestas genitales son visibles recién cuando se diferencian los sacos celómicos antes de que ocurra la katatrepsis.

En referencia a la diferenciación del sexo, las estructuras relacionadas con los caracteres sexuales empiezan a organizarse antes de que se observen diferencias palpables a nivel de la composición celular de las gónadas. Esta característica del desarrollo ha sido notada anteriormente por Nelsen (1931, 1934) en *Melanoplus differentialis* y por Gallois (1979a y b) en *Locusta migratoria migratorioides*.

Es importante señalar que nuestras observaciones son coincidentes con las de Colombo & Bassato (1957) en referencia a la diferenciación sexual de la gónada previa a la eclosión. No obstante debe señalarse que no se observaron figuras meióticas durante el desarrollo embrionario, por lo que esta etapa de la gametogénesis ocurriría en el desarrollo postembrionario.

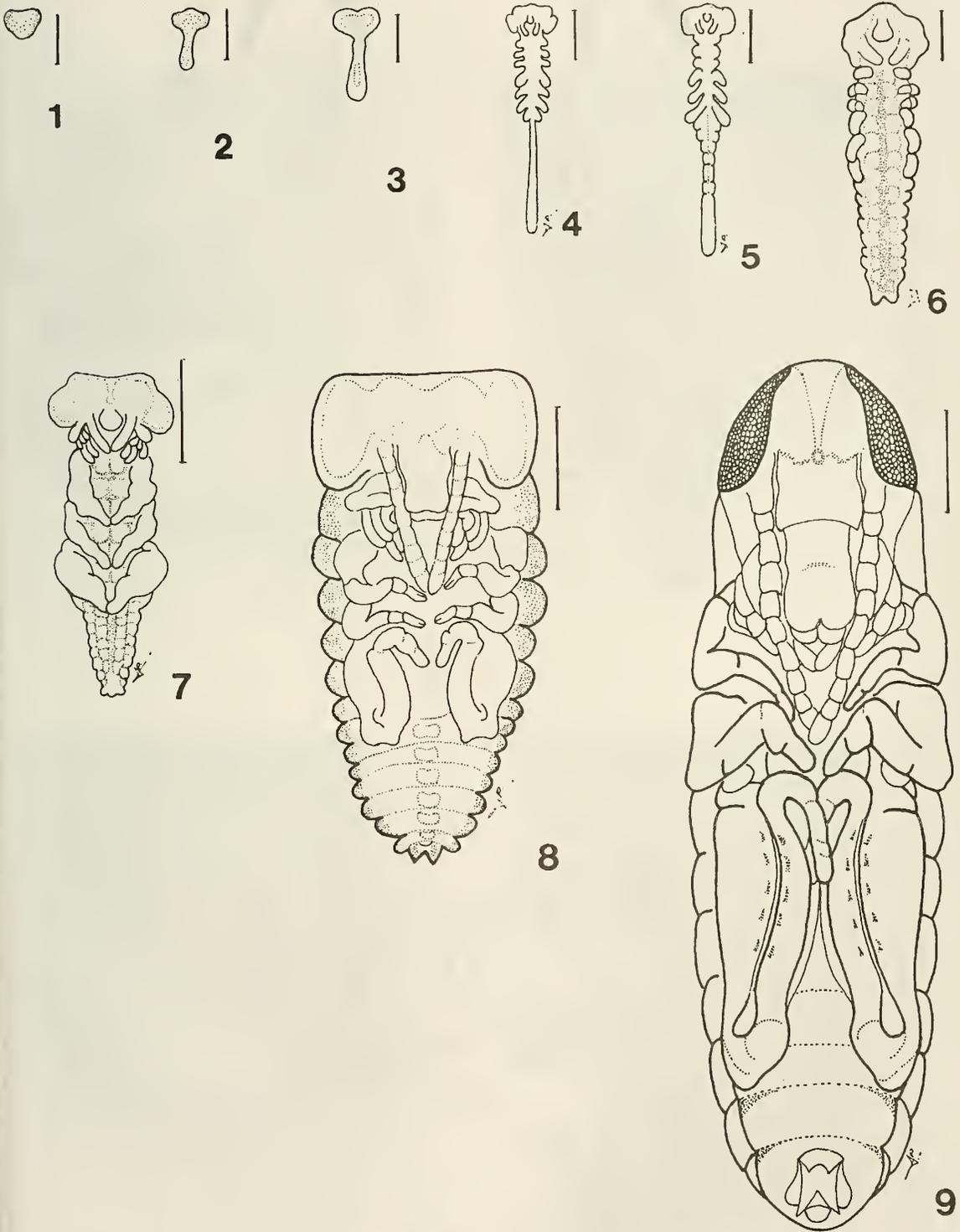
## AGRADECIMIENTOS

A Patricia E. Vince por la realización de los esquemas. Al Consejo de Investigaciones de la Universidad Nacional de Tucumán, por el subsidio otorgado para estas investigaciones.

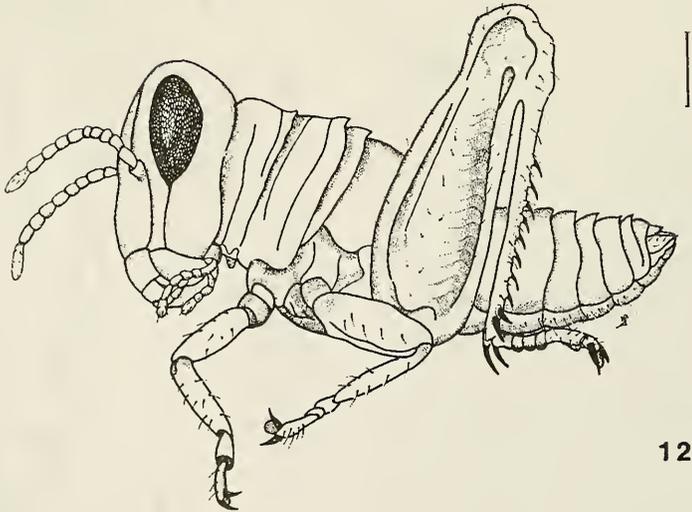
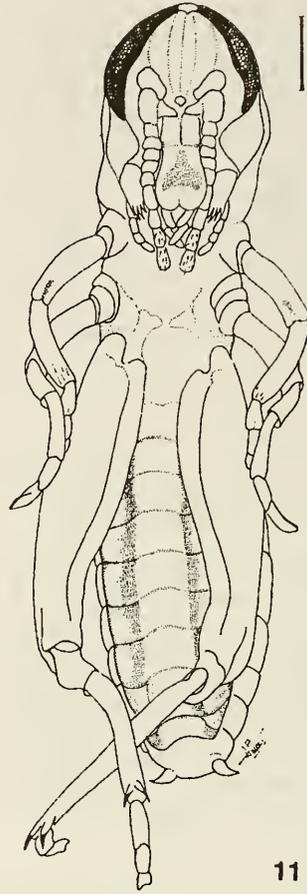
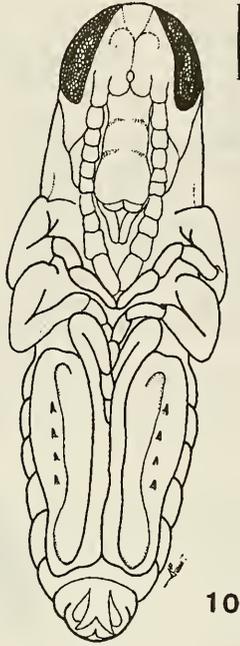
## LITERATURA CITADA

- ANDERSON, D.T., 1975. Embryology and Phylogeny in Annelids and Arthropods. International series of Monographs in pure and applied biology, Div. Zoology, Ed. G. A. Kerker, 50, 495 pp.
- BARRERA, M. & I.H. PAGANINI, 1975. Acrididos de Tucumán: Notas Bioecológicas. Acta zool. lill., 31 (11): 107-124.
- BARRERA, M. & S.Z. TURK, 1977. Acrididos del NOA - II: Contribución al conocimiento de huevos, desoves y hábitos de postura de algunas especies de tucuras (Orthoptera: Acrididae), de la Provincia de Tucumán. Acta zool. lill., 32(9): 167-188.
- BILLET, F.S. & A.E. WILD, 1975. Practical Studies of Animal Development. Ed. Chapman & Hall, London, 251 pp.

- BODENHEIMER, F.S. & A. SHULOV, 1951. Egg-development and diapause in the moroccan locust (*Dociostaurus maroccanus* Thnb.). Bull. Res. Coun. Israel, 1: 59-75.
- BONHAG, P.F., 1959. Ovarian structure and vitellogenesis in insects. Ann. Rev. Ent., 3: 177-160.
- CARBONELL, C.S. & R.A. RONDEROS, 1973. Las especies del grupo "Punctulatus" del género *Dichroplus* Stal (Orthoptera: Acrididae). Rev. Museo La Plata, 11: 359-398.
- COLOMBO, G. & M. BASSATO, 1957. La differenziazione delle gonadi negli embrioni della cavallette. Ricerche istologiche su embrioni di *Anacridium aegyptium* L. (Orthoptera: Acridoidea). Bull. Zool., 24: 275-285.
- CONN, D.V., 1993. Atlas of Invertebrate Reproduction and Development. Wiley-Liss Inc., N.Y., 252 pp.
- GALLOIS, D., 1979. Etude chronologique de l'organogenèse de l'appareil génital mâle chez *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.) (Orthoptera: Acridoidea). Bull. Biol. Fr. Belg., 113: 31-51.
- GALLOIS, D., 1979. Données chronologiques sur la morphogenèse de l'appareil génital femelle de *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.) (Orthoptera: Acrididae). Acrida, 8: 117-131.
- GILLOT, E., 1980. Entomology. pp. 537-591. Plenum Press, N.Y.
- NELSEN, O.E., 1931. Life cycle, sex differentiation, and testis development in *Melanoplus differentialis* (Orthoptera: Acrididae). J. Morphol. Physiol., 51: 467-515.
- NELSEN, O.E., 1934. The development of the ovary in the grasshopper, *Melanoplus differentialis* (Orthoptera: Acrididae). J. Morphol., 55(3): 515-545.
- NICHOLS, S.W., 1989. The Torre-Bueno Glossary of Entomology. New York Entomological Society, American Museum of Natural History, N.Y. 840 pp.
- RICHARDS, O.W. & R.G. DAVIES, 1983. Tratado de Entomología Imms, Vol. 1: Estructura, Fisiología y Desarrollo. Ed. Omega, S.A., Barcelona, 438 pp.
- RONDEROS, R.A. & M.M. CIGLIANO, 1991. The Andean Dichroplini: cladistic analysis with description of *Keyacris* n. gen. and *Ponderacris* n. gen. (Orthoptera: Acrididae: Melanoplinae). Trans Amer. Ent. Soc., 117(3-4): 167-191.
- RONDEROS, R.A., 1985. Consideraciones sobre la biogeografía de los Melanoplinae en Sudamérica (Orthoptera: Acrididae). Proc. 3rd. Triennial Mtg., Pan Amer. Acrid. Soc., pp. 53-54.
- ROONWAL, M.L., 1937. Studies on the embryology of the african migratory locust, *Locusta migratoria migratorioides*. Reiche and Frm. II- Organogeny. Phil. Trans. Royal Soc. London, Ser. B, 227: 175-223.
- SHULOV, A. & M.P. PENER, 1959. A contribution to knowledge of the development of the egg of *Locusta migratoria migratorioides* R. et F. Locusta, 6: 73-88.
- SISLER, G.M., 1981. Desarrollo embrionario de *Dichroplus elongatus* G. Tos (Orthoptera: Acrididae) bajo diferentes condiciones ambientales. Rev. Fac. Agronomía, Univ. Bs. As., 2(1): 47-52.
- STERN, C.D. & P.W.H. HOLLAND, 1993. Essential developmental biology. A Practical Approach. pp. 3-10. Oxford Univ. Press, Oxford.
- TURK, S.Z. & M. BARRERA, 1979. Acridios del NOA - III: Estudio bio-ecológico sobre siete especies del género *Dichroplus* Stal (Orthoptera: Acrididae). Acta zool. lill., 35: 785-805.
- UVAROV, S.B., 1966. Grasshoppers and locusts. A handbook of General Acridology. Vol. 1: Anatomy, Physiology, Development. Phase polymorphism. Introduction to taxonomy. pp. 236-268. Cambridge Univ. Press, London.



Figuras 1-9: 1. Estadio I (48 hs.). Barra = 0,34 mm. 2. Estadio II (72 hs.). Barra = 0,34 mm.. 3. Estadio III (4 días). Barra = 0,34 mm. 4. Estadio IV (5 días). Barra = 0,34 mm.. 5. Estadio V (6 días). Barra = 0,34 mm.. 6. Estadio VI (7-8 días). Barra = 0,34 mm. 7. Estadio VII (9-12 días). Barra = 0,68 mm.. 8. Estadio VIII (13 días). Barra = 0,68 mm.. 9. Estadio IX (14-16 días). Barra = 0,68 mm.



Figuras 10-12: 10. Estadio X (17-19 días). Barra = 0,68 mm.. 11: Estadio XI (20-21 días). Barra = 0,68 mm.. 12. Ejemplar eclosionado. Barra = 0,68 mm.



Figura 13: Primordio embrionario (e) de 48 hs. H.E. Aumento: 160x.

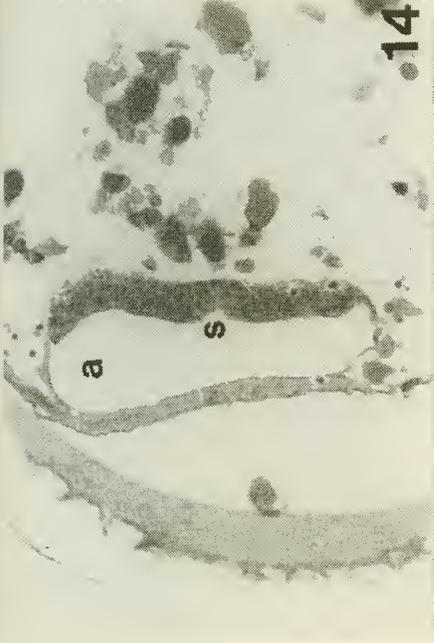


Figura 14: Embrión de 4 días de desarrollo, cavidad amniótica (a) y surco gástrico (s). H.E. Aumento: 250x.



Figura 15: Embrión de 7 días de desarrollo con brotes de apéndices y segmentación abdominal, con sacos celómicos diferenciados (c). H.E. Aumento: 160x.



Figura 16: Corte de embrión de 8 días a nivel de los primeros segmentos abdominales, esbozo de la gónada (g). H.E. Aumento: 160x.



Figura 17: Embrión de 10 días con brotes de apéndices más desarrollados y esbozo de la gónada (g) a nivel de la parte anterior del abdomen. H.E. Aumento: 160x.



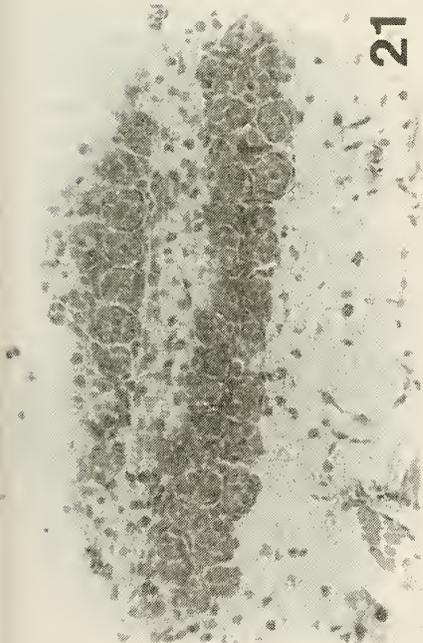
Figura 18: Sección de un pleuropodio (pl) en un embrión de 13 días de desarrollo. H.E. Aumento 250x.



Figura 19: Región anterior de un embrión de 18 días con diferenciación de la cadena nerviosa ganglionar (n). Obsérvese la comunicación del estómago (e) con el intestino medio (i) y los ciegos intestinales (ci). H.E. Aumento: 63x.

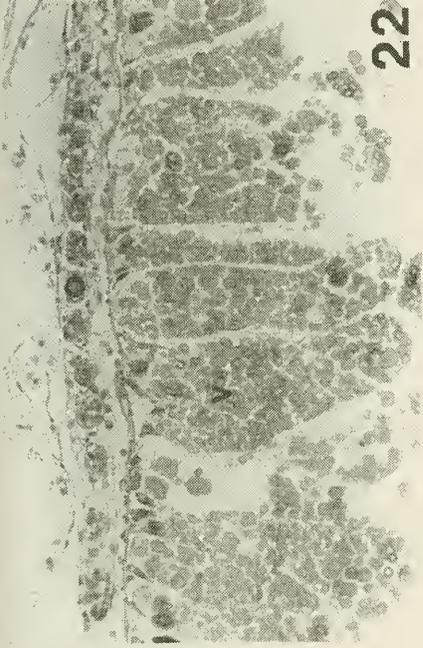


Figura 20: Región posterior de un embrión de 18 días con diferenciación del oviducto común (oc). Obsérvese la comunicación del proctodeo (p) con el intestino medio (i). H.E. Aumento: 63x.



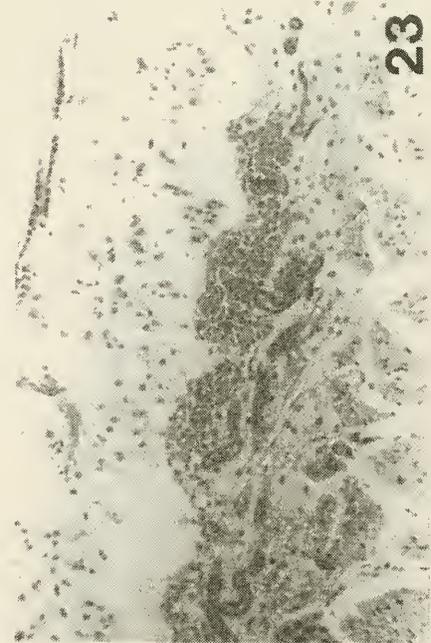
21

Figura 21: Gónada masculina en un embrión de 18 días, nótese los folículos testiculares (f). H.E. Aumento: 250x.



22

Figura 22: Gónada femenina (o) en un embrión de 20 días. Obsérvese las células intestinales, de gran tamaño, cargadas de plaquetas vitelinas (v). H.E. Aumento: 250x.



23

Figura 23: Ejemplar recién eclosionado, macho, obsérvese los folículos testiculares (f) rodeados de cuerpo graso y túbulos de Malpighi. H.E. Aumento: 250x.



24

Figura 24: Ejemplar recién eclosionado, hembra, obsérvese las ovarios alargadas (o) y el oviducto lateral diferenciado (oi). H.E. Aumento: 250x.