

# Sistema de apareamiento de *Omophilus picipes* (Coleoptera: Tenebrionidae) en el sureste de España

## Mating system of *Omophilus picipes* (Coleoptera: Tenebrionidae) in Southeastern Spain

S. DE HARO GUIJARRO <sup>1</sup> & A. GARCÍA VARGAS <sup>2</sup>

<sup>1</sup> División Académica de Ciencias Biológicas, Universidad Juárez Autónoma de Tabasco, 86150 Villahermosa, Tabasco, México. Correo electrónico: hylabombina@yahoo.es

<sup>2</sup> Calle Real Alta 11, 18151 Ogíjares, Granada, España. Correo electrónico: antonia-garciavargas@yahoo.es

Recibido el 7 de octubre de 2008. Aceptado el 14 de diciembre de 2009.

ISSN: 1130-4251 (2009), vol. 20, 73-83

**Palabras clave:** Sistema de apareamiento, *Omophilus picipes*, sureste de España, *Tenebrionidae*.

**Key words:** Mating system, *Omophilus picipes*, southeast Spain, *Tenebrionidae*.

### RESUMEN

En este trabajo describimos el sistema de apareamiento de *Omophilus picipes* en el sureste de España. Se realizaron seguimientos de individuos de *O. picipes* en una parcela de *Hordeum leporinum*, recogiendo información sobre agregación y actividad de machos y hembras en las espigas, posición de los machos en las espigas, cortejo, intentos de cópula y respuesta de las hembras a los intentos de cópula de los machos. Por la mañana, los machos ascendieron a los ápices de las espigas y las hembras aparecieron más tarde volando en masa sobre la congregación de machos para copular, sin observarse ninguna otra actividad. Los machos que se situaban en el ápice de las espigas eran los preferidos por las hembras y realizaron la mayoría (80.65%) de las cópulas. En aquellos casos en los que el macho cortejó a la hembra pero no se produjo la cópula, los machos fueron activamente rechazados por las hembras mediante tres métodos diferentes: dar patadas, levantar el abdomen e inclinar el abdomen hacia abajo. Estos machos rechazados por las hembras realizaron un mayor número de intentos de cópula y dedicaron más tiempo a esos intentos que aquellos que si copularon. El sistema de apareamiento de *O. picipes* se puede considerar un lek porque (1) los machos se exhibieron en un sitio concreto (*arena*) al que llegan las hembras para copular, (2) no hubo recursos para las hembras, salvo los propios machos,

(3) las hembras rechazaron activamente a determinados machos y eligieron a otros, y (4) no hubo cuidados parentales por parte de los machos.

### SUMMARY

In this work we describe the mating system of *Omophlus picipes* in southeastern Spain. We made observations of the behaviour of *O. picipes* in a plot of *Hordeum leporinum*, recording information on aggregation and activity of males and females on the wild barley ears, position of males on the ears, courtship behaviour, mating attempts of males and response of females to mating attempts. In the morning males climbed to the apex of wild barley ears and then females appeared flying in mass over the group of males to copulate, no other activity being observed. Males placed in the apex of ears were preferred by females and they realized most (80.65%) copulas. Males on the ears situated under the males placed in the apex did not copulate. They were actively rejected by females in three different ways: kicking, raising the abdomen, and turning down the abdomen. Rejected males tried to copulate a higher number of attempts and they spent longer time in their attempts than successful males. The mating system of *O. picipes* can be considered as a lek because: (1) the males displayed in specific place (*arena*) to which females come to copulate, (2) there were not resources available for females, except for the males themselves, (3) females actively rejected certain males and selected other ones, and (4) there was not male parental care involved.

### INTRODUCCIÓN

El comportamiento reproductor y los sistemas de apareamiento en insectos muestran una gran diversidad y un amplio rango de variación en complejidad (Thornhill & Alcock, 1983). Los sistemas de apareamiento en insectos incluyen la poliginia (en la que un mismo macho copula con distintas hembras), la poliandria (la hembra copula con varios machos), la monogamia (un macho se empareja exclusivamente con una hembra y sólo copula con ella) y la poliginandria o promiscuidad (tanto machos como hembras copulan con varios individuos del sexo contrario) (Carranza, 1997).

Un sistema particular de apareamiento poligínico son los lek, en los que los machos se agrupan para realizar exhibiciones de cortejo en un territorio que visitan las hembras con el fin de aparearse (Höglund & Alatalo, 1995; Soler, 2009). En este sistema de apareamiento, el éxito reproductor de los machos que se agrupan formando un lek es muy variable, de manera que unos pocos monopolizan la mayor parte de las cópulas mientras que otros no llegan a copular. Según Bradbury (1981) los sistemas de lek se caracterizan porque 1) los machos no proporcionan cuidados parentales a su descendencia, 2) los machos se concentran en pequeños territorios (*arenas*)

que son visitados por las hembras y donde se producen los apareamientos, 3) las *arenas* en las que se concentran los machos no poseen recursos que puedan ser utilizados por las hembras, salvo los propios machos (que aportan sólo sus genes) y 4) las hembras tienen la oportunidad de elegir al macho con el cual copular cuando visitan estas *arenas*, seleccionando a los portadores de los mejores genes. Höglund & Alatalo (1995) señalan una serie de requisitos básicos adicionales que debe presentar una especie para realizar un apareamiento de tipo lek: *a*) que los machos no puedan monopolizar recursos para conseguir el apareamiento con una hembra, *b*) que la fertilización tenga lugar dentro de la hembra, *c*) que la hembra tenga una capacidad de desplazamiento que permita asumir el costo de buscar las agregaciones de apareamiento y, para los machos, evitar un incremento de la depredación, y *d*) que en las hembras exista un comportamiento discriminatorio mediante el cual elijan a los machos con los que copular, aún teniendo la oportunidad de aparearse fuera de las agregaciones.

Aunque este sistema de apareamiento ha sido especialmente estudiado en aves, en las que se conoce en un gran número de especies (v.g., Merton *et al.*, 1984, Gibson & Bradbury, 1985, Hidalgo & Carranza, 1990, Westcott & Smith, 1994, Rintamaki *et al.*, 1995, Heindl & Winkler, 2003), también se han descrito sistemas de apareamiento en lek en algunas especies de mamíferos (v.g., Bradbury, 1977, Gosling & Petrie, 1990, Balmford, 1990 *en* Carranza, 1997), anfibios (v.g., Emlen, 1976, Ryan, 1983, Wells, 2007) e insectos. En estos últimos, los lek se han citado en diversos grupos, como dípteros (v.g., *Ceratitis capitata*; Kaspi & Yuval, 1999), himenópteros (v.g., *Hemipepsis ustulata*, *Protandrena evansi*; Alcock, 1981, Chiappa *et al.*, 2005) y en algunos coleópteros como las luciérnagas (v.g., *Photinus knulli*; Cicero, 1983), cuyos machos se congregan en grupos y realizan exhibiciones emitiendo señales luminosas a la vez.

En el presente trabajo describimos por primera vez un sistema de apareamiento en lek en una especie de la familia Tenebrionidae (Coleoptera). Aunque los tenebriónidos constituyen una de las familias más diversificadas dentro de los coleópteros, con unas 20.000 especies distribuidas por todo el mundo (ver Bouchard *et al.*, 2005), se desconoce el sistema de apareamiento de la mayoría de las especies que la integran y no se han descrito leks en las especies estudiadas (v.g., Clayton 1991, Rasmussen *et al.*, 1991, Enders *et al.* 1998, Arnaud & Haubruge, 1999, Arnaud *et al.*, 2005). En el caso de la subfamilia *Alleculinae*, que comprende más de 2500 especies en el mundo (Novák, 2008), sólo se han descrito las preferencias de tres especies (*Allecula morio*, *Mycetochara linearis* y *Prionychus ater*) sobre el tipo de árbol que utilizan para nidificar (Drees, 1996), no existiendo información sobre el comportamiento reproductor de las especies de este grupo. En este

trabajo se estudia el sistema de apareamiento de *Omophlus picipes* (Fabricius, 1792), especie antófila de amplia distribución centro-sureuropea (Löbl & Smetana 2008) y en el que observamos un sistema de apareamiento que se asemejaba mucho a un lek.

## MÉTODOS

El estudio se llevó a cabo en la Rambla del Grao (Hoya de Guadix-Baza), a 10 Km al Este de la localidad de Guadix (Granada). Se trata de una rambla que discurre en dirección Norte-Sur, rodeada de campos de cultivo de secano y barbechos, así como lomas con vegetación herbácea. Durante tres días de mayo de 1998, en una parcela de *Hordeum leporinum* de 450 m<sup>2</sup> situada en la orilla de la rambla orientada al este (37° 21' 6.3"-N y 3° 5' 50.7"-O) seis observadores realizaron seguimientos de individuos de *O. picipes* entre las 9:00 h y las 14:00 h y entre las 15:30 h y las 20:30 h el primer día, y entre las 10:30 h y las 19:00 h los dos días siguientes. Durante las observaciones se anotaba el comportamiento de los individuos, especialmente cuando tenía lugar un encuentro entre un macho y una hembra. Para ello, cada observador seguía a un macho hasta que lo perdía de vista en la congregación de escarabajos o hasta que pasaban diez minutos sin observarse ninguna actividad aparente, pasando, en este caso, a fijar la atención en otro macho. Durante las observaciones se anotó: 1) el número de machos y hembras por espiga, contabilizando el número de individuos que se encontraban agrupados y el número de individuos solitarios; 2) la posición que ocuparon los machos dentro de los grupos (antes y/o durante las cópulas) y cuáles copularon; 3) la posición de las hembras al llegar a la espiga; 4) si los escarabajos realizaron búsquedas de alimento o no; 5) si hubo o no agresiones entre machos y cortejo del macho en presencia de la hembra, copularan o no; 6) la duración del cortejo (si éste se produjo); 7) el número de intentos de cópula de cada macho y si las hembras rechazaron activamente a determinados machos y de qué modo lo hicieron; y 8) la duración de las cópulas.

Se consideró "cópula", cuando el macho introducía el edeago en el orificio genital femenino; "grupo", cuando aparecían dos o más escarabajos en una espiga; "tiempo de cortejo", el tiempo que el macho invertía en exhibirse y acosar a la hembra hasta que era aceptado o rechazado por ella; "número de intentos de cópula", el número de veces que el macho intentaba introducir el edeago en el orificio genital de la hembra, consiguiera o no copular con ella; y "mecanismo de rechazo", los movimientos realizados por parte de la hembra para impedir la cópula. Durante los primeros días

de observación, antes de que comenzara la actividad reproductora de los escarabajos se llevaron a cabo dos censos del número de machos y hembras, solitarios y en grupo.

Se aplicaron pruebas de  $\chi^2$  para comparar la proporción de sexos y el número de machos solitarios y en grupo, y una prueba *G* para comparar los porcentajes de utilización de los distintos mecanismos de rechazo aplicados por las hembras. Para comparar el tiempo de cortejo entre machos rechazados y aceptados por la hembra para copular, se aplicó una prueba *t*. Los análisis se llevaron a cabo utilizando el programa EXCEL (Microsoft 2008).

## RESULTADOS

Dentro de la parcela de *H. leporinum*, todos los escarabajos se concentraron en 10 m<sup>2</sup>, donde las espigas eran algo más altas. Antes de comenzar la actividad reproductora, los machos fueron significativamente más numerosos que las hembras ( $\chi^2 = 82.67$ , g.l. = 1,  $p < 0.0001$ ; Tabla I) y los machos agrupados fueron más escasos que los solitarios ( $\chi^2 = 14.45$ , g.l.= 1,  $p < 0.0001$ ; Tabla I). Sin embargo, al comenzar la actividad reproductora, los machos agrupados fueron claramente más numerosos que los solitarios (obs. pers.), pero no se contabilizaron. No se encontraron hembras en los grupos antes de la actividad reproductora, pero sí aparecieron abundantemente en los grupos cuando esta actividad comenzó.

Tabla I.—Resultados de los censos realizados antes del comienzo de la actividad reproductora durante los dos primeros días de observaciones, según sexos y nivel de agrupación.

Table I.—Results of the censuses carried out before reproductive activity during the first two days of observations, according to sexes and grouping level.

	Sexo	Media $\pm$ EE	(%)	Máximo	Mínimo
Total	Ambos	184.5 $\pm$ 2.12	100	186	183
Agrupados	Machos	50.5 $\pm$ 9.19	27.37	57	44
	Hembras	0	0	0	0
Solitarios	Machos	121.5 $\pm$ 3.54	65.85	124	119
	Hembras	12.5 $\pm$ 3.53	6.78	15	10

A media mañana (11:30 aproximadamente) al aumentar la temperatura, los machos ascendieron por las espigas hacia su ápice pero, en los grupos, sólo uno de ellos conseguía esta posición mientras el resto se distribuía a

su alrededor e inmediatamente por debajo, y allí permanecían en una actitud estática, en una postura peculiar con las antenas y las patas estiradas. Cuando aparecía una hembra dejaban esa postura y desarrollaban un comportamiento más activo. No se observaron luchas por conseguir el ápice de la espiga, simplemente conseguía esa posición el primer macho en llegar. Más tarde aparecía volando una nube de hembras directamente sobre la parcela de 10 m<sup>2</sup>. Cada hembra, sin orden aparente, fue posándose sobre una espiga en la que estaba situado un grupo de machos que comenzaban a moverse frenéticamente, sin cambiar, relativamente, de posición en la espiga. Cuando una hembra se posaba en una espiga, uno de los machos la cortejaba subiéndose sobre sus élitros, frotando las antenas sobre ella y mordiendo suavemente el pronoto con sus mandíbulas, en un movimiento oscilatorio relativamente rápido describiendo un ángulo de 180° ( $n = 61$ ). Después de ese comportamiento de cortejo, el macho podía ser aceptado o rechazado por la hembra. Todas las cópulas se consumaron al primer intento y se realizaron en el seno de los grupos de machos (no se observaron hembras posándose en espigas con machos solitarios). La mayoría de las cópulas (80.65%;  $n = 31$ ) las llevaron a cabo los machos situados en el ápice de la espiga, mientras que el resto las realizaron machos situados justo debajo del que ocupó la posición apical. Se pudo constatar con seguridad que al menos cinco machos situados en el ápice realizaron dos cópulas con hembras distintas durante su seguimiento. El tiempo de cortejo fue significativamente mayor en los machos rechazados que en los aceptados ( $t = 2.61$ ;  $g.l. = 1$ ;  $p = 0.012$ ; Tabla II). Los intentos de cópula en los machos rechazados fue el doble que en los machos aceptados y las cópulas duraron un promedio de  $151.65 \pm 16.30$  s (Tabla II).

Tabla II.—Variables del sistema de emparejamiento de *O. picipes*. Las variables temporales están medidas en segundos. \* número de machos.

Table II.—Mating system variables of *O. picipes*. The temporal variables are measured in seconds. \* number of males.

<i>Variable</i>	<i>¿Cópula?</i>	<i>N*</i>	<i>Media ± E.E.</i>	<i>Máximo</i>	<i>Mínimo</i>
Tiempo de cortejo	SI	31	$18.39 \pm 10.66$	300	0
	NO	19	$216 \pm 95.57$	1620	2
Número de intentos de cópula	SI	31	1	1	1
	NO	30	$1.96 \pm 6.17$	11	1
Duración de cópula	SI	31	$151.65 \pm 16.30$	420	60

Las hembras utilizaron tres mecanismos diferentes para evitar las cópulas no deseadas: a) inclinar el abdomen hacia abajo (33% de las ob-

servaciones), con lo que el macho caía por detrás de la hembra; b) patear (42%), que consistía en realizar movimientos rápidos con el tercer par de patas sobre el macho, lo que impedía que se colocara sobre los élitros de la hembra; y c) levantar el abdomen (25%), con lo que el macho caía hacia delante de la hembra. No hubo diferencias significativas en el porcentaje de veces que las hembras utilizaron cada uno de los mecanismos de rechazo ( $G = 2.176$ ;  $g.l. = 2$ ;  $p = 0.337$ ). Sólo se observó un caso en el que dos machos se subieron sobre una misma hembra, siendo ambos rechazados por ella. Después de la cópula, las hembras levantaban el vuelo abandonando la espiga ( $n = 31$ ) mientras que los machos permanecían en el mismo grupo tanto si eran aceptados como si no. Nunca se observó comportamiento alimenticio, ni en machos ni en hembras.

## DISCUSIÓN

En el comportamiento reproductor de *O. picipes*, la postura adoptada por los machos sobre las espigas, con antenas y patas estiradas, podría deberse a la emisión de feromonas sexuales. En el tenebriónido *Parasitizopus armaticeps* los machos adoptan posturas peculiares para emitir una feromona sexual hasta atraer a la hembra (Geiselhardt *et al.*, 2008a y b). Debido a que los machos se agrupaban para conseguir las cópulas, la señal emitida mediante feromonas se vería reforzada y las hembras podrían estar detectando la concentración de machos desde muy lejos, lo que explicaría que las hembras llegaran a la concentración de machos relativamente rápido y volando directamente sobre la parcela de 10 m<sup>2</sup>. Por otro lado, se ha demostrado que las feromonas sexuales de *Tenebrio molitor*, otro tenebriónido, indican la calidad del macho (Rantala *et al.*, 2003). De esta manera, la emisión de feromonas en *O. picipes* podría indicar la calidad de los machos, lo que explicaría también el menor tiempo de cortejo y menor número de intentos de cópula de los machos aceptados por las hembras, ya que éstas podrían entonces seleccionar al macho (eligiendo generalmente al que se encontraba situado en el ápice de cada espiga) antes de posarse en la espiga y antes de que el macho realice su cortejo.

Las hembras de *O. picipes* mostraron tres mecanismos diferentes para rechazar a los machos (dar patadas, inclinar el abdomen hacia abajo y levantar el abdomen), que fueron utilizados en una proporción similar. Los tres resultaban muy eficaces puesto que en todos los casos conseguían evitar las cópulas. Probablemente, la hembra adoptaba un mecanismo u otro para rechazar a un macho dependiendo de la posición de éste último

sobre los élitros de la hembra; por ejemplo, si el macho estaba más cerca del pronoto, sería más fácil expulsarlo levantando el abdomen. No obstante, no se obtuvieron datos para confirmar si la posición del macho sobre los élitros de la hembra fue el desencadenante de usar uno u otro mecanismo de rechazo.

El comportamiento reproductor observado en *O. picipes* puede ser considerado un sistema de apareamiento tipo lek puesto que cumple las características requeridas para ello según Bradbury (1981): 1) no hubo ningún tipo de cuidados parentales por parte de los machos (las hembras se marchaban del lugar de concentración inmediatamente después de las cópulas); 2) la arena de concentración de los machos era una parcela de sólo 10 m<sup>2</sup> que las hembras visitaban y en la cual se produjeron los apareamientos; 3) aunque *O. picipes* es una especie antófila, que se alimenta de polen en gramíneas y otras plantas, los individuos en esa parcela no utilizaron las plantas para alimentarse, haciendo uso de la parcela solo para copular (siendo por tanto el único recurso los propios machos con los que copulaban); y 4) las hembras eligieron a los machos del ápice de la espiga para copular (la elección de la hembra explicaría que estos machos del ápice copularan al primer intento, invirtieran menos tiempo en el cortejo y que copularan con más de una hembra) rechazando activamente a otros machos que normalmente no estaban en el ápice.

Además, en *O. picipes* también se cumplieron los requisitos exigidos por Höglund y Alatalo (1995) para poder concluir que se trata de un lek: los machos, aparte de no proporcionar cuidados parentales, no monopolizaban ningún tipo de recursos para conseguir el apareamiento con una hembra, la fertilización de las hembras era interna, las hembras localizaban la agregación de machos gracias a su elevada capacidad de desplazamiento en vuelo, y sobre todo, las hembras mostraban un comportamiento discriminatorio en el cual seleccionaban a los machos con los que copular, siempre machos en grupo, aunque tenían la posibilidad de copular con machos solitarios, y, además, machos situados en el ápice de las espigas, los cuales probablemente son los de mejor calidad genética puesto que son los que consiguen llegar primero a esa posición. Esto apoyaría otra de las asunciones básicas del sistema de apareamiento tipo lek: las hembras están seleccionando machos con buenos genes (Soler, 2009). Esta asunción está basada en el beneficio que obtendría la hembra de *O. picipes* al dejar una descendencia que comparte genes con los mejores machos de la especie, lo que aumentaría la eficacia biológica (*fitness*) de sus descendientes. Pero se ha discutido mucho sobre este posible beneficio, ya que una continua selección de los machos portadores de los mejores genes llevaría a que se fijen los alelos que aumentan el éxito



reproductor haciendo desaparecer aquellos que lo disminuyen, conduciendo a una pérdida paulatina de la variabilidad genética para esos caracteres en los machos (lo que se ha llamado “paradoja del lek”, véase glosario en la revisión de Tomkins *et al.*, 2004; Soler, 2009). Sin embargo, se han recopilado numerosas evidencias de que el medio ambiente interacciona con el genotipo de los rasgos seleccionados por la hembra, produciendo mutaciones y asegurando la variabilidad genética de los machos (revisión de Tomkins *et al.*, 2004). La existencia de una alta variabilidad genética en los machos como consecuencia de la interacción genotipo-medio ambiente se ha demostrado experimentalmente en un escarabajo coprófago, *Onthophagus taurus* (Kotiaho *et al.*, 2001), lo que podría resolver la paradoja del lek. Por otro lado, el comportamiento selector de la hembra ha sido sugerido, a su vez, como el promotor del comportamiento de exhibición en grupos de los machos (Houle & Kondrashov, 2002), ya que es más fácil para la hembra comparar entre machos agrupados.

En conclusión, nuestro trabajo muestra la existencia de un sistema de apareamiento por leks en *Omophlus picipes*. Estos resultados sugieren que este comportamiento podría aparecer en otras especies del grupo y en otros escarabajos anfífilos en los que se observan fuertes agregaciones de individuos. Además, las ventajas selectivas de este sistema de apareamiento (mediante el cual las hembras seleccionarían a los machos portadores de buenos genes) y si la variabilidad genética de los rasgos masculinos seleccionados por las hembras sigue siendo alta, evitando la paradoja del lek, son cuestiones que requerirían atención en futuros estudios.

## AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se desarrolló durante el curso académico 97/98 en la Universidad de Granada, dentro de las prácticas de la asignatura de Etología que era impartida por el profesor Manuel Soler. Agradecemos atentamente a los compañeros de la asignatura de Etología la ayuda prestada en campo, y a Manuel Soler por la dirección del trabajo y por el alojamiento en Guadix. Patricia Martínez ha revisado el inglés del resumen y de las tablas. Francisco Sánchez Piñero (Departamento de Biología Animal, Universidad de Granada) identificó la especie de coleóptero objeto del estudio. Manuel Soler nos permitió utilizar las herramientas del Departamento de Biología Animal necesarias para llevar a cabo este trabajo. Manuel Soler, Francisco Sánchez Piñero y un revisor anónimo aportaron sugerencias que contribuyeron a mejorar el manuscrito.

## BIBLIOGRAFÍA

- ALCOCK, J. 1981. Lek territoriality in the tarantula hawk wasp *Hemipepsis ustulata* (Hymenoptera: Pompilidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 8: 309-317.
- ARNAUD, L. & HAUBRUGE, E. 1999. Mating behaviour and male mate choice in *Tribolium castaneum* (Coleoptera, Tenebrionidae). *Behaviour*, 136(1): 67-77.
- ARNAUD, L., BROSTAU, Y., LALLEMAND, S. & HAUBRUGE, E. 2005. Reproductive strategies of *Tribolium* flour beetles. *Journal of Insect Science*, 5: 1-12.
- BOUCHARD, P., LAWRENCE, J.F., DAVIES, A. & NEWTON, A.F. 2005. Synoptic classification of the world Tenebrionidae (Insecta: Coleoptera) with a review of family-group names. *Annales Zoologici*, 55: 499-530.
- BRADBURY, J.W. 1977. Lek mating behaviour in the hammer-headed bat. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 45: 225-255.
- 1981. The evolution of leks. Ed: ALEXANDER, R. D. & TINKLE, D. W. (Editores). *Nature selection and social behaviour*: 138-169. Chiron Press. New York.
- CARRANZA, J. 1997. *Etología. Introducción a la ciencia del comportamiento*. Universidad de Extremadura, Cáceres. 590 pp.
- CHIAPPA, E., RUZ, L. & GARCÍA, V. 2005. Biología de machos de *Protandrena evansi* Ruz y Chiappa (Hymenoptera: Andrenidae) (Farellones, Región Metropolitana, Chile). *Acta Entomológica Chilena*, 29: 15-22.
- CICERO, J.M. 1983. Lek assembly and flash synchrony in the Arizona firefly *Photinus knulli* Green (Coleoptera: Lampyridae). *The Coleopterists Bulletin*, 37: 318-342.
- CLAYTON, D.A. 1991. Assortative mating in the dune beetle *Erodium sauditus* (Tenebrionidae: Erodiini) in Kuwait. *Journal of Arid Environments*, 21: 81-89.
- DREES, M. 1996. Zur ökologischen Einnischung dreier in Baumhöhlen lebender Alleculinen Arten (Coleoptera: Alleculidae). *Entomologische Zeitschrift*, 106: 181-188.
- EMLEN, S.T. 1976. Lek organization and mating strategies in the bullfrog. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1: 283-313.
- ENDERS, M.M., SCHÜLE, H. & HENSCHEL, J.R. 1998. Sexual dimorphism, fighting success and mating tactics of male *Onymacris plana* Péringuey (Coleoptera: Tenebrionidae) in the Namib desert. *Ethology*, 104: 1003-1019.
- GEISELHARDT, S., OCKENFELS, P. & PESCHKE, K. 2008a. 1 Tridecene: male-produced sex pheromone of the tenebrionid beetle *Parastizopus transgaripepinus*. *Naturwissenschaften*, 95: 247-251.
- , JACOBSCHY, D., OCKENFELS, P. & PESCHKE, K. 2008b. A sex pheromone in the desert tenebrionid beetle *Parastizopus armaticeps*. *Journal of Chemical Ecology*, 34: 1065-1071.
- GIBSON, R.M. & BRADBURY, J.W. 1985. Sexual selection in lekking sage grouse: phenotypic correlates of male mating success. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 18: 117-123.
- GOSLING, L.M. & PETRIE, M. 1990. Lekking in topi: A consequence of satellite behaviour by small males at hotspots. *Animal Behaviour*, 40: 272-287.
- HEINDL, M. & WINKLER, H. 2003. Vertical lek placement of forest-dwelling manakin species (Aves, Pipridae) is associated with vertical gradients of ambient light. *Biological Journal of the Linnean Society*, 80: 647-658.
- HIDALGO, S.J. & CARRANZA, J. 1990. *Ecología y comportamiento de la Avutarda (Otis tarda)*. Universidad de Extremadura, Cáceres, 254 pp.
- HÖGLUND, J. & ALATALO, R.V. 1995. *Leks. Monographs in Behaviour and Ecology*. Princeton University Press. Princeton, 248 pp.
- HOULE, D. & KONDRASHOV, A.S. 2002. Coevolution of costly mate choice and condition-dependent display of good genes. *Proceedings of the Royal Society B*, 269: 97-104.
- Zool. baetica*, 20: 73-83, 2009

- KASPI, R. & YUVAL, B. 1999. Lek site selection by male Mediterranean fruit flies. *Journal of Insect Behavior*, 12: 267-276.
- KOTIAHO, J.S., SIMMONS, L.W. & TOMKINS, J.L. 2001. Towards a resolution of the lek paradox. *Nature*, 410: 684-686.
- LÖBL, I. & SMETANA, A. 2008. *Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 5. Tenebrionoidea*. Apollo Books. Stenstrup, 670 pp.
- MERTON, D.V., MORRIS, R.B. & ATKINSON, I.A. 1984. Lek behaviour in a parrot: the kakapo *Strigops habroptilus* of New Zealand. *Ibis*, 126: 277-283.
- NOVÁK, V. 2008. Order Coleoptera, family Tenebrionidae. *Arthropod fauna of the United Arabs Emirates*, 1: 257-263.
- RANTALA, M.J., KORTET, R., KOTIAHO, J.S., VAINIKKA, A. & SUHONEN, J. 2003. Condition dependence of pheromones and immune function in the grain beetle *Tenebrio molitor*. *Functional Ecology*, 17: 534-540.
- RASMUSSEN, J.L., SEELY, M.K. & PIETRUSZKA, R.D. 1991. The reproductive behaviour of six species of Namib Desert tenebrionid beetles (Coleoptera : Tenebrionidae). *Journal of Insect Behaviour*, 4: 567-582.
- RINTAMAKI, P.T., ALATALO, R.V., HÖGLUND, J. & LUNDBERG, A. 1995. Male territoriality and female choice on black grouse leks. *Animal Behaviour*, 49: 759-767.
- RYAN, M.J. 1983. Sexual selection and communication in a Neotropical frog, *Physalaemus pustulosus*. *Evolution*, 37: 261-272.
- SOLER, M. 2009. *Adaptación del comportamiento. Comprendiendo al animal humano*. Síntesis. Madrid, 477 pp.
- THORNHILL, R. & ALCOCK, J. 1983. *The evolution of insect mating systems*. Harvard University Press. Cambridge, 547 pp.
- TOMKINS, J.L., RADWAN, J., KOTIAHO, J.S. & TREGENZA, T. 2004. Genic capture and resolving the lek paradox. *Trends in Ecology and Evolution*, 19: 323-328.
- WELLS, K.D. 2007. *The ecology and behavior of amphibians*. University of Chicago Press. Chicago, 1148 pp.
- WESTCOTT, D.A. & SMITH, J.N.M. 1994. Behavior and social organization during the breeding season in *Mionectes oleagineus*, a lekking flycatcher. *Condor*, 96: 672-683.

