### ARTÍCULO DE INVESTIGACIÓN ORIGINAL

# ESTUDIO COMPARATIVO DEL APARATO ESTRIDULATORIO EN CUATRO ESPECIES DEL GÉNERO Conocephalus Thunberg (ORTHOPTERA: TETTIGONIIDAE)

Lizeth B. Cedillo-Salinas Ludivina Barrientos-Lozano ⊠ Aurora Y. Rocha-Sánchez Pedro Almaguer-Sierra

Tecnológico Nacional de México-Instituto Tecnológico de Ciudad Victoria. ludivinab@yahoo.com auro\_3110@hotmail.com

☑ ludivinab@yahoo.com

Boulevard Emilio Portes Gil No. 1301. Ciudad Victoria, Tamaulipas, 87010, México.

Folia Entomológica Mexicana (nueva serie), 2022, 8: e0081003.

Recibido: 26 de julio 2021

Aceptado: 17 de noviembre 2021 Publicado en línea: 02 de agosto 2022



Artículo de Investigación Original

# ESTUDIO COMPARATIVO DEL APARATO ESTRIDULATORIO EN CUATRO ESPECIES DEL GÉNERO *Conocephalus* Thunberg (ORTHOPTERA: TETTIGONIIDAE)

Comparative study of the stridulatory system in four species of the genus *Conocephalus* Thunberg (Orthoptera: Tettigoniidae)

Lizeth B. Cedillo-Salinas<sup>1</sup>, Ludivina Barrientos-Lozano<sup>1</sup>\*, Aurora Y. Rocha-Sánchez<sup>1</sup> py Pedro Almaguer-Sierra<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Tecnológico Nacional de México-Instituto Tecnológico de Ciudad Victoria. Boulevard Emilio Portes Gil No. 1301. Ciudad Victoria, Tamaulipas, 87010, México.

Recibido: 26/VII/2021 Aceptado: 17/XI/2021 Publicado en línea: 2/VIII/2022

Editor Asociado: Félix Ortigosa Martínez

RESUMEN. En Orthoptera (Ensifera), la evolución y la producción de señales acústicas son influenciadas por los caracteres morfológicos que intervienen en la producción de dichas señales. Entre los miembros de la familia Tettigoniidae, existe una diversidad considerable de señales acústicas. Las estructuras involucradas en la estridulación se encuentran en la región anal de las tegmina; la posición, funcionamiento y variación de dichas estructuras difieren a nivel específico y supraespecífico. El presente trabajo tuvo como objetivo analizar la variación morfológica de las estructuras del aparato estridulatorio en machos de *Conocephalus (Anisoptera) cinereus* Thunberg, *C. (A.) ictus* (Scudder), *C. (A.) magdalenae* Naskrecki y *C. (A.) strictus* (Scudder). Como resultado se muestra la variación interespecífica del tegmen izquierdo y derecho entre los cuatro taxa en estudio. Además, se reporta por primera vez el peine estridulador del tegmen derecho para cada una de las cuatro especies. La morfología y variación que presenta el aparato estridulatorio y sus componentes son caracteres esenciales en la delimitación de los taxa. Las diferencias entre los caracteres que conforman el aparato estridulatorio, p. ej., la longitud del peine estridulador, el número, tamaño y distribución de dientes en el mismo, el tamaño del espejo y el arpa, y el tamaño del plectro definen los diferentes patrones de la señal acústica, el rango de frecuencia y la frecuencia pico (fi).

Palabras clave: Conocephalinae, aparato estridulador, variación interespecífica.

**ABSTRACT.** In Orthoptera (Ensifera), morphological characters that intervene in the production of acoustic signals influence the evolution and emission of these signals. Among members of the family Tettigoniidae, there is a wide diversity of acoustic signals. The structures involved in stridulating are found in the anal region of the tegmina; the position, function, and variation of these structures differ at specific and supraspecific levels. The present work aimed to analyze the morphological variation of the stridulatory apparatus' structures in males of *Conocephalus (Anisoptera) cinereus* Thunberg, *C. (A.) ictus* (Scudder), *C. (A.) magdalenae* Naskrecki, and *C. (A.) strictus* (Scudder). As a result, the interspecific variation of the left and right tegmen between the four taxa under study is shown. In addition, the stridulatory file of the right tegmen is reported for the first time for each one of the four species. The morphology and variation of the stridulatory apparatus and its components are essential characters in the delimitation of taxa. The differences between the characters that make up the stridulatory apparatus, for instance, the length of the stridulatory file, the number, size, and distribution of teeth,



<sup>\*</sup>Autor de correspondencia: *ludivinab@yahoo.com* 

on it, the size of the mirror and harp, and the size of the plectrum define the different patterns of the acoustic signal, the frequency range and the peak frequency (fi).

**Keywords:** Conocephalinae, estridulitrum, interspecific variation.

#### Introducción

En las diversas especies de la familia Tettigoniidae, existe considerable una diversidad de señales acústicas frecuencias que oscilan de audio bajo - 600 Hz - a ultrasónico extremo aproximadamente -150 kHz - (Sarria-S et al., 2014; Junjian et al., 2019; Jonsson et al., 2021). Los miembros de esta familia producen señales acústicas mediante estridulación tegminal (Heller y Hemp, 2014; Baker et al., 2019; Jonsson et al., 2021). El mecanismo de estridulación se basa en estructuras anatómicas ubicadas en la parte basal de las tegmina, denominadas en conjunto aparato estridulatorio (Montealegre-Z. et al., 2014; Jonsson et al., 2021). Cuando las tegmina se superponen en un movimiento lateral de apertura-cierre, la cara ventral del tegmen izquierdo que lleva una hilera de dientes (peine estridulador) frota el borde anal engrosado (plectro) del tegmen derecho. Las vibraciones generadas son amplificadas por un resonador (espejo) ubicado muy cerca del peine y el plectro (Xiao et al., 2013; Chivers et al., 2017a; Baker et al., 2019; Jonsson et al., 2021).

Todas las estructuras involucradas en la estridulación se encuentran en la región anal de las tegmina. La fila de dientes (peine estridulador) está representada por la vena cubital posterior (CuP), el raspador o plectro es una porción engrosada en la base de la vena CuP y el área de vibración (espejo y arpa) está delimitada por las venas anales (A1, A1+2) y las cubitales (CuA's, CuP's) (Béthoux, 2012; Romero-Zúñiga et al., 2018).

Montealegre-Z. (2009) sugiere que durante la evolución de la comunicación acústica en los Tettigoniidae, el espejo, la longitud del peine estridulador y el número de dientes fueron las

estructuras anatómicas influenciadas a través de la selección de frecuencias. La selección podría actuar sobre el canto del macho, debido a la preferencia de las hembras por cantos con ciertas características, y esto conduciría a una selección direccional en la morfología de los órganos estriduladores. Por ejemplo, reducción del tamaño del espejo (en el caso de altas frecuencias), peine estridulador más alargado para acomodar más dientes y diseños anatómicos especiales de dientes y plectro para mejorar los golpes de los dientes (Heller y Hemp, 2014; Chivers et al., 2017b).

El comportamiento acústico puede influir en la evolución de la morfología, ya que la selección de un comportamiento aplicará la selección indirecta a las características morfológicas utilizadas en su producción (West-Eberhard, 2003). Estas señales acústicas trasmiten información sobre la identidad de la especie y la condición del macho que las hembras pueden utilizar para evaluar parejas potenciales a distancia; por ejemplo, en la familia Tettigoniidae el patrón de doble impulso es parte crítica del mecanismo de aislamiento entre especies (Deily y Schul, 2004; Morris, 1999; Bushy y Schul, 2010). En la subfamilia Conocephalinae, las hembras responden cuando la frecuencia de la señal acústica está próxima la frecuencia а intraespecífica de reconocimiento, respondiendo mejor a un patrón de pulso doble (Pitchers et al., 2014).

Sin embargo, a pesar de que el mecanismo de producción del sonido es generalizado en el suborden Ensifera, la posición, funcionamiento y variación de los componentes morfológicos entre el tegmen izquierdo y el derecho difieren entre familias y géneros (Gu et al., 2012; Chamorro-Rengifo et al., 2014; Jonsson et al., 2021).



Este trabajo tuvo como objetivo analizar y documentar la variación morfológica del aparato estridulatorio, en el tegmen izquierdo y en el tegmen derecho, en cuatro especies del género *Conocephalus*.

#### **M**ATERIALES Y MÉTODO

Se estudiaron ejemplares macho de las siguientes especies del género Conocephalus: C. (Anisoptera) cinereus Thunberg; C. (A.) ictus (Scudder); C. (A.) magdalenae Naskrecki; C. (A.) strictus (Scudder) (Cuadro 1). El material examinado está depositado en la colección de ortópteros del Tecnológico Nacional de México-Instituto Tecnológico de Cd. Victoria (TecNM-ITCV), México. Los ejemplares se determinaron o confirmaron a especie con literatura especializada y recursos en línea (Naskrecki, 2000; Cigliano et al., 2021). Para el estudio de la morfología de las estructuras del aparato estridulatorio se retiraron el

tegmen izquierdo y el derecho en un par de ejemplares de cada especie. Para esto, las tegmina se suavizaron con amoniaco y se pinzas extrajeron con de disección, posteriormente cada tegmen se fijó con alfileres entomológicos para analizar los caracteres involucrados en la producción de acústicas. Fotografías señales estructuras se tomaron con un microscopio estereoscópico (MOTIC-SWZ-168®, Motic Instruments Inc., Canada), equipado con cámara digital de 10 mp (Motic Instruments Inc., Canada®): 20X tegmen izquierdo vista dorsal y ventral, tegmen derecho vista dorsal y ventral; 30X acercamiento del plectro. Posteriormente se tomaron las medidas (largo y ancho) del aparato estridulatorio, peine estridulador, plectro, espejo, arpa y la longitud de las tegmina, así como el número total de dientes en el peine estridulador.

Cuadro 1. Género Conocephalus, especies estudiadas y localidades de colecta. Noreste de México.

Taxa	Localidad de colecta	Fecha de colecta	Coordenadas		
C. (A.) cinereus	Carretera Ocampo-Cd. Mante, Tamaulipas	25/07/2002	22° 493.54" N 99° 034.17" O		
C. (A.) ictus	Atlapexco, Hidalgo	30/10/2010	20° 58.371" N		
C. (A.) magdalenae	Carretera Nuevo Morelos-El		98° 19.130" O 22° 31.680" N		
	Naranjo, Km 174, San Luis Potosí.	20/08/2010	99° 16.044" O		
C. (A.) strictus	Carretera 57, Saltillo-Monclova, Km 141, Coahuila	14/08/2009	26° 28.791" N 101° 21.230" O		

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

El aparato estridulatorio (Fig. 1) es similar a otros miembros de la familia Tettigoniidae, está compuesto por las siguientes estructuras principales: peine estridulador (Figs. 1, 2), plectro o raspador (Fig. 3), espejo y arpa (Fig. 4). El tegmen izquierdo se sobrepone al derecho y el peine estridulador o fila estriduladora se ubica en la porción ventral del tegmen izquierdo, representado por la vena

cubital posterior (CuP), como se indica para otros Tettigoniidae (Montealegre-Z. y Mason, 2005; Chamorro-Rengifo et al., 2014; Romero-Zúñiga et al., 2018).

El plectro o raspador se localiza en el área anal del tegmen derecho, representado por la porción basal de la CuP; el espejo y el arpa en el tegmen derecho funcionan como estructuras resonantes de la señal acústica (Béthoux 2012; Chamorro-Rengifo et al., 2014; Romero-Zúñiga et al., 2018).

.

La configuración de las tegmina, en cada una de las cuatro especies estudiadas, en forma general, sigue el patrón para el grupo (Conocephalinae), en posición de reposodorsalmente, el tegmen izquierdo cubre parcialmente la superficie del tegmen derecho (Fig. 1, a-d). Sin embargo, el aparato estridulatorio presenta forma y tamaño variable inter-específicamente (Fig. 1, a-d; Cuadro 2; n = 5).

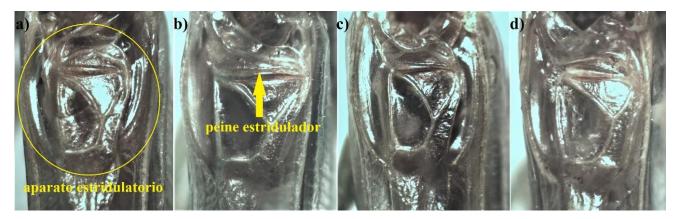


Figura 1. Posición de las tegmina en vista dorsal. Aparato estridulatorio y peine estridulador. a) *C*. (*A*.) *cinereus*; b) *C*. (*A*.) *ictus*; c) *C*. (*A*.) *magdalenae*; d) *C*. (*A*.) *strictus*.

Cuadro 2. Medidas (mm; n = 5) de caracteres morfológicos, tegmen izquierdo y derecho, en cuatro especies del género *Conocephalus*.

	Tegmen izquierdo				Tegmen derecho							
Taxa	LT	LAE	AAE	LPEI	ND	Р	LA	AA	LE	AE	LPED	ND
C. (A.) cinereus	9.5	1.7	1.5	1.2	40	0.6	1.7	0.4	1.4	0.8	0.8	28
C. (A.) ictus	7.5	2.2	1.9	1.8	59	0.6	1.9	0.4	1.5	1.2	1.0	40
C. (A.) magdalenae	17.8	2.6	1.9	1.6	46	0.5	2.2	0.5	1.8	1.1	1.0	29
C. (A.) strictus	10.4	2.2	1.8	1.4	37	0.7	1.7	0.4	1.4	1	0.9	25

LT = Longitud de las tegmina, LAE = Longitud del aparato estridulatorio, AAE = Ancho del aparato estridulatorio, LPEI = Longitud peine estridulador izquierdo, ND = Número de dientes, P = Plectro, LA = Longitud arpa, AA = Ancho arpa, LE = Longitud del espejo, AE = Ancho espejo, LPED = Longitud peine estridulador derecho.

En el tegmen izquierdo del macho, cara ventral, se localiza el peine estridulador (Fig. 2, a-d). Ésta es una estructura alargada, semicurva (curvada hacia la sección anal), provista de una hilera de dientes. El peine estridulador se muestra casi recto en *C*. (*A*.) cinereus y *C*. (*A*.) magdalenae, con una longitud de 1.2 y 1.6 mm, respectivamente (Fig. 2, a y c); mientras que en *C*. (*A*.) ictus y *C*. (*A*.) strictus, es sinuoso y con una longitud de 1.8 y 1.4 mm, respectivamente (Fig. 2, b y d) (Cuadro 2).

En cada una de las cuatro especies los dientes son lameliformes, más largos que anchos en ambos extremos del peine y más pequeños que los dientes en la porción media.

El número de dientes varía considerablemente entre las especies (Cuadro 2).

Conocephalus (A.) ictus posee el peine estridulador con mayor número de dientes (59); mientras que C. (A.) strictus el menor, 37 dientes (Cuadro 2).

Los ejemplares analizados (n = 5 por cada taxón) tienen un número de dientes similar a lo reportado por Naskrecki (2000) para *C*. (*A*.) ictus, *C*. (*A*.) *magdalenae* y *C*. (*A*.) *strictus*.

Está bien establecido que la forma y la longitud del peine estridulador, así como el número, tamaño y distribución de los dientes en el mismo varían a nivel específico (Montealegre-Z. y Mason, 2005; Montealegre-Z, 2009;

Chivers et al., 2017a, 2017b; Romero-Zúñiga et al., 2018). En el tegmen derecho, vista dorsal, se encuentra el plectro o raspador, el cual consiste en una porción esclerotizada que se localiza en el margen superior izquierdo del tegmen (Fig. 3). La forma y el tamaño del plectro son variables entre las especies en

estudio (Cuadro 2). Esta estructura está especializada para golpear los dientes del peine estridulador y producir la señal acústica. Los machos de *C*. (*A*.) *strictus* presentan un plectro más largo, 0.7 mm, mientras que los machos de *C*. (*A*.) *magdalenae* tiene un plectro de 0.5 mm.

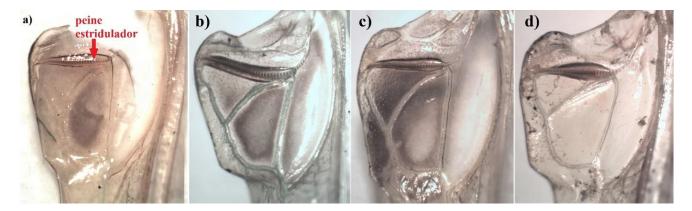


Figura 2. Tegmen izquierdo vista ventral, peine estridulador. a) C. (A.) cinereus; b) C. (A.) ictus; c) C. (A.) magdalenae; d) C. (A.) strictus.

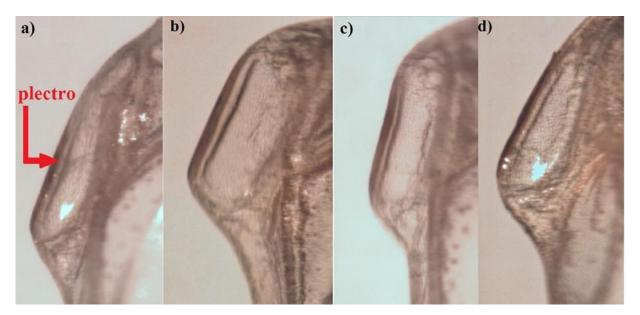


Figura 3. Tegmen derecho vista dorsal, acercamiento del plectro. a) *C.* (*A.*) *cinereus*; b) *C.* (*A.*) *ictus*; c) *C.* (*A.*) *magdalenae*; d) *C.* (*A.*) *strictus*.

El tegmen derecho tiene la mayoría de las estructuras especializadas para la radiación del sonido (espejo, arpa y áreas circundantes), éstas se encuentran en el campo dorsal, como se ha indicado para otras especies de Conocephalinae, por ejemplo, *Panacanthus* 

pallicornis (Montealegre-Z. y Mason, 2005). El espejo se ubica en la porción basal del tegmen derecho, formado por dos celdas principales (Fig. 4). La celda mayor es sub-oval y ocupa la mayor parte del espejo, la otra es una región subtriangular adyacente, porción superior; como

se indica para otros Conocephalinae (Montealegre-Z. y Mason, 2005). El arpa funciona como un regulador de resonancia. En

cada una de las cuatro especies estudiadas se observa una variación en tamaño y forma del espejo y el arpa (Fig. 4; Cuadro 2).

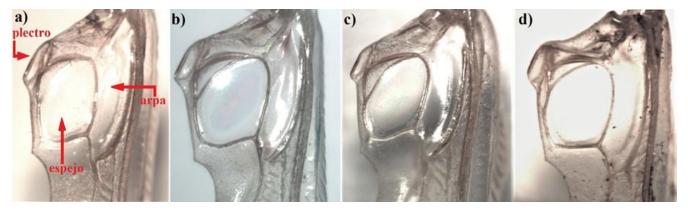


Figura 4. Tegmen derecho vista dorsal: plectro, espejo y arpa. a) C. (A.) cinereus; b) C. (A.) ictus; c) C. (A.) magdalenae; d) C. (A.) strictus.

En el tegmen derecho, vista ventral, se encuentra otro peine estridulador, al que nos referiremos como peine estridulador derecho, éste se ubica en el margen superior del espejo, vena cubital (CuP). Esta estructura se considera vestigial, es menos esclerotizada que el peine estridulador izquierdo y al parecer no es funcional. El análisis muestra que el peine estridulador derecho es más corto que el izquierdo, está compuesto por menor número de dientes y la densidad de los dientes es

menor (Fig. 5, Cuadro 2). El peine estridular derecho se reporta por primera vez para cada una de las cuatro especies del género *Conocephalus* en estudio. Sin embargo, la presencia de un peine estridulador en el tegmen derecho-porción ventral, es una condición frecuente en Ensifera (Chamorro-Rengifo et al., 2014), incluso en algunas especies este peine estridulador derecho es funcional, por ejemplo, en *Neduba* spp. (Tettigoniinae).

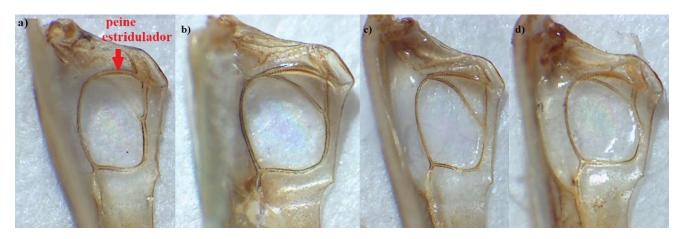


Figura 5. Tegmen derecho vista ventral, peine estridulador derecho. a) C. (A.) cinereus; b) C. (A.) ictus; c) C. (A.) magdalenae; d) C. (A.) strictus.

Este trabajo muestra que la morfología y la variación que presenta el aparato estridulatorio y sus componentes son caracteres que

ayuden en la delimitación de los taxa en el género *Conocephalus*. Las diferencias entre los caracteres que conforman el aparato estri-

dulatorio pueden responder a los diferentes patrones y frecuencia de las señales acústicas entre especies del género *Conocephalus*, aunado a otros aspectos como las condiciones ambientales en las que se desenvuelven. Además, la presencia de un peine estridulador en el tegmen derecho, representa probablemente un estado ancestral en los taxones de este grupo. Si bien el peine estridulador en el tegmen derecho es generalmente vestigial, este carácter es de utilidad y podría incluirse en estudios morfológicos y filogenéticos actuales, como lo sugieren Chamorro-Rengifo et al. (2014).

#### CONCLUSIONES

Se reporta e ilustra la variación morfológica estructuras involucradas en la producción de señales acústicas en cuatro especies del género Conocephalus. muestra que la morfología del aparato estridulatorio y sus componentes sonoros son de utilidad para la delimitación de los taxa, ya que están directamente involucradas en el proceso reproductivo. La variación de estos elementos en poblaciones aisladas puede aislamiento conductual indicar un consecuentemente reproductivo, contribuyendo así al proceso de especiación. Se reporta por primera vez el peine estridulador derecho en cuatro especies del género Conocephalus y se sugiere considerar este carácter en estudios morfológicos y filogenéticos del grupo.

#### AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo proporcionado a LBCS para realizar estudios de Doctorado (Beca No. 7172236); se agradece a LBL el apoyo recibido mediante el Proyecto CONACYT/CB/2013/0219979. Al Tecnológico Nacional de México-Instituto Tecnológico de Cd. Victoria (TecNM-ITCV), por el apoyo recibido para realizar el trabajo de campo.

#### LITERATURA CITADA

- Baker, A. A., Jonsson, T., Aldridge, S. y Montealegre-Z., F. (2019). Complex wing motion during stridulation in the katydid *Nastonotus foreli* (Orthoptera: Tettigoniidae: Pseudophyllinae). *Journal of Insect Physiology*, 114, 100–108. https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2019.03.005
- Béthoux, O. (2012). Grylloptera, a unique origin of the stridulatory file in katydids, crickets, and their kin (Archaeorthoptera). *Arthropod Systematics and Phylogeny*, 70, 43–68.
- Bushy, S. L. y Schul, J. (2010). Evolution of novel signal traits in the absence of female preferences in *Neoconocephalus* katydids (Orthoptera, Tettigoniidae). *PloS ONE*, 5, e12457. http://doi.org/10.1371/journal.pone.0012457
- Chamorro-Rengifo, J., Braun, H. y Lopes-Andrade, C. (2014). The secret stridulatory file under the right tegmen in katydids (Orthoptera, Ensifera, Tettigonioidea). *Zootaxa*, 3821, 590–596. http://doi.org/10.11646/zootaxa.3821.5.7
- Chivers, B. D., Jonsson, T., Soulsbury, C. D. y Montealegre-Z., F. (2017a). Structural biomechanics determine spectral purity of bush-cricket calls. *Biology letters*, 13, 20170573. https://doi.org/10.1098/rsbl.2017.0573
- Chivers, B. D., O. Béthoux, F. A., Sarria-S., T. Jonsson, A. C. Mason, F. Montealegre-Z. (2017b). Functional morphology of tegminabased stridulation in the relict species *Cyphoderris monstrosa* (Orthoptera: Ensifera: Prophalangopsidae). *Journal of Experimental Biology*, 220, 1112–1121. https://doi.org/10.124 2/jeb.153106
- Cigliano, M. M., Braun, H., Eades, D. C. y Otte, D. (1 de abril de 2021). Orthoptera Species File. Version 5.0/5.0. Recuperado el 1 de abril de 2021 de http://Orthoptera.SpeciesFile.org
- Deily, J. A. y Schul, J. (2004). Recognition of calls with exceptionally fast pulse rates: Female phonotaxis in the genus *Neoconocephalus* (Orthoptera: Tettigoniidae). *Journal of Experimental Biology*, 207, 3523–3529. https://doi.org/10.1242/jeb.01179
- Gu, J. J., Montealegre-Z., F., Robert, D., Engel, M. S., Qiao, G.-X. y Ren, D. (2012). Wing stridulation in a Jurassic katydid (Insecta, Orthoptera) produced low-pitched musical calls

- to attract females. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109, 3868–3873. https://doi.org/10.1073/pnas.1118372109
- Heller, K. G. y Hemp, C. (2014). Fiddler on the treea bush-cricket species with unusual stridulatory organs and song. *PLoS ONE*, 9, e92366. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0092366
- Jonsson, T., Montealegre-Z., F., Soulsbury, C. D. y Robert, D. 2021. Tenors not sopranos: biomechanical constraints on calling song frequencies in the Mediterranean field-cricket. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9, 647786. https://doi.org/10.3389/fevo.2021.647786
- Junjian, L., Qi, C., Wen, M., Wang, J., Wang, Y. y Ren, B. (2019). Phylogeny and acoustic signal evolution of a pure tone song katydid *Pseudophyllus titan* (Orthoptera: Tettigoniidae) based on the complete mitogenome. *Mitochondrial DNA Part A*, 30, 385–396. https://doi.org/10.1080/24701394.2018.15022
- Montealegre-Z., F. (2009). Scale effects and constraints for sound production in katydids (Orthoptera: Tettigoniidae): correlated evolution between morphology and signal parameters. *Journal of evolutionary biology*, 22, 355–366. https://doi.org/10.1111/j.14209101.2008.0165 2.x
- Montealegre-Z., F. y Mason, A. C. (2005). The mechanics of sound production in *Panacanthus pallicornis* (Orthoptera: Tettigoniidae: Conocephalinae): the stridulatory motor patterns. *Journal of Experimental Biology*, 208, 1219–1237. https://doi.org/10.1242/jeb.01526
- Montealegre-Z., F., Sarria, F. A, Pimienta, M. C: y Mason, A. C. (2014). Lack of correlation between vertical distribution and carrier frequency, and preference for open spaces in arboreal katydids that use extreme ultrasound, in Gorgona, Colombia (Orthoptera: Tettigoniidae). Revista de Biología

- *Tropical/International. Journal of Tropical Biology*, 62, 289-296. https://doi.org/10.15517/rbt.v62i0.16342
- Morris, G. K. 1999. *Song in arthropods*. En K. G. Davey (Ed.), Encyclopedia of reproduction (pp-508–517). Academic Press.
- Naskrecki, P. (2000). *Katydids of Costa Rica. Volume 1.* Systematics and bioacoustics of the coneheaded katydids (Orthoptera: Tettigoniidae: Conocephalinae sensu latu). Orthopterists' Society. 164 p.
- Pitchers, W. R., Klingenberg, C. P., Tregenza, T., Hunt, J. y Dworkin, I. (2014). The potential influence of morphology on the evolutionary divergence of an acoustic signal. *Journal of Evolutionary Biology*, 27, 2163–2176. https://doi.org/10.1111/jeb.12471
- Romero-Zúñiga, R. I., Chamorro-Rengifo, J., y Lopes-Andrade, C. (2018). Morfometría comparada de las tegminas de saltamontes (Orthoptera: Tettigoniidae). *Boletín Científico Museo de Historia Natural Universidad de Caldas*, 22, 151–162. https://doi.org/10.17151/bccm.2018.22.1.13
- Sarria-S, F. A., Morris, G. K., Windmill, J. F., Jackson, J. y Montealegre-Z., F. (2014). Shrinking wings for ultrasonic pitch production: hyperintense ultra-short-wavelength calls in a new genus of Neotropical katydids (Orthoptera: Tettigoniidae). *PLoS ONE*, 9, e98708. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0098708
- West-Eberhard, M. J. (2003). *Developmental* plasticity and evolution. Oxford University Press.816 p.
- Xiao, H., Chiu, Ch.-W., Zhou, Y., He, X., Epstein, B. y Liang, H. (2013). The mechanical forces in katydid sound production. *Journal of Applied Physics*, 114, 164908. https://doi.org/10.1063/1.4827178