



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

SELECCIÓN SEXUAL Y RIESGO DE
DEPREDAción SOBRE LOS PATRONES DE
CANTO DE *OECANTHUS NIVEUS* EN UNA
COMUNIDAD XEROFITA

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G A

P R E S E N T A :

JUDITH XOCHITL PONCE WAINER



FACULTAD DE CIENCIAS
UNAM

TUTOR
DR. RAÚL CUEVA DEL CASTILLO MENDOZA

2007



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

HOJA DE DATOS DEL JURADO

1. Datos del Alumno

Ponce
Wainer
Judith Xochitl
50 96 32 52
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
096770551

2. Datos del Tutor

Dr.
Cueva del Castillo
Mendoza
Raúl

3. Datos del Sinodal 1

Dr.
Núñez
Farfan
Juan Servando

4. Datos del Sinodal 2

Dr.
Fornoni
Agnelli
Juan Enrique

5. Datos del Sinodal 3

Dr.
Cordero
Macedo
Carlos Rafael

6. Datos del Sinodal 4

Dr.
Cano
Santana
Zenón

3. Datos del Trabajo Escrito

Selección Sexual y Riesgo de Depredación sobre los Patrones de Canto de *Oecanthus niveus* en una Comunidad Xerófito
19 paginas
2007

Agradecimientos

Agradezco a UNAM: PAPPIT IN216203-2, por el apoyo financiero para la realización de tesis y al Dr. Raúl Cueva del Castillo, por su asesoramiento y apoyo incondicional. También un agradecimiento enormemente a mi familia, y mis amigos Evelyn, Hunab, Patricia, Alex, Vic y Erika, por su apoyo moral.

ÍNDICE

I.	Resumen.....	1
II.	Introducción.....	2
	Especie de Estudio.....	4
	Objetivos e Hipótesis.....	5
III.	Método.....	6
	Colecta y Mantenimiento de los Grillos.....	6
	Experimento de Fonotaxis.....	6
	Canto y Riesgo de Depredación.....	7
IV.	Resultados.....	9
	Experimento de Fonotaxis.....	9
	Canto y Riesgo de Depredación.....	9
V.	Discusión.....	10
VI.	Anexo. Figuras.	12
VII.	Literatura Citada.....	16

I. RESUMEN

Oecanthus niveus, una especie de grillo de árbol, habita el Valle de Tehuacan, México, durante todo el año. Los machos solitarios emiten cantos que atraen a hembras receptivas. Su cortejo y apareamiento es similar al de otras especies de grillos de árbol. En este estudio evaluamos: 1) la relación entre el tamaño corporal del macho y el periodo y amplitud de su canto de llamamiento; 2) la elección de las hembras, exponiéndolas a cantos de llamamiento con amplitud y periodo contrastantes. Además, 3) evaluamos el riesgo de depredación asociado a los patrones de canto preferidos por las hembras. Nuestra hipótesis contempló 1) una relación negativa significativa entre el tamaño corporal de los machos y el amplitud y periodo de sus cantos de llamamiento, 2) que las hembras prefieren los patrones de cantos asociados a machos grandes, y 3) que hay un alto riesgo de depredación asociado con estos patrones. De acuerdo con nuestras expectativas, encontramos una relación significativa entre el tamaño corporal de los machos y sus patrones de canto. Las hembras mostraron una preferencia por un canto grabado con la amplitud correspondiente a un macho relativamente grande. Sin embargo, no se detectó algún incremento de depredación en un experimento realizado en el campo para este patrón de canto. La amplitud del canto es un indicador confiable del tamaño del macho que no tiene costos de depredación asociados. Las hembras podrían obtener beneficios directos y/o indirectos como resultado de su preferencia al elegir pareja.

II. INTRODUCCIÓN

La selección sexual permite explicar la evolución de caracteres que les confieren ventajas a ciertos individuos sobre otros organismos del mismo sexo en el apareamiento. La selección sexual puede actuar inter y/o intrasexualmente. La selección intrasexual favorece la evolución de atributos que incrementan las ventajas competitivas de los machos y hembras sobre sus oponentes, tales como cuernos, espolones, mecanismos sensoriales para detectar hembras y una gran capacidad de desplazamiento para encontrarlas y aparearlas antes que otros machos (Andersson e Iwasa 1996). La selección intersexual o elección de pareja lleva a la evolución de caracteres relacionados con el cortejo, como son los regalos nupciales, patrones de coloración vistosos y cantos (Kokko *et al.* 2003).

Como resultado de la elección de pareja las hembras pueden obtener beneficios directos y/o indirectos. Los beneficios directos, o materiales, repercuten positivamente sobre la adecuación femenina, por medio de recursos nutritivos “donados” por los machos antes, durante o después de la cópula (“regalo nupcial”) (Brown 1999; Fedorka y Mousseau 2002a). Estos “regalos” pueden aumentar la longevidad (Wagner y Harper 2003), fecundidad o tasa reproductiva de las hembras (Fedorka y Mousseau 2002b). Los beneficios indirectos son ventajas transmitidas genéticamente a la siguiente generación (ver Fedorka y Mousseau 2002a), como por ejemplo el tamaño corporal o habilidad de forrajeo.

En diversas especies de vertebrados e insectos los machos utilizan cantos para atraer a las hembras, y las hembras pueden evaluar a los machos a través de estos cantos (ver Brown *et al.* 1996; Gray 1997; Brown 1999; Wagner y Reiser 2000). Se considera que los cantos de los machos son señales “honestas” debido a que son energéticamente

costosos (Hack 1998; Hoback y Wagner 1997), y el nivel de la emisión del canto se incrementa proporcionalmente con la calidad del macho. A su vez, la probabilidad de que una hembra se aparee se incrementa proporcionalmente con la magnitud de la señal (Searcy y Nowicki 2005). Los machos más competitivos (e.g. de mayor tamaño; Simmons 1986), al tener la capacidad de obtener más nutrientes pueden invertir más en su condición corporal y producción de canto que machos de menor calidad (Wagner y Hoback 1999), o en la calidad proteica de sus regalos nupciales, como es el caso de los machos grandes de *Oecanthus nigricornis* (Bussiere *et al.* 2005). El canto también aporta información con respecto a si el macho alberga algún parásito, como es el caso de *Teleogryllus oceanicus* (Zuk *et al.* 1998), su habilidad de resistir patógenos (Ryder 2000) y si tiene alguna enfermedad de transmisión sexual (Hurst *et al.* 1995).

Los cantos varían entre machos, por lo que sus elementos (pulso y frecuencia) pueden ser comparados y evaluados por las hembras (Brown *et al.* 1996; Wagner y Reiser 2000). La frecuencia se encuentra relacionada con el tamaño del cuerpo que emite el canto; los machos más grandes producen frecuencias más bajas (ver Brown *et al.* 1996; Brown 1999; Scheuber *et al.* 2003). Las tasas de los pulsos pueden depender del estado nutricional de los machos. Asimismo, es posible que un buen estado nutricional indique “buenos genes” (Hoback y Wagner 1997; Wagner y Hoback 1999; Scheuber *et al.* 2003).

Los machos enfrentan costos indirectos, que tienen una influencia negativa no inmediata sobre su adecuación. Un ejemplo es el gasto energético que implica el canto (Kotiaho 2001). Asimismo, los patrones de canto preferidos por las hembras pueden incrementar el riesgo de depredación de los machos que los emiten (Thornhill y Alcock 1983; Andersson e Iwasa 1996; Wagner 1996; Zuk *et al.* 1998; Gray y Cade 1999). Los depredadores pueden ser gatos, garzas y

geckos, entre otros (Walker y Masaki 1989) o parasitoides (Cade 1975; Zuk *et al.* 1998; Kolluru *et al.* 2002; Müller y Robert 2002) tales como los taquínidos (ver Huber y Gerardt 2002; Kan *et al.* 2003).

Especie de estudio

Oecanthus niveus habita el Valle de Tehuacán, Puebla, en México, durante todo el año (Cueva del Castillo, datos no publicados). Las hembras muestran fonotaxis positiva por los cantos de los machos de su especie (Walker 1957). El comportamiento sexual de *O. niveus* es similar al de otras especies de *Oecanthus*. Los machos cantan para atraer a hembras, y después de que una se ha aproximado a él, levantan las alas para exponer la glándula metanotal (Brown 1999), la cual gradualmente secreta una sustancia mientras la hembra lo consume antes, durante y después de la cópula (Bussiere *et al.* 2005). El macho le transfiere un espermátforo a la hembra poco después de que la alimentación de cortejo ha comenzado. Después de la cópula, la hembra continúa alimentándose de la glándula metanotal. Finalmente, ella deja de alimentarse de la glándula, se quita el espermátforo y se lo come, de manera que interrumpe la transferencia de esperma. En *O. nigricornis* la secreción glandular incrementa la fecundidad de la hembra (Brown 1997).

Los machos emiten cantos de "llamado" sobre una hoja o tallo, empezando entre las 18:00 y 19:00 hrs, y terminando entre las 5:00 y 6:00 hrs. Se han observado en plantas de *Mirabilis oblongifolia* y *Wigandia urens*. Las hembras ovipositan en plantas de *Montanoa* sp, *Mirabilis oblongifolia* y *Wigandia urens*. Las ninfas y los adultos son depredados por diferentes especies de arañas y por un hemíptero (Cueva del Castillo, observación personal).

Como objetivos de este trabajo se plantearon:

i) Identificar si las hembras de *O. niveus* discriminaban a los machos por su canto y su tamaño, y si existía una preferencia por alguno.

ii) En el caso de que las hembras mostraran una preferencia por alguno de los cantos, identificar si este podría impulsar un costo al incrementar el riesgo de depredación.

Se esperaba que las hembras de *O. niveus* mostraran preferencias por los cantos de machos grandes, ya que existe la posibilidad de que obtengan tanto beneficios directos como indirectos como resultado de su elección (ver Fedorka y Mousseau 2002a; Fedorka y Mousseau 2002b; Bussiere *et al.* 2005). También esperábamos que los cantos de los machos más grandes atrajeran a más depredadores auditivos que los de los machos más pequeños.

III. MÉTODO

Colecta y Mantenimiento de los Grillos

Se colectaron aproximadamente 300 ninfas de *Oecanthus niveus* en los bordes del río "salado" en Zapotitlán Salinas, Puebla, entre vegetación xerófila. Estas se trasladaron al Laboratorio de Ecología de la FES Iztacala, UNAM, en el Distrito Federal. Se repartieron aproximadamente 50 ninfas en 6 botes de 2 litros, que contenían pedazos de tul negro para facilitar la muda, y fueron expuestas a un fotoperiodo de 12:12 hrs, a una temperatura de 23°C, con comida y agua suministradas *ad libitum*. El agua y la comida se cambiaron cada tercer día. La comida constó de una mezcla a base de croquetas para conejo preparada por el vivario de la FES Iztacala, UNAM. El agua se proporcionó en tubos Eppendorf de 2ml con tapones de algodón.

Cada tercer día se separaba a los adultos de las ninfas en la medida en que iban emergiendo de su última muda. Las hembras adultas se mantuvieron por separado en botes de 500ml rotulados con la fecha de su última muda, bajo las mismas condiciones de fotoperiodo y alimento que las ninfas. Los machos fueron sacrificados por congelamiento.

Experimento de Fonotaxis

Ochenta y seis hembras fueron sometidas a un experimento de fonotaxis. Cada hembra fue expuesta al canto de los machos (ver más adelante) después de dos semanas de haber alcanzado la etapa adulta.

Se emplearon dos patrones de canto de machos de diferente tamaño, los cuales muestran diferencias en su período y amplitud (ver Fig. 1). Los machos de *O. niveus* muestran una relación negativa entre su tamaño (longitud del ala delantera) con la amplitud y el período de

las ondas de los cantos de atracción o llamada (datos no publicados; ver Fig. 2).

Se siguió el método descrito por Brown *et al.* (1996), a media luz. Cada hembra se colocó en el centro de una arena experimental de 1.2m de diámetro, dividido en 12 secciones iguales, y con un círculo trazado de 1m de diámetro (ver Figura 3). Utilizando a dos Walkman Panasonic RQ-CR07V y 2 bocinas Radio Shack 19-318^a, se reprodujeron los dos cantos seleccionados en extremos opuestos de la arena. Se consideró como resultado cuando una hembra cruzara la línea que marcaba 1m de diámetro desde el centro, dentro de los 5 minutos posteriores al inicio de los cantos. Se recogía a la hembra inmediatamente después de que esto sucediera, sin darle oportunidad de que se continuara desplazando. Si la hembra cruzaba la línea estando dentro de una sección que no correspondiera a una de las tres secciones más cercanas a alguna de las bocinas, se consideraba como un resultado de fonotaxis negativa. Si la cruzaba dentro de una de las tres secciones cercanas a alguna de las bocinas, se le consideraba como una fonotaxis positiva. Los cantos se reprodujeron a aproximadamente 70.1 db, que corresponde al volumen promedio escuchado durante la grabación de los cantos, utilizando un ruidómetro TES-1350A.

Después del experimento las hembras fueron sacrificadas por congelamiento y medidas. Los datos se analizaron utilizando la prueba estadística de ji cuadrada.

Canto y Riesgo de Depredación

Se fabricaron dos trampas sonoras de botes de plástico cilíndricos de 5 cm de profundidad y 13 cm de diámetro, cada uno adherido a una bocina Radio Shack 19-318A conectado a un Walkman Panasonic RQ-CR07V, y cubiertas por dentro de papel matamoscas Caza Facil^{MR}

(ver Figura 4). En estas trampas se reprodujeron los mismos patrones de canto utilizados en el experimento anterior. Las bocinas fueron calibradas con un ruidómetro TES-TES-1350^a a aproximadamente 70.1 db. Las trampas se montaron en el sitio de trabajo, sujetadas a ramas de *Wigandia urens*, a aproximadamente un metro y medio del suelo y en una bifurcación de rama. La distancia entre ambas trampas fue de 4 metros. Los cantos de las trampas se reprodujeron de las 19:00 a las 06:00 hrs, durante dos semanas, con un intervalo de un mes entre semana y semana en octubre y noviembre del año 2005.

IV. RESULTADOS

Experimento de Fonotaxis

Del número inicial de ninfas colectadas en el campo 86 hembras llegaron a la etapa adulta, las cuales fueron empleados en el experimento. De estas, 43 mostraron una respuesta de fonotaxis positiva. El 27.9 % de ellas mostraron preferencia por el canto del macho chico, y el 72.1 % por el canto del macho grande ($\chi^2 = 8.40$, g.l. = 1; $p = 0.0038$; Fig. 5).

Canto y Riesgo de Depredación

Ningún tipo de parásito ni depredador se encontró en las trampas auditivas a lo largo de todo el ensayo, aunque otros organismos tales como polillas, hormigas y moscas quedaron atrapados.

V. DISCUSIÓN

Los resultados indicaron que las hembras de *O. niveus* fueron atraídas por el canto de un macho de mayor tamaño. Las hembras pueden distinguir los fenotipos de los machos a través de su canto. Esto coincide con estudios realizados con otras especies de grillos, en las cuales también se observó este comportamiento (Bateman *et al.* 2001; Fedorka *et al.* 2002b; Simmons 1986; Gray 1997). Como resultado de su elección, las hembras podrían obtener beneficios materiales o genéticos. Los machos grandes podrían “donarle” a las hembras “regalos nupciales” en mayor cantidad y/o mejor calidad. Asimismo, si el tamaño de los machos fuera heredable, entonces esto podría constituir un beneficio indirecto, dado que los hijos tendrían un tamaño atractivo.

Bertram y Warren (2005) sugieren que existe un compromiso (ver Soler *et al.* 2001) entre tener un canto atractivo y un incremento en el riesgo de depredación. También se ha sugerido que existe un compromiso de parte de las hembras, al preferir aparearse con machos inferiores como una estrategia de evasión de depredadores que pudieran acercarse a un macho grande de mayor calidad (Hamilton *et al.* 2006). Es poco probable que estas disyuntivas ocurran en la población de *O. niveus* que se estudió, ya que no se observó a ningún parásito o depredador auditivo, a pesar de que se sabe que sí existen varias especies que potencialmente podrían atacar a *O. niveus* en la zona (Cueva del Castillo, datos no publicados). Quizás estos parasitoides tengan presas específicas. Sin embargo, es necesario considerar que el período de trampeo sólo abarcó un intervalo pequeño del tiempo total de la temporada de reproducción. Es posible que los depredadores acústicos sean más abundantes en otros períodos que no fueron considerados en el muestreo. No obstante,

esto puede ser poco probable, ya que la máxima densidad poblacional de *O. niveus* en la zona de estudio se alcanza entre los meses de noviembre y enero, períodos cercanos a las fechas de muestreo. Además es necesario señalar que no se encontraron evidencias del ataque de parasitoides en organismos colectados durante todo el año (Romero-Mata datos no publicados). Por otra parte es necesario considerar que la reproducción de los cantos se realizó en condiciones ambientales. Esto implica que existían cantos de machos rivales en la zona y otros ruidos ambientales que podrían reducir la eficiencia de las trampas sonoras.

Considerando que i) en el laboratorio los cantos utilizados en el campo atrajeron hembras de la especie y ii) que en las trampas fueron capturadas especies de insectos que no depredan a *O. niveus*, se considera que los resultados indican una ausencia de parasitoides orientados por el sonido, aunque este diseño experimental no considera a organismos de mayores dimensiones, tales como lagartijas o artrópodos de gran tamaño que pudieran escapar de las trampas.

Los resultados sugieren que los machos no incrementan el riesgo de depredación por emitir cantos atractivos. Sin embargo, podrían seguir existiendo altos costos energéticos asociados a la emisión del canto (Hack 1998; Hoback y Wagner 1997), los cuales podrían ser cubiertos por los machos de mayor tamaño.

En ausencia de costos directos asociados a la emisión del canto, es posible que en Zapotitlán Salinas los patrones de canto de *O. niveus* sean moldeados por selección sexual direccional a favor de los machos grandes.

VI. ANEXO. Figuras.

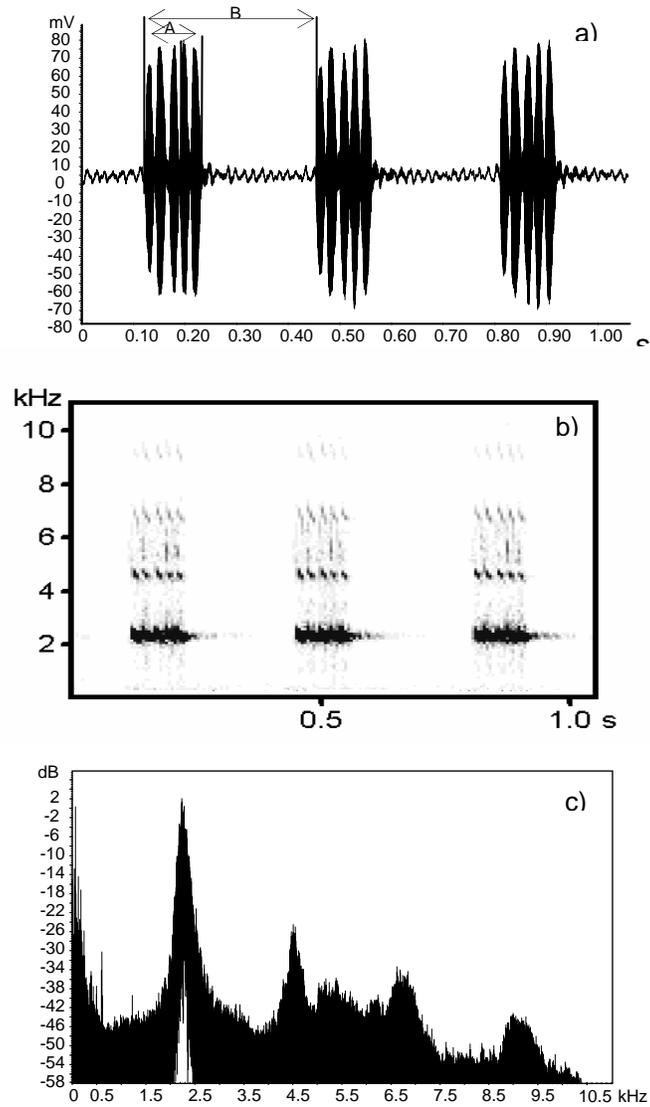


Fig. 1. a) Oscilograma del canto de llamado de machos de *O. niveus* que muestra una serie de 3 trenes compuestos de cinco pulsos cada uno (Se analizó la duración de un tren de 5 pulsos (A) y el periodo del tren (B) de los cantos de llamado). b) Espectrograma, y c) Espectro de la potencia del canto de llamado de *O. niveus*.

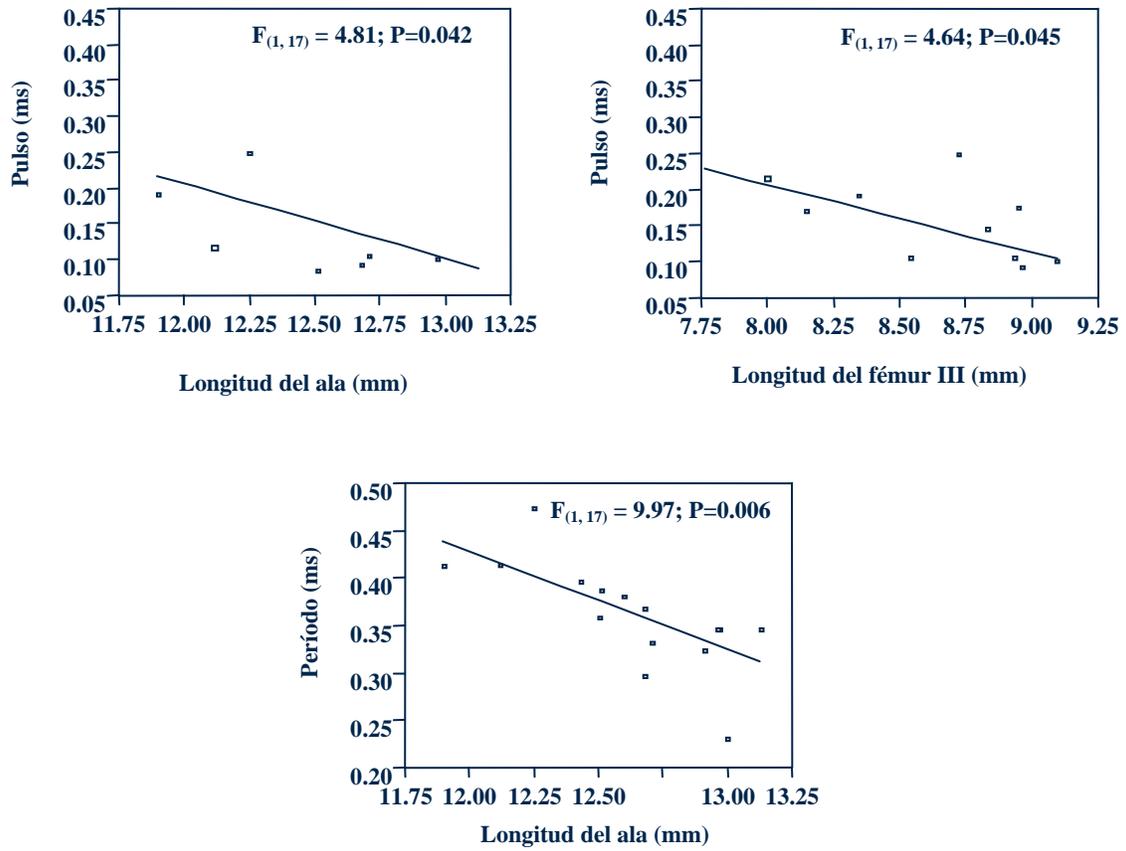


Fig. 2. Relación entre la longitud del ala y el fémur III de los machos de *O. niveus* con el pulso y periodo de sus cantos. Sólo se muestran las relaciones que resultaron significativas.

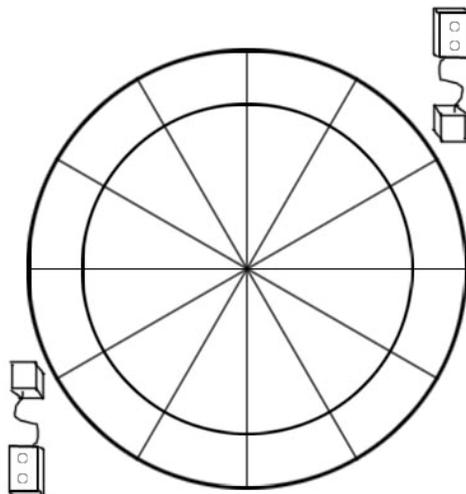


Fig. 3. Diagrama de la arena experimental empleada para el experimento de fonotaxis en *O. niveus*.

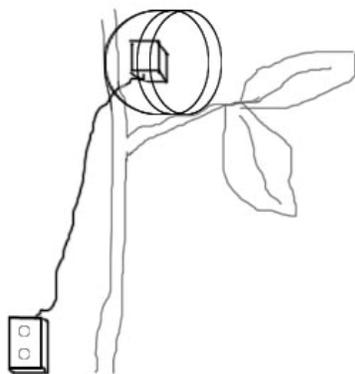


Fig. 4. Trampas sonoras utilizadas en el campo para el experimento de depredación auditiva, colocadas sobre *Wigandia urens*.

$\chi^2 = 8.40$ $p = 0.0038$

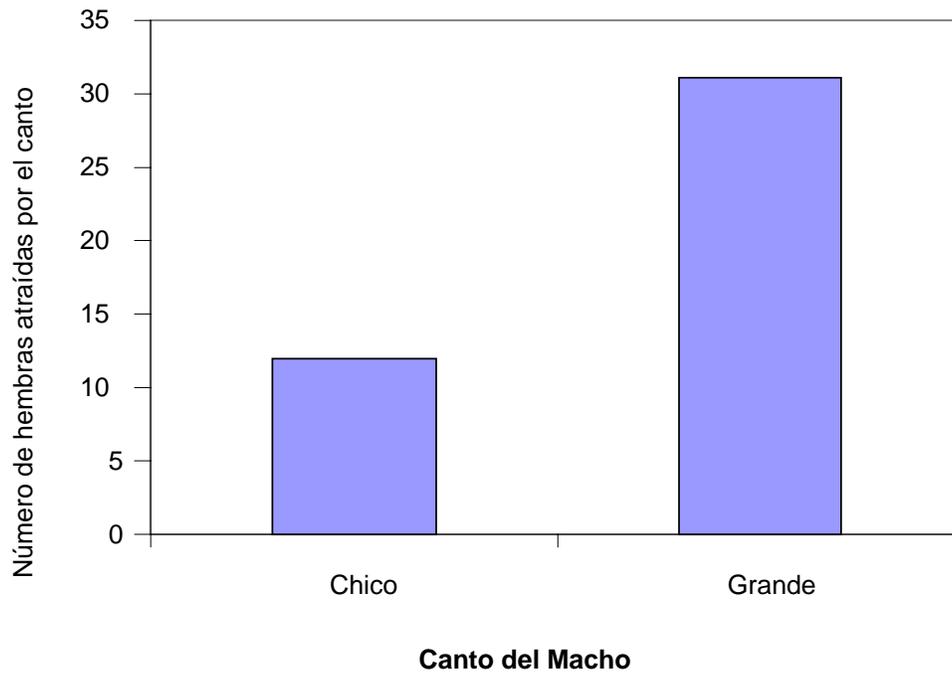


Fig. 5. Número de las hembras atraídas por los cantos emitidos por machos chicos y grandes de *O. niveus* en el experimento de play back en el laboratorio.

VII. LITERATURA CITADA

- Andersson M e Iwasa Y. 1996. Sexual Selection. TREE 11, 53-58.
- Bateman PW, Gilson LN y Ferguson JWH. 2001. Male size and sequential mate preference in the cricket *Gryllus bimaculatus*. Animal Behaviour 61, 631-637.
- Bertram SM y Warren PS. 2005. Trade-offs in signaling components differ with signaling effort. Animal Behaviour 70, 477-484.
- Brown WD. 1997. Courtship feeding in tree crickets increases insemination and female reproductive life span. Animal Behaviour 54, 1369-1382.
- Brown WD. 1999. Mate choice in tree crickets and their kin. Annual Review of Entomology 44, 371-395.
- Brown WD, Wideman J, Andrade MCB, Mason AC y Gwynne DT. 1996. Female choice for an indicator of male size in the song of the black-horned tree cricket, *Oecanthus nigricornis*. Evolution 50, 2400-2411.
- Bussi re LF, Clark AP y Gwynne DT. 2005. Precopulatory choice for cues of material benefits in tree crickets. Behavioral Ecology 16, 255-259.
- Cade W. 1975. Acoustically orienting parasitoids: fly phonotaxis to cricket song. Science 190, 1312-1313.
- Fedorka KM y Mousseau TA. 2002a. Material and genetic benefits of female multiple mating and polyandry. Animal Behaviour 64, 361-367.
- Fedorka KM y Mousseau TA. 2002b. Nuptial gifts and the evolution of male body size. Evolution 56, 590-596.

- Gray DA. 1997. Female house crickets, *Acheta domesticus*, prefer the chirps of larger males. *Animal Behavior* 54, 1553-1562.
- Gray DA y Cade WH. 1999. Sex, death and genetic variation: natural and sexual selection on cricket song. *Proc. R. Soc. Lond. B* 266, 707-709.
- Hack MA. 1998. The energetics of male mating strategies in field crickets (Orthoptera: Gryllinae: Gryllidae). *Journal of Insect Behavior* 11, 853-867.
- Hamilton IM, Haesler MP y Taborsky M. 2006. Predators, reproductive parasites, and the persistence of poor males on leks. *Behavioral Ecology* 17, 97-107.
- Hoback WW y Wagner WE, Jr. 1997. The energetic cost of calling in the variable field cricket, *Gryllus lineaticeps*. *Physiological Entomology* 22, 286-290.
- Huber F y Gerardt HC. 2002. *Acoustic Communication in Insects and Anurans: Common problems and diverse solutions*. University of Chicago Press. Chicago.
- Hurst GDD, Sharpe RG, Broomfield AH, Walker LE, Majerus TMO, Zakharov IA y Majerus MEN. 1995. Sexually transmitted disease in a promiscuous insect, *Adalia bipunctata*. *Ecological Entomology* 20, 230-236.
- Kan E, Fukuhara N e Hidaka T. 2003. Parasitism by tachinid parasitoids (Diptera: Tachinidae) in connection with their survival strategy. *Appl. Entomol. Zool.* 38, 131-140.
- Kokko H, Brooks R, Jennions MD y Morley J. 2003. The evolution of mate choice and mating biases. *Proc. R. Soc. Lond. B* 270, 653-664.

- Kolluru GR, Zuk M y Chappell MA. 2002. Reduced reproductive effort in male field crickets infested with parasitoid fly larvae. *Behavioral Ecology* 13, 607-614.
- Kotiaho, JS. 2001. Costs of sexual traits: a mismatch between theoretical considerations and empirical evidence. *Biol. Rev.* 76, 365-376.
- Müller P y Daniel R. 2002. Death comes suddenly to the unprepared: singing crickets, call fragmentation, and parasitoid flies. *Behavioral Ecology* 13, 598-606.
- Ryder JJ y Siva-Jothy MT. 2000. Male calling song provides a reliable signal of immune function in a cricket. *Proc. R. Soc. Lond. B* 267, 1171-1175.
- Searcy WA y Nowicki S. 2005. *The evolution of animal communication*. Princeton Univ. Press. Princeton.
- Scheuber H, Jacot A y Brinkhof MWG. 2003. Condition dependence of a multicomponent sexual signal in the field cricket *Gryllus campestris*. *Animal Behaviour* 65, 721-727.
- Simmons LW. 1986. Inter-male competition and mating success in the field cricket, *Gryllus bimaculatus* (De Geer). *Animal Behaviour* 34, 567-579.
- Soler M, Carranza J, Rivera AC, Moreno J, Senar JC y Soler JJ. 2001. Traducción al español de los términos ingleses más conflictivos utilizados en Etología, Ecología y Evolución. *Etología* 9, 43-46.
- Thornhill R y Alcock J. 1983. *The Evolution of Insect Mating Systems*. Harvard University Press. Lincoln NE.

- Wagner WE, Jr. 1996. Convergent song preferences between female field crickets and acoustically orienting parasitoid flies. *Behavioral Ecology* 7, 279-285.
- Wagner WE, Jr. y Hoback WW. 1999. Nutritional effects on male calling behaviour in the variable field cricket. *Animal Behaviour* 57, 89-95.
- Wagner WE, Jr. y Reiser MG. 2000. The importance of calling song and courtship song in female mate choice in the variable field cricket. *Animal Behaviour* 59, 1219-1226.
- Wagner WE, Jr. y Harper CJ. 2003. Female life span and fertility are increased by the ejaculates of preferred males. *Evolution* 57, 2054-2066.
- Walker TJ. 1957. Specificity in the response of female tree crickets (Orthoptera, Gryllidae, Oecanthinae) to calling songs of the males. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 50, 626-636.
- Walker TJ y Masaki S. 1989. Natural History. En *Hubor F, Moore TE, Loher W. Cricket Behavior and Neurobiology*. Cornell University Press, Ithaca NY.
- Zuk M, Rotenberry JT y Simmons LW. 1998. Calling songs of field crickets (*Teleogryllus oceanicus*) with and without phonotactic parasitoid infection. *Evolution* 52, 166-171.