

Uta stansburiana: una ventana a la evolución de las estrategias reproductivas

Uta stansburiana: a window to evolution of reproductive strategies

Nayeli Vera-Ramírez*, Alejandro Martínez-Martínez*, Guillermo Bojórquez Rangel*

RESUMEN

En su frase célebre, Dobzhansky propuso que "nada tiene sentido en biología si no es a la luz de la evolución". En extensión para las Neurociencias, nada tiene sentido si no se mira a través de la conducta. La lagartija de costado manchado *Uta stansburiana* es una especie modelo ampliamente utilizada para estudiar diversos aspectos reproductivos que han contribuido a comprender el comportamiento de otros reptiles y vertebrados, debido a que este saurio despliega estrategias de apareamiento determinadas genéticamente y que están moduladas a través de estructuras nerviosas y ejes endocrinos conservados. Ello permite establecer conexiones entre diversos grupos filogenéticos. Esta revisión sintetiza los hallazgos de algunos comportamientos en esta lagartija que derivan en estrategias reproductivas que han contribuido al entendimiento de la evolución de los rasgos morfológicos y conductuales en la selección sexual, y que pueden ayudar a comprender las conductas reproductivas observadas en otros grupos de vertebrados.

ABSTRACT

In his famous phrase, Dobzhansky said "nothing in biology makes sense except in the light of evolution". By extension, in Neurosciences it could be interpreted as "nothing in neurosciences makes sense except in the light of behavior". The side blotched lizard *Uta stansburiana* has been widely used as a model organism to understand variation in reproductive strategies, which has greatly contributed to enrich the debate on the genetic basis of behavior and its consequences on the evolution of populations. Moreover, researching of *Uta stansburiana* has yielded interesting results about the modulation of behavior through conserved neuroendocrine pathways through the species; these data allow to establish the neuroendocrine substrate of conserved behavioral among several groups. This review synthesizes some behaviors that have contributed to the understanding of the evolution of morphological and behavioral traits sexual selection and can help to understand reproductive behavior observed in other vertebrate groups.

INTRODUCCIÓN

El interés por el comportamiento animal surgió por las llamativas manifestaciones que se pueden observar en la naturaleza, así como por las ventajas de aprender y comprender la conducta de los animales domésticos.

El estudio científico del comportamiento animal (Etología), en su ambiente natural o en cautiverio, se remonta a las observaciones realizadas por Aristóteles hace más de 2 000 años. Posteriormente, éste recibió especial atención por Darwin, quien asumió que la supervivencia y reproducción de los individuos se basan en adaptaciones que integran aspectos morfológicos, fisiológicos y conductuales [1, 2].

El estudio sistemático del comportamiento animal inició con la descripción minuciosa de catálogos de comportamientos exhibidos por los organismos (etograma). Tinbergen, uno de los padres de la Etología, propuso que

Recibido: 30 de mayo de 2012
Aceptado: 23 de noviembre de 2012

Palabras clave:

Uta stansburiana; monogamia; poligamia; morfos OBY; lagartija.

Keywords:

Uta stansburiana; monogamy; polygamy; morphs OBY; lizard.

*Departamento de Ciencias Químico-Biológicas. Instituto de Ciencias Biomédicas. Universidad Autónoma de Ciudad Juárez. Anillo envolvente del Pronaf y Estocolmo s/n, C. P. 32300, Ciudad Juárez, Chihuahua, México. Teléfono y fax: (656) 6881886. Correos electrónicos: nayeli.vera@uacj.mx, alejandro.martinez@uacj.mx, gbojorqu@uacj.mx

ésta debía responder a cuatro premisas básicas: 1) los mecanismos responsables de la conducta, 2) el desarrollo ontogénico, 3) la historia evolutiva y 4) la función adaptativa [1, 2].

Recientemente, las investigaciones en Etología han sido aplicadas a las poblaciones silvestres contribuyendo a mejorar los programas de manejo y conservación de especies amenazadas o en peligro de extinción, esto a través de la integración del estudio de las bases neuroendocrinas del comportamiento reproductivo y su relación con el ambiente [2].

Se postula que algunos comportamientos considerados exclusivos de los mamíferos están presentes desde los reptiles, por ello este grupo es ideal como modelo para el estudio de la evolución de los mecanismos que gobiernan el comportamiento de algunos vertebrados [3-6]. Los reptiles poseen una corteza cerebral con desarrollo incipiente pero poseen las mismas subdivisiones que los cerebros de otros vertebrados amniotas [7], siendo éstos los circuitos que median el comportamiento, la receptividad y los patrones de diferenciación sexual también primitivos y que probablemente son una de las causas de su éxito reproductivo [8]. Asimismo, su posición entre peces y aves permite comparar e identificar conductas ancestrales comunes [9, 10]. A pesar de lo anterior, los estudios etológicos en reptiles son escasos en comparación con los realizados en aves, peces y mamíferos [10].

El objetivo de este trabajo es ofrecer una breve revisión de los estudios realizados sobre el comportamiento reproductivo de la lagartija de costado manchado *Uta stansburiana*. Esta especie ha sido propuesta por diversos investigadores como un organismo modelo, útil para entender aspectos relacionados con la defensa del territorio, los mecanismos neuronales y endocrinos de los sistemas de apareamiento, el comportamiento antidepredador, así como la respuesta ante cambios ambientales en los vertebrados [11-15].

Generalidades de *Uta stansburiana*

La lagartija de costado manchado pertenece a la familia Phrynosomatidae, exclusiva del Nuevo Mundo, y se encuentra ampliamente distribuida en las zonas áridas del noroeste de México y suroeste de los Estados Unidos. La variabilidad genética de este saurio le ha permitido la colonización de gran variedad de ambientes dentro de esta región [12, 16-18]. *Uta stansburiana* es un organismo robusto, de cabeza triangular y alcanza hasta 69 mm de longitud hocico-cloaca [19]. Este saurio posee características morfológicas de interés taxonómico, destacándose la presencia de una mancha

negra a cada lado del cuerpo detrás de la región axilar, así como la presencia de un pliegue gular [16, 18, 20].

Esta especie presenta un polimorfismo sexual pronunciado, es decir, la presencia de dos o más morfos determinados genéticamente, tanto en tamaño como en los patrones de coloración los cuales son muy variables y dependen del sustrato predominante donde se encuentra la población, el sexo, la edad y la época de apareamiento [15, 21].

Los rasgos morfológicos más destacados de *Uta stansburiana* están dados por los patrones de coloración dorsal, así como por el color de la garganta, factores que están asociados a las estrategias de apareamiento (las cuales se describirán más adelante). En los jóvenes de ambos sexos, el patrón de coloración se caracteriza por una raya blanca dorsolateral en los costados del cuerpo [15, 21]. Estas rayas pueden ser intersectadas por una serie de pequeñas líneas negras o por marcas longitudinales en forma de V, que seccionan las rayas. Los bordes de las marcas en V son blancos; estos patrones de coloración tienden a oscurecer con la edad, haciendo difícil distinguir entre jóvenes y adultos. Las hembras adultas presentan una coloración gris-café, con pequeños puntos de color blanco y retienen los patrones de las líneas dorsolaterales presentes en los juveniles.

Los machos adultos pierden las marcas en forma de V y los patrones dorsales se transforman en moteados de puntos negros y blancos, presentando líneas claras en la región dorsolateral desde la nuca hasta la base de la cola. Estos saurios generalmente presentan manchas color turquesa en la región central y amarillentas en los costados; la cola exhibe tonos verdosos y la región gular es oscura con manchas anaranjadas o amarillas en su región lateral. Cuando están en época de reproducción, hembras y machos presentan una pigmentación anaranjada en los costados de la cabeza, el cuello, la región gular y dorsal del cuerpo [11, 15, 18, 22].

La presencia de diversos polimorfismos dorsales en poblaciones de *Uta stansburiana*, pueden estar asociados al tipo de sustratos del hábitat en el que se encuentran, por lo que estos polimorfismos están considerados como una estrategia antidepredador, expresando un alto valor adaptativo y un papel importante en la selección que hace la hembra por el macho [23, 24].

Coloración de la garganta

Uta stansburiana exhibe diferentes coloraciones en la garganta. Estudios diversos de mapeo genético,

cruzamientos y análisis de pedigrí sugieren que estos morfos están determinados por un único gen con tres alelos que es denominado *Orange, Blue, Yellow* u OBY (“anaranjado, azul, amarillo”). Este sistema tiene efectos codominantes en la expresión del color de la garganta (tabla 1), donde *o* muestra cierto grado de dominancia sobre *y*, y ambos sobre *b*, estando relacionados con las estrategias reproductivas que presentan machos y hembras de *Uta stansburiana*. Así, los genotipos homocigotos poseen colores sólidos y los heterocigotos poseen fenotipos intermedios, aunque estos últimos no se observan en las hembras (como se describe mas adelante) [25-28].

Tabla 1.
Patrón de coloración de la garganta en *Uta stansburiana*, determinado por el sistema OBY.

Sistema OBY	
Genotipo	Fenotipo de la garganta
<i>oo</i>	Anaranjado.
<i>oy</i>	Presenta una coloración amarilla con los puntos azules claros y anaranjados en el margen de la garganta.
<i>ob</i>	Posee puntos azules y anaranjados con márgenes de color ligeramente anaranjado.
<i>yy</i>	Amarillo.
<i>by</i>	Posee puntos amarillos alternados con puntos azules menos intensos que el homocigotos <i>bb</i> .
<i>bb</i>	Azul.

Para más detalles, ver [23, 27, 29].

La expresión del color de la garganta está determinada genéticamente en hembras y machos y puede estar mediada por el sistema endocrino, ya que la coloración anaranjada ha podido ser inducida en las hembras por inyecciones con progesterona y en machos por testosterona. Por tanto, la relación entre la coloración y el comportamiento puede estar dado por otro alelo de un gen regulador hormonal [27].

Estrategias reproductivas de *Uta stansburiana*

Especies como *Uta stansburiana*, con amplia distribución geográfica, están sujetas a diversos factores bióticos y abióticos (incluyendo la presencia de depredadores, alimento, temperatura y humedad, entre otras) que pueden afectar su supervivencia, fecundidad, tasas de incremento corporal y ciclos de actividad diaria y estacional [15, 21, 24, 30].

En respuesta a estos factores, la especie ha desarrollado una serie de estrategias reproductivas que incluyen cambios hormonales y morfológicos que determinan comportamientos sociales y reproductivos que ha interesado a los investigadores por el reto de

describir los mecanismos o factores que son determinantes en la selección que hace la hembra del macho. De esta manera, pueden explicar cuáles son los cambios que incrementan el éxito adaptativo de los morfos y que han resultado en el éxito evolutivo de la poblaciones [31].

¿Qué hace atractivo a los machos de *Uta stansburiana* a los sentidos de la hembra?

En varias especies de reptiles, una variedad de características morfológicas, fisiológicas y conductuales influyen en la habilidad de los machos para atraer al sexo opuesto [32]. En las hembras de *Uta stansburiana*, la calidad del territorio es indispensable para las actividades de termorregulación, alimentación, refugio contra los depredadores, así como para la puesta de los huevos y la supervivencia de la descendencia.

Waldschmidt y Tracy [33] y Hews [34] sugieren que en *Uta stansburiana* la selección del macho por un determinado territorio está en relación con la temperatura del ambiente así como la distribución de los recursos, y que ello conlleva a un mayor éxito reproductivo. Sin embargo, los machos no se limitan a un solo tipo de microhábitat debido a que la distribución del alimento y el de las hembras no es homogéneo, por lo que tienden a aumentar o disminuir su territorio en función de las condiciones ambientales, la disponibilidad de alimento, su condición física y actividad reproductiva [35].

Una vez que los machos seleccionan el territorio, éste es defendido ante la invasión de otros machos. Esta defensa produce una serie de despliegues corporales llevados a cabo por quienes disputan el territorio, lo cual sugiere que les provee de información que les permite valorar los costos y beneficios que entraña la competencia por el territorio y los recursos, así como la elección de las hembras. Se ha asumido de ese comportamiento que es un factor que ha conducido a la producción de un dimorfismo intrasexual [36].

Los machos de *Uta stansburiana* despliegan tres estrategias reproductivas asociadas a la defensa del territorio y que son determinadas por el sistema OBY previamente descrito. 1) Los genotipos *oo*, *bo*, *yo* resultan en machos con garganta anaranjada que presentan mayores niveles de testosterona sistémica en relación con los machos con otro morfo (niveles asociados a una conducta agresiva, así como más actividad y resistencia). Tal condición les permite defender grandes territorios que contienen varias hembras y extenderse más allá de su sitio natal para tratar de

usurpar el territorio y las hembras de otros machos. 2) La presencia del alelo *y*, en ausencia del *o*, genera dos genotipos; *by*, *yy*, que producen en los machos fenotipos de garganta amarilla, los cuales no son territoriales. De tal suerte, varios individuos pueden coexistir sin agresiones en una sola área, ya que se distribuyen a lo largo de los territorios de otros machos con morfo anaranjado y azul para copular con las hembras de éstos sin llamar la atención de los residentes debido a que su morfología es similar al de las hembras. 3) El genotipo *bb* produce el fenotipo con garganta azul. Éste defiende pequeños territorios, lo que le permite mayor vigilancia y control de las hembras; además, tiende a distribuirse cerca de su sitio natal para defender su territorio de otros competidores [25, 26, 28, 31, 37].

Los niveles hormonales de testosterona y corticoesterona influyen en la fisiología y comportamiento de *Uta stansburiana*, siendo la testosterona el modulador primario de la agresión y a la cual se le relaciona con una serie de características como el incremento de actividad y territorialidad. Dichas características le confieren al macho una mayor probabilidad de éxito reproductivo, mientras que la presencia de corticoesterona reduce los efectos de la testosterona, resultando en una desventaja competitiva (al disminuir o perder territorio, así como el acceso a las hembras ante la presencia de machos más agresivos) [38, 40].

Sinervo y colaboradores [28] implantaron a machos con morfo azul y amarillo niveles de testosterona iguales a los encontrados en los machos con morfo anaranjado; los últimos sufrieron un cambio en los niveles de testosterona en plasma similares a los observados en los machos con morfo anaranjado, lo que se reflejó parcialmente en la morfología, así como en su comportamiento mostrando una mayor agresividad, actividad y resistencia. Debido a ello, tales machos obtuvieron control sobre un mayor territorio al igual que un mayor número de hembras y, por ello, aumentó su éxito reproductivo.

La teoría de la evolución por selección natural conduciría a pensar que una estrategia debería prevalecer sobre las otras (la más apta). Así, se supondría que un fenotipo es ventajoso al permitir generar un mayor número de descendientes viables y fértiles; pero, si así fuera, ¿por qué no todos los machos de la población de *Uta stansburiana* presentan un solo morfo?

Existen pocos ejemplos que presentan estrategias heredables que sean mantenidas por la selección dependiente de frecuencias (la aptitud o eficacia biológica de un fenotipo disminuye a medida que se hace más común

en la población y se incrementa a medida que se hace menos frecuente). Esta selección conduce a un juego dinámico denominado “piedra, papel o tijeras” [25, 41].

La eficacia biológica del morfo anaranjado ultra-dominante (piedra) disminuye al tener grandes territorios que le impiden resguardar todas las hembras, oportunidad que es aprovechada por los machos amarillos para lograr aparearse (papel), aumentando así su frecuencia. Dicha frecuencia disminuye cuando la frecuencia del morfo azul dominante (tijera) aumenta, ya que, al tener un territorio menor, son más efectivos en el resguardo de las hembras de los machos amarillos. No obstante, el macho azul es ineficaz contra el morfo anaranjado (piedra), tendiendo este último nuevamente a la ventaja sobre los azules (tijera), renovando el ciclo de frecuencias (el cual se ha estimado toma entre 4 y 6 años) [25, 28, 31].

Un comportamiento observado en los machos de morfo azul (genotipo *bb*) es la formación de sociedades cooperativas y altruistas para proteger sus territorios, permitiendo a ambos engendrar más crías de las que podrían por separado; de esta forma se asegura la persistencia de su genotipo. No obstante, un macho podría llegar a tener pocas crías o ninguna como resultado de proteger el territorio del otro macho de individuos con un morfo diferente. Debido a que estas lagartijas tienen un ciclo de vida corto, este comportamiento podría resultar en el fin de la estirpe del macho altruista. Datos de parentesco muestran que la sociedad formada por machos con morfo azul no necesariamente posee un alto grado de parentesco, demostrando un altruismo verdadero. Este comportamiento está asociado a condiciones hormonales [26].

Selección del macho, elección de la hembra

En las hembras, a diferencia de los machos, el color de la garganta está relacionado con dos estrategias en la puesta de huevos. 1) Los genotipos *oo*, *ob*, *oy* causan un fenotipo de garganta anaranjada; estas hembras adoptan la estrategia *r*: producen un mayor número de huevos pequeños que necesitan poca inversión de energía y muestran el mismo comportamiento agresivo que los machos de morfo anaranjado, manteniendo lejos a otras hembras de sus territorios y monopolizando territorios de alta calidad [27]. 2) En los genotipos *yy*, *by*, *bb*, las hembras adoptan la estrategia *k*, es decir, ponen pocos huevos de mayor tamaño [28, 42].

En las hembras no hay fenotipos intermedios debido a que no expresan la coloración en los costados o alrededor de la garganta, sugiriendo que los alelos *o* y *b* pueden ser dominantes sobre *y* [27].

La estrategia reproductiva en hembras, así como los genotipos, es dependiente de la densidad de la población: organismos con garganta anaranjada (estrategia r) son favorecidas a bajas densidades (momento en el cual sus crías sobreviven debido a la poca competencia), mientras que a densidades altas las hembras con morfo amarillo (estrategia k) poseen un alto éxito reproductivo [43]. Esta alternancia de estrategias es cíclica al igual que en los machos, sin embargo, es más rápida y se cumple en un periodo de dos años [27, 42, 43].

Se ha comentado previamente que los machos de mayor tamaño tienden a asegurar mejores territorios y que estos últimos son los más atractivos para las hembras [44]. Esta idea ha conducido a la evaluación de las preferencias de las hembras de manera experimental; los resultados muestran que la hembra prefiere el buen hábitat independientemente del tamaño del macho. Los costos asociados a la selección de machos pequeños son aminorados por los beneficios de un territorio de calidad. No obstante, las hembras producen un sesgo en la descendencia al engendrar hijos con óvulos fecundados por machos grandes e hijas con huevos fecundados por machos pequeños [44].

Por otro lado, al parecer las hembras pueden almacenar esperma de varios machos durante los tres meses siguientes a la inseminación, lo que le permite la fertilización póstuma en ausencia de machos, o en caso de que la hembra vea reducido sus apareamientos por pérdida de la cola a causa de los depredadores. De acuerdo a lo previo, podría considerarse que el almacenamiento de esperma representa una adaptación antidepredador [15, 18, 31].

Se desconoce si las hembras de *Uta stansburiana* promueven la competición espermática; lo que sí se sabe es que los machos con garganta amarilla poseen una mayor eficacia biológica en fertilizaciones póstumas en comparación con otros morfos, sin embargo, son desconocidos los mecanismos que marcan esta diferencia. Se sugiere que podría ser el resultado de una elección críptica de las hembras, o una mayor cantidad o calidad de los espermatozoides de los machos de garganta amarilla [31, 45].

Otro factor importante en el éxito reproductivo que disminuye el tamaño de la nidada está asociado con el almacenamiento de grasa, ya que la extracción experimental de grasa en algunas hembras afecta el desarrollo vitelogénico, generando un alto grado de atresia folicular y bajo potencial reproductivo comparado con las poblaciones silvestres [15].

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Es importante mencionar que un énfasis excesivo en unas pocas especies 'modelo' puede llevarnos a ignorar la misma diversidad que hace interesante el estudio de los reptiles. Este grupo de vertebrados presenta varios sistemas de selección sexual que les coloca en un lugar muy destacado en el análisis de la función de las estrategias reproductivas alternativas y su evolución [25, 46], además de presentar ventajas de manipulación y mantenimiento que los hacen muy atractivos a los investigadores [24, 47].

En lo general, la familia Phrynosomatidae presenta una diversidad morfológica y conductas que hace a este grupo de lagartijas excelentes modelos para el estudio de los rasgos que influyen en los procesos de selección sexual, reproducción e indirectamente en la supervivencia de los individuos y, por lo tanto, en los procesos evolutivos [48].

La lagartija de costado manchado *Uta stansburiana* ha sido objeto de estudio por más de 100 años. Trabajos experimentales y de campo (algunos de los que aquí han sido descritos brevemente) han permitido reconstruir parte de su historia de vida y comprender conductas sociales y reproductivas, como la presencia en machos de tres comportamientos encaminados a aumentar su éxito reproductivo.

La coexistencia de varias estrategias reproductivas ha sido descrito para otras especies de lagartijas como *Urosaurus ornatus* [49, 50], *Podarcis melisellensis* [32], *Lacerta schreiberi* [46], entre otras, aunque no en todos los casos las variantes morfológicas actúan de la misma manera. En algunas ocasiones, rasgos como son las variaciones en color se han perdido sin tener un efecto en su comportamiento (tal como se observa en algunas especies de *Sceloporus*), sugiriendo así que los rasgos morfológicos son evolutivamente independientes del comportamiento [48].

Por otro lado, numerosos estudios han puesto de manifiesto que el éxito de apareamiento de un macho está determinado por variaciones en la morfología y la conducta, mientras que en otros casos el éxito recae en aquellos machos que adquieren un mayor territorio y/o contienen calidad de recursos que las hembras requieren para la reproducción. Tales elementos sugieren que la selección del macho por la hembra puede estar basada en otros rasgos no relacionados a la dominancia [25, 48, 51]. Por ejemplo, existen evidencias de que excreciones femorales pueden proveer a la hembra de información acerca de la salud general del macho y que puede constituir un factor de selección

(no obstante, no existen suficientes estudios al respecto) [32]. Para determinar cuáles rasgos promueven el éxito reproductivo, éstos deben ser analizados independientemente y posteriormente integrarlos y ver sus interacciones y su contribución en el comportamiento reproductivo.

Investigaciones recientes (como las conducidas por Sinervo y su grupo en los últimos años) han planteado la hipótesis de que el sistema OBY está asociado con una serie de interacciones complejas que determinan los comportamientos y estrategias reproductivas en *Uta stansburiana*, cuya modulación es llevada a cabo por diferentes tipos de hormonas y neurotransmisores regulados por el sistema hipotalámico-hipofisiario-adrenal y gonadal.

La naturaleza de las interacciones que determinan las estrategias reproductivas explicadas a través del OBY son complejas y muchas de ellas aún desconocidas. De tal modo, con el desarrollo de nuevas técnicas moleculares las futuras investigaciones podrían estar encaminadas a la identificación de genes asociados al comportamiento y al papel de hormonas y neurotransmisores implicados, así como a investigar la influencia de los estímulos del ambiente externo (respondiendo así las premisas básicas de la Etología y empleando como modelo a *Uta stansburiana*). Ello, a su vez, permitirá en corto y mediano plazo profundizar en el conocimiento de esta especie, ya no solo a nivel morfológico y fisiológico sino también a nivel genético y epigenético que en conjunto proveerán un marco para la comprensión de la evolución del comportamiento. Esto ha hecho que la lagartija de costado manchado represente una opción que permita, mediante análisis que integren procesos etológicos, hormonales y neurológicos, entender mejor este tipo de comportamientos y establecer asociaciones evolutivas entre sus antepasados los peces y los que podamos reconocer en aves y mamíferos.

REFERENCIAS

- [1] Slater, P. J. B. (2000). *El comportamiento Animal*. 1.a edición. Cambridge University Press. Madrid.
- [2] Almansa, J. C. (1994). *Etología: Introducción a la ciencia del comportamiento*. Universidad de Extremadura.
- [3] Fox, S. F., McCoy, J. K. and Baird, T. A. (2003). *The evolutionary study of social behavior and the role of lizards as model organisms*. En: S. F. Fox, J. K. MackKoy and T. A. Baird (eds), *Lizard Social Behavior*. The Johns Hopkins University Press. Baltimore, Maryland.
- [4] Benton, M. J. (2005). *Vertebrate Paleontology*. 3.a edición. Blackwell Publishing. Malden, MA.
- [5] Tokarz, R. R. and Summers, C. H. (2011). *Hormones and reproduction of vertebrates, in stress and reproduction in reptiles*. Elsevier. San Diego: pp. 169-213.
- [6] Gray, M. S. and McKinnon, J. S. (2006). Linking color polymorphism maintenance and speciation. *Tren Ecol Evol* 22(2): pp. 71-79.
- [7] Striedter, G. F. (2005). *Principles of Brain Evolution*. Sunderland, Massachusetts. Sinauer.
- [8] Font, E., Carazo, P., Perez, I. de la Nuza and Barbosa, G. (2010). Comportamiento y comunicación animal: ¿Qué nos enseñan los lagartos? *Acta Zool Lilloana* 54(1-2): pp. 11-34.
- [9] Burghardt, G. M. (2005). *The Genesis of animal play: testing the limits*. MIT Press. Cambridge, Massachusetts.
- [10] Bruce, L. L. (2007). *Evolution of the Nervous System in Reptiles*. Elsevier.
- [11] Nussbaum, R. A. and Diller, L. V. (1967). The life history of the side-blotched lizard, *Uta stansburiana* (Baird and Girard), in North-Central Oregon. *Northw Sci* 50(4): pp. 243-260.
- [12] Upton, D. E. and Murphy, R. W. (1997). Phylogeny of the side-blotched lizards (Phrynosomatidae: *Uta*) based on mtDNA sequences: Support for a Midpeninsular Seaway in Baja California. *Mol Phylogenet Evol* 8(1): pp.104-113.
- [13] Fox, S. F. (1978). Natural selection on behavioral phenotypes of the lizard *Uta stansburiana*. *Ecology* 59(4): pp. 834-847.
- [14] Camargo, A., Sinervo, B. and Sites, Jr. J. W. (2010). Lizards as model organisms for linking phylogeographic and speciation studies. *Mol Ecol* 19(16): pp. 3 250-3 270.
- [15] Tinkle, D. W. (1967). *The life and demography of the side-blotched lizard, Uta stansburiana*. Miscellaneous Publications, Museum of Zoology. University of Michigan.
- [16] Grismer, L. L. (2002). *Uta stansburiana uniformis Pack and Tanner, 1970 Colorado Side-blotched Lizard, Plateau Side-blotched Lizard*. University of California Press. Berkeley, California.
- [17] Riddle, B. R., Hafner, D. J., Alexander, L. F. and Jaeger, J. R. (2000). Cryptic vicariance in the historical assembly of a Baja California Peninsular desert biota. *Proc Natl Acad Sci* 97(26): pp. 14 438-14 443.
- [18] Degenhardt, W. G., Painter, C. W. and Price, A. H. (1996). *Amphibians and Reptiles of New Mexico*. 1.a edición. University of New México Press. Albuquerque, N. M.
- [19] Flores, V. O. y Rubio, P. I. V. (2008). *Evaluación del riesgo de extinción de setenta y tres especies de lagartijas (Sauria) incluidas en la Norma Oficial Mexicana-059-SEMARNAT-2001*. Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Ciencias. Mexico, D. F.
- [20] Espinal, J. A. L. y Smith, H. M. (2007). *Anfibios y Reptiles del Estado de Chihuahua, México*. UNAM.
- [21] Ferguson, G. W. (1966). Releaser of courtship and territorial behaviour in the side blotched lizard *Uta stansburiana*. *Anim Behav* 14(1): pp. 89-92.
- [22] Parker, W. S. and Pianka, E. R. (1975). Comparative ecology of population of the lizard *Uta stansburiana*. *Copeia* 1975(4): pp. 615-632.

- [23] Lancaster, L. T., Hipsley, C. A. and Sinervo, B. R. (2009). Female choice for optimal combinations of multiple male display traits increases offspring survival. *Behav Ecol* 20(5): pp. 993-999.
- [24] Ballinger, R. E. and Tinkle, D. W. (1972). *Systematics and Evolution of the Genus Uta (Sauria: Iguanidae)*. Miscellaneous publications, Museum of Zoology. University of Michigan.
- [25] Sinervo, B. and Lively, C. M. (1996). The rock-paper-scissors game and the evolution of alternative male strategies. *Nature* 380(6571): pp. 240-243.
- [26] Sinervo, B., Chaine, A., Clobert, J., Calsbeek, R., Hazard, L., Lancaster, L., McAdam, A. G., Alonzo, S. H., Corrigan, G. and Hochberg, M. E. (2006). Self-recognition, color signals and cycles of greenbeard mutualism and altruism. *Proc Natl Acad Sci* 103(19): pp. 7 371-7 377.
- [27] Sinervo, B. and Zamudio, K. (2001). The evolution of alternative reproductive strategies: fitness differential, heritability, and genetic correlation between the sexes. *J Hered* 92(2): pp. 198-205.
- [28] Sinervo, B., Miles, D. B., Frankino, W. A., Klukowski, M. and De Nardo, D. F. (2000). Testosterone, endurance, and darwinian fitness: natural and sexual selection on the hormones y behavior physiological bases of alternative male behaviors in side-blotched lizards. *Horm Behav* 38(4): pp. 222-233.
- [29] Cori, A., Davis, A. R., Kuchta, D. R. and Sinervo, B. (2010). Selective loss of polymorphic mating types is associated with rapid phenotypic evolution during morphic speciation. *Proc Natl Acad Sci* 107(9): pp. 4 254-4 259.
- [30] Gadsden, E. H., Mendez De la Cruz, F. R. y Martinez, R. G. (2004). Ciclo reproductivo de *Uta stansburiana* Schmidt, 1921 (Sauria: Phrynosomatidae) en dunas del bolsón de mapimi, Durango, Mexico. *Act Zool Mex* 20(3): pp. 127-138.
- [31] Zamudio, K. and Sinervo, B. (2000). Polygyny, mate-guarding and posthumous fertilization as alternative male mating strategies. *Proc Natl Acad Sci* 97(26): pp. 14 427-14 432.
- [32] Huyghe, K., Vanhooydonck, B., Herrel, A., Tadic, Z. and Damme, R. V. (2012). Female lizards ignore the sweet scent of success: male characteristics implicated in female mate preference. *Zoology* 115(4): pp. 217-222.
- [33] Waldschmidt, S. and R. Tracy, R. (1983). Interactions between a lizard and its thermal environment: implications for sprint performance and space utilization in the lizard *Uta Stansburiana*. *Ecology* 64(3): pp. 476-484.
- [34] Hews, D. K. (1993). Food resources affect females distribution and male mating opportunities in the iguanian lizard *Uta palmeri*. *Anim Behav* 46(2): pp. 279-291.
- [35] Calsbeek, R. and Sinervo, B. (2002). An experimental test of the ideal despotic distribution. *J Anim Ecol* 71(3): pp. 513-523.
- [36] Ord, T. J., Blumstein, D. T. and Evans, C. S. (2001). Intrasexual selection predicts the evolution of signal complexity in Lizards. *Proc R Soc Lond B* 268(1468): pp. 737-744.
- [37] Calsbeek, R., Alonzo, S. H., Zamudio, K. and Sinervo, B. (2002). Sexual selection and alternative mating behaviours generate demographic stochasticity in small populations. *Proc R Soc Lond B* 269(1487): pp. 157-164.
- [38] De Nardo, D. F. and Sinervo, B. (1994). Effects of steroid hormone interaction on activity and home-range size of male lizards. *Horm Behav* 28(3): pp. 273-287.
- [39] De Nardo, D. F. and Sinervo, B. (1994). Effects of corticosterone on activity and home-range size of free-ranging male lizards. *Horm Behav* 28(1): pp. 53-65.
- [40] Mills, S. C., Hazard, L., Lancaster, L., Mappes, T., Miles, D., Oksanen, T. A. and Sinervo, B. (2008). Gonadotropin hormone modulation of testosterone, immune function, performance and behavioral trade-offs among male morphs of the lizard *Uta stansburiana*. *Am Nat* 171(3): pp. 339-357.
- [41] Plaistow, S. J., Johnstone, R. A., Colegrave, N. and Spencer, M. (2004). Evolution of alternative mating tactics: conditional versus mixed strategies. *Behav Ecol* 15(4): pp. 534-542.
- [42] Bleay, C. and Sinervo, B. (2007). Discrete genetic variation in mate choice and condition-dependent preference function in the side-blotched lizard: implications for the formation and maintenance of coadapted gene complexes. *Behav Ecol* 18(2): pp. 304-310.
- [43] Svensson, E. I., Sinervo, B. and Comendant, T. (2001). Density-dependent competition and selection on immune function in genetic lizard morphs. *Proc Natl Acad Sci* 98(22): pp. 12 561-12 565.
- [44] Calsbeek, R. and Sinervo, B. (2000). Uncoupling direct and indirect components of female choice in the wild. *Proc Natl Acad Sci* 99(23): pp. 14 987-14 992.
- [45] Cuadrado, M. (2002). Sistemas de apareamiento en reptiles: una revisión. *Rev Esp Herp Volumen Especial*: pp. 61-69.
- [46] Martin, J. y Lopez, P. (2009). Multiple color signals may reveal multiple messages in male Schreiber's green lizards. *Lacerta schreiberi*. *Behav Ecol Sociobiol*. 63(12): pp. 1 743-1 755.
- [47] Greenberg, N. (2002). Ethological aspects of stress in a model lizard, *Anolis carolinensis*. *Integ and Comp Biol* 42(3): pp. 526-540.
- [48] Wiens, J. J. (2000). Decoupled evolution of display morphology and display behavior in phrynosomatid lizards. *Biol J Linn Soc*. 70(4): pp. 597-612.
- [49] Hamilton, P. S. and Sullivan, B. K. (2005). Female mate attraction in ornate tree lizards *Urosaurus ornatus*: a multivariate analysis. *Anim Behav* 69(1): pp. 219-224.
- [50] Thaker, M., Lima, S. T. and Hews D. K. (2009). Alternative antipredator tactics in tree lizard morphs: hormonal and behavioral responses to a predator encounter. *Anim Behav* 77(2): pp. 395-401.
- [51] Baird, T. A., Hramitz, J. M., Timanus, D. K. and Schwartz, A. M. (2007). Behavioral attributes influence annual mating success more than morphological traits in male collared lizards. *Behav Ecol* 18(6): pp. 1 146-1 154.