



Elección femenina críptica en el grillo pigmeo *Trydactylus sp.* en un ambiente ripario en Xico, Veracruz

Bisbrian Alhelí Nava González¹, Felipe Becerril Morales², Luis Mendoza-Cuenca¹

¹Laboratorio de Ecología de la Conducta, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Edificio "R", Ciudad Universitaria, Av. Francisco J. Múgica s/n. Col. Felicitas del Río, C.P. 58030. Morelia, Michoacán, México. Correos: bang097@hotmail.com, lmendoza@ca.unam.mx ²Universidad del Papaloapan, Campus Loma Bonita. Ciudad Universitaria, Av. Ferrocarril s/n, Loma Bonita, C.P. 68400. Oaxaca, México Tel. 01(281) 8729230. Correo: fbecerril@unpa.edu.mx

PALABRAS CLAVE

Elección Femenina
Críptica;

Pygmy mole;

Selección Sexual;

Tridactylidae

RESUMEN

Darwin desarrollo el término selección sexual y particularmente la selección inter-sexual, para explicar la existencia de conspicuos y complejos ornamentos presentes en los machos y que no parecen conferir ninguna ventajas a sus portadores a excepción de atraer parejas reproductivas potenciales. Estudiamos en una población del grillo pigmeo *Trydactylus sp.* en Xico, Veracruz, México las características fenotípicas que utilizan las hembras de esta especie para elegir pareja. Nuestro análisis morfológico basado en imágenes digitales de machos que consiguen apareamientos con respecto a aquellos que nunca obtuvieron cópulas, sugieren que el tamaño de los machos no es un rasgo fenotípico importante durante la elección de pareja y muestran que en esta especie la selección sexual ocurre a través de elección femenina críptica.

ABSTRACT

Darwin developed the theory of sexual selection and particularly the intersexual selection in order to explain the existence of complex and conspicuous male ornaments which do not seem to confer any advantage with exception of attract potential reproductive pairs. In a population of the pygmy mole cricket *Tridactylus sp.* at Xico, Veracruz state México, we studied the phenotypic traits that the females use to choose mates. Our morphological analysis based on digital images of mating vs non-mating males, suggest that for female choice, size is not an important male phenotypic trait and show that in this species sexual selection may occurs through cryptic female choice.

KEYWORDS

Cryptic Female
Choice

Pygmy mole

Sexual Selection

Tridactylidae

INTRODUCCIÓN

La selección sexual definida como el éxito diferencial entre los individuos en su éxito por conseguir parejas (Darwin, 1871), ocurre cuando los individuos compiten por el acceso a los gametos del sexo opuesto (Andersson, 1994). Williams (1966) sugirió que el principal factor que determina la fuerza de las presiones selectivas en ambos sexos es su inversión parental relativa, que involucra más que la producción de gametos e incluye factores como el cuidado de la progenie (Trivers, 1972). En la mayoría de los insectos, a igual inversión reproductiva en términos de tiempo

y recursos, los machos aun producen eyaculados a una velocidad que excede la tasa a la cual las hembras producen sus huevos (Jennions & Petrie 2000; Wickman & Rutowski, 1999). Dada esta disparidad en la tasa de producción de gametos, y la diferencia en los costos asociados a la inversión reproductiva que involucra producir espermatozoides o huevos (ovocitos), típicamente se espera que el potencial reproductivo de los machos este limitado únicamente por el número de hembras que estos sean capaces de inseminar (Bateman, 1948). Por lo anterior, se espera que los machos compitan entre ellos para maximizar su éxito de apareamientos; mientras que las hembras,

para las cuales el número óptimo de apareamientos es mucho menor al de los machos (Arnqvist & Nilsson, 2000; Shuster & Wade, 2003), deberían evitar cópulas innecesarias y maximizar su adecuación invirtiendo tiempo y energía en la búsqueda y obtención de los recursos asociados a la producción de gametos y ser selectivas en la elección de sus parejas reproductivas (Krebs & Davies, 1987; Wickman & Rutowski, 1999). Este último proceso conocido como elección femenina, se interpreta como mecanismos femeninos (i.e. morfología, fisiología, o conducta) que favorecen los espermias de algunos machos con respecto a otros en la fecundación de sus huevos y que en algunos casos permanecen “oscuros” al ojo del observador por lo que se le denomina como elección críptica (Eberhard, 1996; Andersson & Simmons, 2006).

En las últimas tres décadas ha ocurrido un profuso interés en la investigación teórica y empírica de la selección sexual, mostrando que esta es muy común en la naturaleza (Andersson & Simmons, 2006). Como resultado de este interés, la literatura respecto a selección sexual es enorme, cubriendo un amplia gama de tópicos especializados como competencia entre machos, competencia espermática, elección críptica femenina, conflicto intra-genómico, asignación sexual, etc. Sin embargo, uno de los tópicos centrales en la teoría de la selección sexual es sin duda la elección de pareja, de tal manera que el origen y evolución de los extravagantes ornamentos sexuales que ocurren en múltiples animales, ha sido un tópico intrigante desde Darwin (1871), y aún continúa imponiendo retos teóricos y empíricos (Kokko et al., 2006). Al respecto el propio Darwin (1871) mencionó:

“Everyone has admired the extreme beauty of many butterflies and some moths; and we are lead to ask, how has this beauty been acquired? Have their colours and diversified patterns simply resulted from the direct action of the physical conditions to which these insects have been exposed to, without any benefit being thus derived? Or have successive variations been accumulated and determinate either as a protection or for some unknown purpose, or that one sex might be rendered attractive to the other?”

Por lo tanto, la teoría de la selección sexual ha tenido durante las últimas décadas como uno de sus principales objetivos explicar la evolución de rasgos

sexuales secundarios que ocurren en diversas especies (Andersson, 1994). Estos resultados principalmente derivados de evidencia experimental, han resultado por una parte en el amplio reconocimiento de la elección de pareja, y por otra han inspirado toda una nueva serie de investigación novedosa (Andersson & Simmons, 2006). Resultando en que la evolución de despliegues sexuales elaborados o crípticos (principalmente en machos) a través de elección de pareja, tal vez sea el tópico más debatido en selección sexual (Kokko et al., 2006). Por lo que se han propuestos múltiples mecanismos para explicar tanto la evolución de estos rasgos (e.g. colores, ornamentos, genitales) en los machos, asociados a las preferencias por parte de las hembras basadas en beneficios directos e indirectos, así como también los sesgos sensoriales preexistentes y el conflicto sexual.

Nuestra comprensión respecto a como y porque rasgos elaborados como los colores o las genitales de los machos evolucionan como ornamentos sexuales, han tenido grandes avances por estudios en diversos grupos modelos aunque alguno de los grupos que han más han influenciado los estudios de la evolución de elaborados y complejos despliegues sexuales (e.g. color) han sido peces (Endler, 1983; Irwin & Strauss, 2005), aves (Hill 1991; Andersson et al., 1998), Odonatos (Cordero-Rivera, 2002; Córdoba-Aguilar, 2008) y mariposas (Kemp, 2008a;b). Sin embargo, no ha sido sino hasta los últimos 10 años que se ha demostrado experimentalmente la existencia de fuertes preferencias en las hembras por los machos con despliegues sexuales extremos (Shuster & Wade, 2003). Estos estudios muestran inequívocamente que los machos con las mayores intensidades de los rasgos preferidos obtienen mayor número de apareamientos. Sugiriendo que estos ornamentos podrían actuar como mecanismos indicadores, que evolucionan porque indican buena salud y vigor, por lo que las hembras prefieren copular con machos que presentan ornamentos heredables costosos en términos de supervivencia, ya que revelan sin posibilidad de trampa la capacidad del macho para sobrevivir, por lo que sus hijos heredaran una mayor viabilidad promedio como lo proponen la teoría del handicap y el runaway (Andersson, 1994; Grafen, 1990; Martínez-Lendech et al., 2007; Zahavi, 1975) El que algunos machos sean

aceptados y copulen exitosamente con varias hembras, mientras que muchos otros no copulan en absoluto (i.e. alta varianza en el éxito reproductivo de machos), está determinado por los umbrales de preferencia que establecen las hembras en base a la intensidad de dichas señales sexuales (Shuster & Wade, 2003).

El orden Orthoptera es uno de los grupos de insectos en los que la elección de pareja y en general el papel de la selección sexual en la evolución de rasgos fenotípicos ha sido profusamente estudiada (Córdoba-Aguilar, 2008). Estos estudios muestran que en Orthópteros la selección sexual a promovido una alta diversidad de rasgos involucrados en la elección de pareja incluye feromonas sexuales, señales acústicas, regalos nupciales, resguardo de pareja, copulas forzadas y elección críptica (Brussière et al., 2006; Bailey & Zuk, 2008; Del Castillo & Gwynne, 2007).

Sin embargo, pese a este extensivo conocimiento del grupo, existen grupos de Orthopteros, como las especies de la familia Tridactylidae en las cuales sus características de cortejo y elección de pareja no han sido exploradas. Por lo que en el presente trabajo exploramos las preferencias de elección de pareja, en el grillo pigmeo *Tridactylus sp.*

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio

El estudio se realizó en la orilla del río Texolo, el cual atraviesa la cabecera municipal de Xico (19° 24' 5.68" N y 96° 59' 41.67" O). La altitud es de 1320msnm, la temperatura promedio anual es de 19 °C y la precipitación promedio anual es de 1750 mm respectivamente. La vegetación predominante es bosque de galería y bosque mesófilo de montaña.

Especie de estudio.

Los grillos pigmeos (Orthoptera: Tridactylidae), son pequeños (usualmente de menos de 12 mm de largo), cavadores, usualmente habitando en sitios arenosos. Se alimentan principalmente de algas

o musgos por lo que están restringidos a hábitats húmedos como bosques mesófilas a las orillas de cuerpos de agua. Las patas traseras son muy poderosas para saltar y aparentemente el aplanamiento en la tibia del tercer par de patas les permite nadar muy bien. *Tridactylus sp.* es una especie no voladora, de color negro, con los márgenes del tórax y abdomen de color amarillo, y una mancha blanca en medio del tórax así como en la parte final de la tibia femoral. Las especies del género presentan 11 segmentos en las antenas, se caracterizan por carecer de órganos timbales y a diferencia de la mayoría de las especies del orden, los machos no cantan. Los machos poseen al final del abdomen dos pares de apéndices estilizados denominados valvas genitales. El macho se identifica por poseer u1-2 artejos de color crema en las antenas, mientras que la hembra posee 3-4 artejos claros (Figura 1).



FIGURA 1. Pareja de *Tridactylus sp.* en cópula. En la imagen se aprecia al macho del lado izquierdo.

En nuestro sitio de estudio *Tridactylus sp.* es una especie conspicua y común de marzo a septiembre, presentando generaciones aparentemente no traslapadas con los adultos sobreviviendo aproximadamente de 30 a 40 días. Los individuos se localizan en una franja de 1-5 metros de la orilla del Río Texolo. Las hembras se localizan principalmente en sobre las rocas que se localizan en esta franja del Río alimentándose del musgo y algas filamentosas que crecen en las rocas (Mendoza-Cuenca, datos no publicados). Los machos buscan a las hembras

mientras estas se encuentran alimentándose en las rocas, aproximándose a la hembra y tocándola con las antenas. Si la hembra decide no copular salta alejándose del macho, o lo patean con las patas traseras alejándolo de ella, si decide aceptar la cópula, permanece inmóvil y el macho gira para copular con ella en un movimiento que toma menos de un dos segundos, y la cópula dura aproximadamente dos horas (Mendoza-Cuenca, datos no publicados).

Colecta de datos

Durante el todo el mes de mayo en pleno pico reproductivo de *Trydactylus sp.* se visitó el sitio de estudio para observar la conducta reproductiva de esta especie. Realizamos observaciones conductuales diarias de 8:00 a 15:00 horas, en las que se marcaron todos los individuos de ambos sexos que fueron encontrados copulando con un código de color (i.e. puntos de color utilizando pinturas de aeromodelismo sin plomo, colocados con un pincel ultra fino), en el tórax de los individuos. Basado en lo anterior pudimos encontrar que las cópulas se realizan sobre las rocas cercanas al Río Texolo y observamos que un bajo porcentaje de los machos (< 25%), obtiene el 80% de las cópulas, con un éxito de apareamiento que fluctúa entre 1-4 cópulas, mientras que las hembras copulan únicamente entre 1 ó 2 veces durante toda su vida (Mendoza-Cuenca, datos no publicados).

Para determinar si la elección de pareja por parte de las hembras en *Trydactylus sp.* está basada en alguna característica morfológica de los machos, hacia finales de mayo se colectaron en las rocas a las orillas del río, individuos de ambos sexos que copularon al menos una vez (capturados en cópula o posterior a esta), así como individuos libres que no habían copulado durante el periodo de observación (Machos exitosos = 132, Machos no exitosos = 102, Hembras = 180). Los individuos colectados se colocaron en “parejas” y en “solitario” en tubos eppendorf con alcohol al 96% y se trasladaron al laboratorio.

En el laboratorio, durante julio del 2009, se procedió a tomar fotografías de distintas secciones en cada organismo, utilizando PhotoShop CS4 (Adobe Systems Incorporated) y el microscopio Leica 1080 con aumentos de 0.8X y 0.64X. Las fotografías

tomadas corresponden a: 1) Antenas, con fines de reconocimiento sexual, 2) Fémur del tercer par de patas (como estimador del tamaño del individuo), 3) Valvas sexuales. Se identificaron machos y hembras de acuerdo al número de segmentos coloreados en blanco en las antenas, correspondiendo los machos entre uno a dos y las hembras de cuatro a seis. Una vez tomadas todas las imágenes, se procedió a tomar medidas lineales tanto del Fémur como de las cuatro valvas sexuales utilizando el software de libre acceso ImageJ (www.rsbweb.nih.gov).

Análisis estadísticos

Para determinar si existe dimorfismo sexual por tamaño en *Trydactylus sp.*, utilizamos un ANOVA de una vía considerando como variable dependiente la longitud del tarso derecho de la tercera pata (estimador de tamaño comúnmente utilizado en insectos). Evaluamos si las hembras de *Trydactylus sp.* prefieren copular con los machos de mayor tamaño y si los individuos de ambos sexos se distribuyen diferencialmente dependiendo del tipo de substrato en que se localicen, aplicamos un ANOVA factorial utilizando como variable dependiente la longitud del tarso derecho de la tercera pata y como variables independiente el estatus reproductivo (i.e. en cópula o libres), y el sexo de los individuos (i.e. macho y hembra). A pesar de no existir una preferencia aparente por tamaño de los machos, utilizamos un análisis de regresión lineal de la longitud del tarso derecho de la pata tres de machos y hembras encontrados en cópula para evaluar si existe apareamiento asortativo positivo por tamaño en esta especie (i.e. hembras grandes apareándose con machos grandes y viceversa). En todos los casos, antes de realizar los análisis estadísticos, se reviso que nuestras variables cumplieran los supuestos del análisis antes de proceder a realizarlos (e.g. normalidad, homocedasticidad de varianzas).

Para evaluar si las preferencias de las hembras podrían estar basadas en características fenotípicas no relacionadas con el tamaño, utilizamos un MANOVA factorial usando como variables dependientes el tamaño de los dos pares valvas genitales, y como variables independientes el estado reproductivo y el sexo de los individuos.

RESULTADOS

Los resultados del ANOVA de una vía muestran que existe dimorfismo sexual por tamaño en *Tridactylus sp.* ($F = 13.58$, g.l. = 1, $p < 0.001$), siendo en promedio las hembras más grandes que los machos (Figura 2). El ANOVA factorial para evaluar la preferencias de elección femenina por tamaño no mostró diferencias significativas ($F = 0.13$, g.l. = 7, $p = 0.99$). El análisis de regresión no mostró que en *Tridactylus sp.* ocurra apareamiento asortativo por tamaño ($F = 0.365$, $r^2 = 0.0018$, $p = 0.546$, Figura 3).

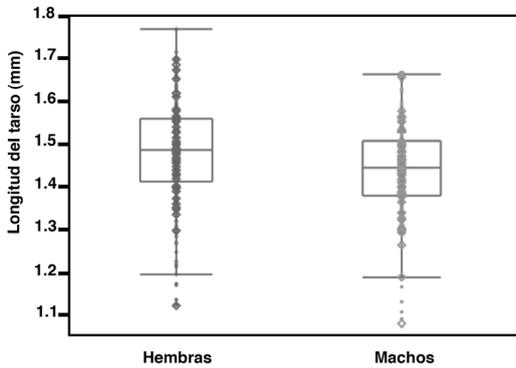


FIGURA 2. Tamaño de hembras y machos de *Tridactylus sp.* Los diagramas de cajas indican la media, el cuartil del 75% y el cuartil del 95%

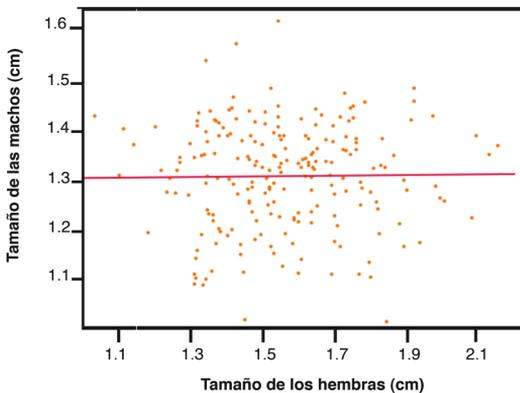


FIGURA 3. Análisis de regresión del tamaño de machos y hembras de *Tridactylus sp.* encontrados en cópula en el Río Texolo.

Los resultados del ANOVA factorial muestra que para el segundo par de valvas genitales encontramos un efecto significativo del género ($F = 32.87$, g.l. = 1, $p < 0.001$), siendo las valvas de los machos más grandes que las hembras. Sin embargo, no se encontró un efecto significativo del estado reproductivo ($F = 1.05$, g.l. = 1, $p = 0.304$), ni de la interacción estado reproductivo-sexo ($F = 0.25$, g.l. = 1, $p = 0.611$).

Sin embargo, para el primer par de valvas genitales el MANOVA factorial muestra diferencias significativas tanto para el estado reproductivo ($F = 3.73$, g.l. = 1, $P = 0.053$), como el sexo ($F = 64.96$, g.l. = 1, $p < 0.001$), y la interacción estado reproductivo-sexo ($F = 3.89$, g.l. = 1, $p = 0.049$). Un análisis post hoc de comparación múltiple de medias Tukey-Kramer muestra que las primeras valvas genitales son significativamente más grandes en los machos que obtienen apareamientos con respecto a aquellos que no copulan (Figura 4).

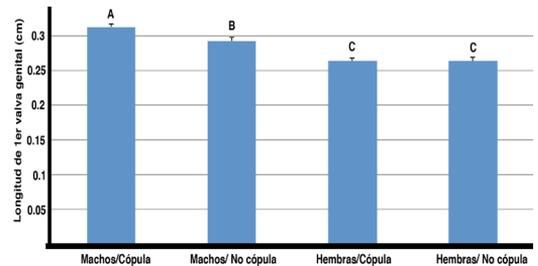


FIGURA 4. Diferencias en la longitud de la primera valva genital entre individuos (i.e. machos y hembras) de *Tridactylus sp.* en la población del Río Texolo en Xico, Veracruz.

DISCUSIÓN

Los pilares de la teoría de selección sexual, al igual que muchos de los tópicos actuales en la biología evolutiva, se sostienen en los fundamentos propuestos por Charles Darwin (1871). No obstante, no fue sino hasta la década de 1980's que esta teoría se desarrolló como parte del núcleo de la Ecología de la Conducta, hasta convertirse en uno de sus principales tópicos de estudio (Pomiankowsky, 1988). Dentro de la teoría de

la selección sexual, uno de los tópicos mejor estudiados es la selección intra-sexual y particularmente la elección femenina, que ha dado lugar a la evolución de rasgos en los machos, que frecuentemente se denominan como ornamentos porque son utilizados en la atracción de hembras.

La selección inter-sexual puede tomar muchas formas y se ha demostrado que han llevado a la evolución de una amplia gama de elaborados rasgos, que pueden implicar señales químicas, complejos y estereotipados cortejos que involucran desde despliegues visuales o vocales, hasta incluso persecuciones agresivas, así como rasgos morfológicos para atraer o estimular a las hembras, regalos nupciales, monopolización de territorios o la evolución de estrategias alternativas para coaccionar a las parejas sexuales. Sin embargo, pese a esta gran diversidad un patrón común en un gran número de especies es que las hembras constituyen generalmente el sexo selectivo, y se espera que los beneficios obtenidos de esta selectividad (i.e. directos o indirectos), se reflejen en una mayor adecuación de las hembras y de su progenie.

El grillo pigmeo *Trydactylus sp.* presenta una alta varianza en el éxito reproductivo de los machos resultando en que un bajo porcentaje de los machos de esa población monopolicen el mayor porcentaje de los apareamientos que ocurren en una temporada reproductiva, y el que las hembras copulen una o pocas veces en su vida, sugieren que existe una amplia oportunidad de ocurrencia de selección inter-sexual en este grupo de insectos (Mendoza-Cuenca, en prep.).

Aunque la ocurrencia de dimorfismo sexual por tamaño observado en esta especie parecería sugerir que el tamaño podría ser importante en la elección de la hembra, no encontramos diferencias significativas en el tamaño de los machos que obtuvieron apareamientos en comparación con aquellos machos que no consiguieron ninguna cópula. Igualmente la falta de correlación entre el tamaño de los machos y las hembras que encontramos copulando en esta población muestran que no existe apareamiento asortativo por tamaño sugiriendo que la elección de pareja por parte de las hembras en *Trydactylus sp.* no está basada en el tamaño de sus parejas.

Los análisis de la genitalia de los machos muestran que los machos con las valvas genitales más largas

están monopolizando la mayor proporción de los apareamientos en esta población. Sin embargo, a pesar de que las valvas genitales son un rasgo fenotípico aparente en los machos, su posición, las características de la ausencia de cortejo pre-copulatorio en esta especie y la rapidez con que ocurre la aceptación o el rechazo de los machos por parte de las hembras, imposibilitan la utilización de este rasgo al momento de elegir pareja. De tal manera que a pesar que nuestros resultados demuestran la existencia de elección femenina en *Trydactylus sp.* no tenemos evidencia de cuáles son los rasgos de los machos que son utilizados por las hembras de al momento de elegir pareja por lo que podemos decir que el mecanismo selectivo que está actuando en esta especie es elección femenina críptica.

Nuestros resultados muestran por primera vez para esta especie y en general para la familia Tridactylidae, la ocurrencia de elección femenina críptica. No obstante, es necesario estudiar los rasgos que utilizan las hembras para discriminar entre los machos, los cuales si bien no podemos rechazar que podría basarse en alguna característica fenotípica no evaluada en este trabajo. Las características morfológicas y conductuales de los individuos de *Trydactylus sp.* hacen que señales químicas transmitidas a distancia hacia las hembras (i.e. feromonas sexuales), o por contacto a través de las antenas, sean los rasgos que más plausiblemente sean utilizados por las hembras al momento de evaluar sus parejas potenciales.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Dr. Ken Oyama, jefe del laboratorio de Ecología y Genética Molecular del CIEco, UNAM, las facilidades necesarias para la toma de las imágenes digitales en las que se basó este trabajo, así como al Dr. Víctor Rocha y al M. en C. Hermilo Sánchez Sánchez, por su asesoría en el uso del software para la toma, manejo y análisis de imágenes.

REFERENCIAS

- Andersson, M. (1994). Sexual Selection. Princeton University Press, Princeton. 588 p.
- Andersson, S., J. Ornborg y M. Andersson. (1998). Ultraviolet sexual dimorphism and assortative mating in blue tits. *Proceedings of the Royal Society B*. 265: 445-450.
- Andersson, M. y L. W. Simmons. (2006). Sexual selection and mate choice. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 296-302.
- Arnqvist, G. y T. Nilsson. (2000). The evolution of polyandry: multiple mating and female fitness in insects. *Animal Behaviour* 60: 145-164.
- Bailey, N. W. y M. Zuk. (2008). Acoustic experience shapes female mate choice in field crickets. *Proceedings of the Royal Society, B*. 275: 2645-2650.
- Bateman, A. J. (1948). Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity* 2: 349-368.
- Bussièreabc, L. F., J. Huntade, M. D. Jennions y R. Brooks. (2006). Sexual conflict and cryptic female choice in the black field cricket, *Teleogryllus commodus*. *Evolution* 60: 792-800.
- Contreras-Garduño, J., J. Canales-Lazcano y A. Córdoba-Aguilar. (2006). Wing pigmentation, immune ability, fat reserves and territorial status in males of the rubyspot damselfly, *Hetaerina americana*. *Journal of Ethology* 24: 165-173.
- Córdoba-Aguilar, A. (2008). Dragonflies & Damselflies: Model organisms for ecological and evolutionary research. Oxford. Oxford University Press. 290 p.
- Darwin, C. (1871). The descent of man and selection in relation to sex. London. John Murray. 620 p.
- Del Castillo, R. C., y D. T. Gwynne. (2007). Increase in song frequency decreases spermatophore size: correlative evidence of a macroevolutionary trade-off in katydids (Orthoptera: Tettigoniidae). *Journal of Evolutionary Biology* 20: 1028-1036.
- DeVries, P. J. (1987). The Butterflies of Costa Rica. And their natural history, Vol I: Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae. (1): 327 p.
- Deyrup, M. (2005). A new species of flightless pygmy mole cricket from a florida sand ridge (Orthoptera: Tridatyliidae). *Florida Entomologist* 88: 141-145.
- Eberhard W. E. (1996). Female control: sexual selection by cryptic female choice. Princeton and Chichester: Princeton University Press series of monographs in behavior and ecology, Princeton. 492 p.
- Endler, J. A. (1983). Natural and sexual selection on color patterns in poeciliid fishes. *Environmental Biology of Fishes* 9: 173-190.
- Grafen, A. (1990). Biological signals as handicaps. *Journal of Theoretical Biology* 144: 517-546.
- Hamilton, W. D. y M. Zuk. (1982). Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? *Science* 218: 384-387.
- Hill, G. E. (1991). Plumage coloration is a sexually selected indicator of male quality. *Nature*: 350: 337-339.
- Irwin, R. E. y S. Y. Strauss. (2005). Flower color microevolution in wild radish. Evolutionary response to pollinator-mediated selection. *The American Naturalist* 165: 225-237.
- Jennions, M.D. y M. Petrie. (2000). Why do females mate multiply? A review of the genetic benefits. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 75: 21-64.
- Kemp, D. J. (2008a). Females mating biases for bright ultraviolet iridescence in the Butterfly *Eurema hecabe* (Pieridae). *Behavioral Ecology* 19: 1-8.
- Kemp, D. J. (2008b). Resource-mediated condition dependence in sexually dichromatic Butterfly wing coloration. *Evolution* 62: 2346-2358.
- Kokko, H., M. D. Jennions y R. Brooks. (2006). Unifying and testing models of sexual selection. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 37: 43-66.
- Krebs, J. R. y N. B. Davies. (1987). An Introduction to Behavioural Ecology. 2nd edition. Blackwell Scientific Publication, Oxford. 412 p.
- Martínez-Lendech, N., A. Córdoba-Aguilar y M. A. Serrano-Meneses. (2007). Body size and fat reserves as possible predictors of male territorial status and contest outcome in the Butterfly *Eumeces toxea* Godart (Lepidoptera: Lycaenidae). *Journal of Ethology* 25: 195-199.

- Palmer, R. y C. Strobeck. (1986). Fluctuating asymmetry: measurement, análisis, patterns. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 17: 391-421.
- Pollard, E. y T. J. Yates. (1993). Monitoring butterflies for ecology and conservation. Chapman & Hall. London. 273 p.
- Pomiankowski, A. (1988). The evolution of female mate preferentes for male genetic quality. *Oxford surveys in Evolutionary Biology* 5: 136-184.
- Raihani, G., M. A. Serrano-Meneses y A. Córdoba-Aguilar. (2007). Male mating tactics in the American rubyspot damselfly: territoriality, nonterritoriality and swithchin behavior. *Animal Behaviour* 75:1851-1860.
- Serrano-Meneses, M. A., A. Córdoba-Aguilar, V. Méndez, S. J. Layen y T. Székely. (2007). Sexual size dimorphism in the American rubyspot: male body size predicts male competition and mating success. *Animal Behaviour* 73: 987-997.
- Shuster, S. M. y M. J. Wade. (2003). Mating Systems and Strategies. Princeton. Princeton University Press. 533 p.
- Trivers, R. L. (1972). Parental investment and sexual selection. En B. Campbell (Ed.) *Sexual selection and the descent of man, 1871-1971*. p. 136-179. Chicago, Aldine.
- Vega-Salazar, M., E. Ávila-Luna y C. Macías-García. (2003). Ecological evaluation of local extinction: the case of two genera of endémic Mexican fish, *Zoogeneticus* and *Skiffia*. *Biodiversity and Conservation* 12: 2043-2056.
- Wickman, P. O. y R. Rutowski. (1999). The evolution of mating dispersion in insects. *Oikos* 84: 463-472.
- Williams, G. (1966). Adaptation and natural selection. Princeton University Press, Princeton, N. J. 291 p.
- Zahavi, A. (1975). Mate selection: a selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology* 53: 205-214.