

Javier Manjarrez Silva

Selección natural, genética cuantitativa y evolución en culebras

Ciencia Ergo Sum, vol. 8, núm. 1, marzo, 2001

Universidad Autónoma del Estado de México

México

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=10402007>



Ciencia Ergo Sum,

ISSN (Versión impresa): 1405-0269

ciencia.ergosum@yahoo.com.mx

Universidad Autónoma del Estado de México

México

¿Cómo citar?

Fascículo completo

Más información del artículo

Página de la revista

www.redalyc.org

Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto

Selección natural, genética cuantitativa y evolución en culebras

JAVIER MANJARREZ SILVA*

Recepción: 21 de febrero de 2000

Aceptación: 20 de septiembre de 2000

Natural Selection, Quantitative Genetics and Evolution in Snakes

Abstract. *This article describes concepts and techniques utilized in quantitative genetics and natural selection, with particular attention to components of phenotypic variation and their methodological reduction. Snakes are used to illustrate characteristics which justify the application of this type of study, particularly for the estimation of the heredability of quantitative characteristics in snake populations. Possible genetic origins and evolutionary repercussions are discussed.*

Key words: *natural selection, quantitative genetics, evolution, heredability, snakes.*

Introducción

En este trabajo se da una breve introducción a los conceptos básicos de la genética cuantitativa y su relación con la selección natural, consecuentemente con los fenómenos evolutivos, utilizando como ejemplo a los ofidios (serpientes). Al mismo tiempo, este ensayo puede servir para generar una nueva perspectiva en quienes no han percibido su uso dentro de los estudios ecológicos y evolutivos, en apoyo de sus investigaciones y como un capítulo que puede ser utilizado dentro de los cursos de evolución y genética de las licenciaturas relacionadas con esta área.

* Laboratorio de Biología Evolutiva, Centro de Investigación en Recursos Bióticos. Facultad de Ciencias, UAEM. Correo electrónico: jsilva@miranda.ecologia.unam.mx. Teléfono: 01 (729) 6 55 53, fax: 01 (729) 6 55 54.

Mi agradecimientos a Carmen Zepeda (por el apoyo logístico), Jorge Contreras, Claudia Valderrábano, Cristian Venegas Barrera, Georgina Cortés Soto, y a numerosos estudiantes de la Facultad de Ciencias, por ser parte de la motivación para realizar estudios con culebras. Este trabajo es resultado parcial del proyecto de investigación "Historias de vida y sus determinantes en culebras del Valle de Toluca", UAEM (Convenios SF009/2000 y 1425/2000).

Se intenta así aportar un ensayo sobre el tema, disponible en español, porque la mayoría de esta literatura sólo está escrita en otros idiomas, predominantemente en inglés.

Muchos de los conceptos que se mencionan están basados en el excelente trabajo escrito por Brodie y Garland en 1993, "Quantitative Genetics of Snake Populations".

Se utiliza como ejemplo a las culebras por las cualidades que se señalarán más adelante, las cuales permiten visualizarlas como organismos modelo en muchos estudios de ecología y evolución.

I. Selección natural

Los cambios evolutivos son el resultado de una variedad de procesos como el flujo génico, la deriva génica, la mutación y, predominantemente, por la selección natural (Futuyma, 1979). La selección natural puede entenderse como la correlación entre la variación en el fenotipo y la variación en el éxito reproductivo, es decir, en el número de descendientes que un individuo logra aportar durante toda su vida a la siguiente generación (Lewontin, 1970).

La selección que favorece un alelo dominante puede producir cambios evolutivos más rápidos que la selección que propicia un alelo recesivo (Falconer, 1989). La única condición para que la selección natural ocurra es la presencia de variación entre los individuos para un carácter en particular, por lo que si un carácter no varía entre los individuos, entonces no podrá correlacionarse con las diferencias en el éxito reproductivo y, en consecuencia, el carácter no podrá ser sujeto de selección natural (Arnold, 1981a). De esta manera, el primer paso para estudiar algún proceso de selección natural, dentro de una especie en particular, es cuan-

tificar la variación del carácter entre individuos, es decir, la variación individual (Arnold, 1981a; Arnold y Bennett, 1984). El segundo paso es determinar si esa variación individual del carácter es heredable. Esta heredabilidad (h^2) del carácter es una condición para observar si el carácter sujeto a selección natural puede resultar en algún cambio evolutivo en el largo plazo, dependiendo del tiempo que ocurre entre una generación y la siguiente. La heredabilidad de un carácter es regulada por la interacción del número de *loci*, el grado de dominancia y los efectos epistáticos y pleiotrópicos (Futuyma, 1979). Para entender mejor la heredabilidad es necesario explicar previamente algunos conceptos.

Si la selección natural ocasiona algún cambio evolutivo en la población, entonces se dice que ese cambio evolutivo ocurrió como una respuesta a la selección natural (respuesta a la selección). La respuesta a la selección es estimada como el producto de la heredabilidad y la intensidad de la selección. ¿Cómo se estima la intensidad y la respuesta a la selección? La intensidad de la selección es la diferencia entre el valor medio del carácter de todos los padres potenciales de la población y el valor medio del carácter de los padres seleccionados (por ejemplo, los que lograron reproducirse o se reprodujeron más exitosamente). La respuesta a la selección es la diferencia entre la media de las crías de los padres potenciales y la media de las crías de los padres seleccionados (figura 1).

II. Genética cuantitativa

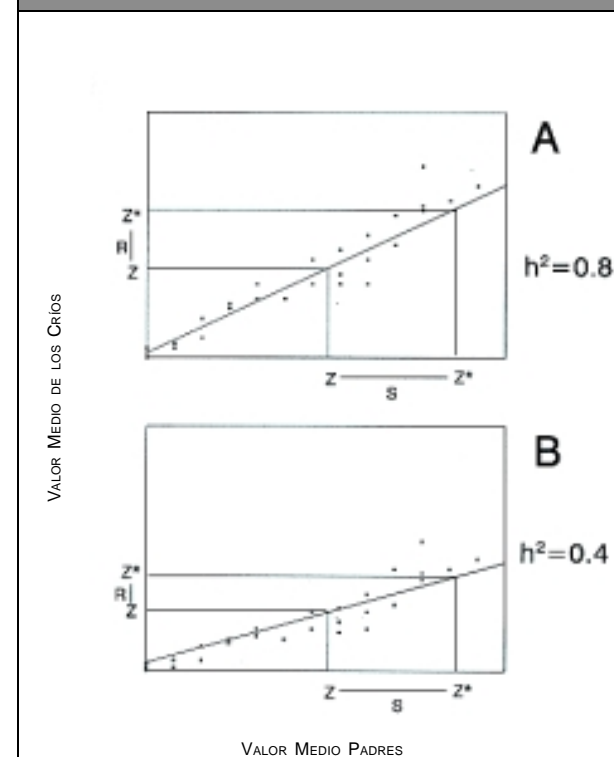
Por usar una definición práctica, se puede afirmar que la genética cuantitativa es un grupo de técnicas usadas para estudiar la variación en caracteres morfológicos, fisiológicos o conductuales que sigan un patrón de distribución continua. Por ejemplo, el tamaño corporal, medias de desempeño locomotor (como la velocidad de escape), conductas alimenticias, como la respuesta conductual a ciertas presas, etc. (Brodie y Garland, 1993).

Para los caracteres que se distribuyen de manera continua, la intensidad del parecido (semejanza) entre los padres y sus descendientes se conoce dentro de la terminología genetista como la varianza genética aditiva (Falconer, 1989). Es aditiva porque es el resultado de la adición de varios genes que codifican para determinar la variación individual fenotípica de algún carácter en particular.

La heredabilidad es una propiedad de las poblaciones y no de los individuos, y se estima como un parámetro estadístico, como se describirá más adelante (Arnold, 1981b). La heredabilidad es la proporción de la varianza fenotípica que es originada por varianza genética aditiva. En otras palabras, es la cantidad de variación fenotípica que puede atribuirse a la variación genética y no a la variación ambiental (Falconer, 1989). Por ser una proporción, toma valores de 0 a 1. Si la mayoría de la variación del carácter es de origen genético, entonces los descendientes de los padres serán muy parecidos entre sí y la heredabilidad será algo muy cercano a uno (cerca del 100% de la variación tiene una base genética). Por el contrario, si la mayoría de la variación de un carácter es ambiental, entonces los descendientes no serán muy parecidos entre sí y la heredabilidad será algún valor cercano a cero. La pendiente de la regresión entre los valores del carácter de los padres y los valores de los descendientes puede interpretarse como la heredabilidad del carácter (Falconer, 1989). Dentro de esta regresión se puede explicar visualmente los valores de la intensidad de la selección y de la respuesta de la selección (figura 1).

La variación fenotípica es determinada por la varianza genética aditiva y por la varianza genética no aditiva (figura 2). Esta última corresponde a la varianza fenotípica individual causada por el ambiente, donde nada tienen que ver los efectos aditivos de los genes. Esta varianza ambiental comprende toda la variación de origen no genético, que puede tener una gran variedad de causas y su naturaleza depende del carácter y del organismo en estudio (Falconer, 1989). En general, la

FIGURA 2. COMPONENTES DE LA VARIACIÓN FENOTÍPICA



varianza ambiental es una fuente de error que reduce la precisión de los estudios genéticos, por lo tanto, el investigador tratará de reducirla lo más posible. Los factores intrínsecos de los individuos y los climáticos son las causas más comunes de variación ambiental y están parcialmente bajo el control del investigador. Los efectos maternos son otra fuente de variación ambiental y más adelante se ejemplificará su efecto en los estudios de genética cuantitativa.

Por lo tanto, los cambios debidos a la selección en esta variación genética no aditiva no son transmitidos a la siguiente generación. En consecuencia, la genética cuantitativa pretende separar los factores genéticos de los ambientales para determinar la contribución de cada uno de ellos a la variación fenotípica (Falconer, 1989).

Otra forma de estimar la heredabilidad está muy relacionada con los conceptos estadísticos del análisis de varianza (ANOVA). Para ello es necesario partir la varianza (subdivirla) en dos partes: la varianza fenotípica debida a las diferencias entre los individuos y la varianza fenotípica dentro de cada uno de los individuos, conocida como repetibilidad,

que ocurre cuando el mismo individuo se somete varias veces a la misma prueba para medir su variación como individuo (figura 2). Se excluye la variación ontogénica, que corresponde a no hacer las repeticiones en diferentes estados de maduración o crecimiento del individuo. Esta repetibilidad puede considerarse sin bases genéticas y, por lo tanto, como *variación ambiental*, V_E (figura 2).

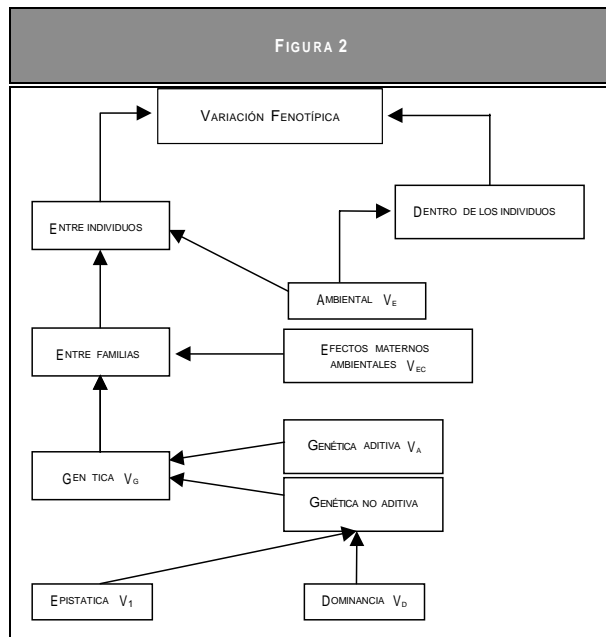
La primera partición de la varianza, la varianza entre individuos, puede estimarse como las diferencias del carácter entre familias, que corresponde a la *varianza genética*, V_G (figura 2). Sin embargo, no todas las diferencias entre las familias son de origen genético, porque los miembros de una familia (camada) comparten factores comunes, los llamados *efectos maternos*, que son ambientales, V_{EC} (figura 2); por ejemplo la temperatura de incubación durante el desarrollo embrionario en reptiles, la condición física y de alimentación de la madre, que pueden ser genéticos o no genéticos. Parte de esta variación no genética puede ser controlada experimentalmente al someter a los individuos y diferentes familias a ambientes idénticos bajo condiciones de laboratorio desde su desarrollo embrionario. La varianza genética debida al efecto aditivo de los genes, la *varianza genética aditiva*, V_A (figura 2), determina el grado de parecido heredable entre los padres y sus descendientes. Algunos alelos tienen efectos no estrictamente aditivos, como los que determinan la dominancia, V_D (figura 2), o como los que se expresan fenotípicamente dependiendo de los alelos presentes en el otro loci (varianza epistática o de interacción: V_I (figura 2). En resumen, la heredabilidad es la proporción de la varianza total debida a factores genéticos. Pero existen dos formas de ver la heredabilidad: en un sentido amplio y en un sentido angosto (Falconer, 1989). La heredabilidad en el sentido amplio es la proporción de la varianza genética sobre la varianza fenotípica total. La heredabilidad en el sentido angosto es la proporción de los factores genéticos aditivos sobre la varianza total (tabla 1).

Como ya se describió parcialmente, para realizar estas estimaciones de la heredabilidad hay dos opciones: obtener la medición del carácter en varios grupos de hermanos (camadas, nidadas, etc.), u obtener la medición para la madre y sus hijos. La precisión en la estimación de la heredabilidad está principalmente determinada por el número de familias, más que por el número de individuos (Falconer, 1989), por lo que un número de 10 a 20 familias puede ser suficiente (Arnold, 1981a; Brodie, 1989), pero si se pretende comparar poblaciones o especies se han sugerido un total de 100 familias (Brodie y Garland, 1993), para poder determinar algún patrón de microevolución que es la evolución geográfica más fácilmente detectable (Lande y Arnold, 1983).

TABLA 1

COMPONENTES DE LA VARIANZA DE LA HEREDABILIDAD
(FALCONER, 1989).

HEREDABILIDAD	COMPONENTES DE LA VARIANZA
EN EL SENTIDO AMPLIO	$V_G/V_D = (V_A+V_D+V_I) / V_D$
EN EL SENTIDO ANGOSTO	V_A/V_P



III. ¿Por qué utilizar culebras?

Las culebras son organismos ideales para estudios de evolución y en particular de genética cuantitativa, debido a varias ventajas (Rossman *et al.*, 1996). Las hembras pueden ser colectadas en el campo, durante la época reproductiva que generalmente es de abril a junio, y pueden mantenerse fácilmente en laboratorio hasta el nacimiento de sus crías, bajo una dieta que puede ser de alguna presa comercial no presente en condiciones naturales (como por ejemplo los peces en especies semiacuáticas o las larvas de *Tenebrio* para algunas especies terrestres). Burghardt (1975) demostró que la dieta materna no afecta las preferencias alimenticias de sus crías. Las camadas son de 4 a 20 crías, para el caso de las culebras de agua del género *Thamnophis*, o hasta 30 crías para las especies de culebras de agua *Nerodia* (Seigel y Ford, 1987). Ambos géneros son de los más abundantes en muchas localidades de México (Conant, 1969), sin embargo, su ecología e historia natural es casi desconocida para las especies endémicas de nuestro país (Rossman *et al.*, 1996). Otra ventaja de trabajar las especies locales de serpientes es la facilidad de su mantenimiento en laboratorio y la posibilidad de liberación de las madres y sus crías después de los estudios de genética cuantitativa, con la posibilidad de integrar los estudios de selección natural tiempo después de liberarlas.

Si se pretende reducir el ambiente familiar común en las crías, que puede sesgar los parámetros genéticos cuantitativos (Falconer, 1989), puede controlarse el ambiente del laboratorio, de tal manera que todas las culebras se someten a un ambiente uniforme y así reducir la contribución del ambiente. Otro mecanismo complementario es separar individualmente a las crías inmediatamente después de nacer, ya que las crías no requieren de cuidado parental (Arnold, 1981b). Aunque el ambiente familiar común durante el desarrollo embrionario de la camada no puede eliminarse, sí se reduce el efecto postnacimiento. Con estos factores controlados es posible atribuir las diferencias del carácter en estudio a causas genéticas.

Las crías, al nacer, son totalmente independientes de los padres y presentan una amplia variedad de respuestas conductuales, por lo que los caracteres conductuales relevantes en la historia de vida de las culebras pueden ser fácilmente estimados, por ejemplo, la velocidad de locomoción (acuática o terrestre), que determina las probabilidades de captura de presas y de escape a depredadores (Jayne y Bennett, 1990; Brodie y Brodie, 1999); las preferencias innatas hacia olores o ingestiones de presas, que determinan las variaciones de la dieta (Burghardt 1970 y 1975), a las respuestas

antidepredatorias, que determinan las probabilidades de sobrevivencia (Brodie, 1989; Garland y Bennett, 1990; Brodie y Russell, 1999; Brodie y Brodie, 1999). También los caracteres morfológicos, como el número de escamas ventrales que son constantes con la edad y están involucrados en la locomoción de las culebras (Arnold, 1988; Jayne y Bennett, 1990; Brodie, 1989) o la intensidad de la coloración que determina la conspicuidad y, en consecuencia, las probabilidades de sobrevivencia (Brodie, 1989 y 1992; King, 1992; King y Lawson, 1997).

IV. Técnicas

1. Comparación de hermanos completos

La comparación de camadas requiere de la estimación del carácter en estudio para todas las crías nacidas dentro de una misma generación o en generaciones consecutivas, estimando a todas las crías a la misma edad, lo que permite la medición del carácter en tiempos relativamente cortos. En ocasiones, la medición repetida en los individuos a diferentes edades permite visualizar posibles cambios ontogénicos en tiempos tan cortos como uno a tres meses de edad (Arnold, 1981c), como algunas especies de ciclos de vida de cinco a diez años.

El método de hermanos completos (donde se asume un padre único) es el más usado en culebras; sin embargo, se tiene evidencia de paternidad múltiple en algunas especies de culebras (Barry *et al.*, 1992), por lo que los resultados deben considerarse de una manera conservadora o realizar análisis genéticos que permitan determinar claramente la paternidad.

El parecido entre hermanos se estima a partir de la llamada *correlación intraclase (t)* (Brodie y Garland, 1993):

$$t = \sigma_B^2 / (\sigma_B^2 + \sigma_w^2)$$

Donde: σ_B^2 es la varianza del carácter entre grupos (camadas), σ_w^2 es la varianza del carácter dentro de los grupos (individuos). Ambas varianzas (ANOVA) son estimadas a partir de los cuadrados medios entre y dentro de las camadas, obtenidos de un análisis de varianza de un factor, comparando el carácter como variable dependiente, entre las diferentes familias o camadas. Debido a que los hermanos completos comparten en promedio la mitad de la varianza genética aditiva y un cuarto de la varianza dominante (Falconer, 1989), la heredabilidad se obtiene al multiplicar la correlación intraclase (*t*) por un factor igual a 2. Los medios hermanos comparten un cuarto de la varianza genética aditiva y nada de la varianza dominante (Falconer, 1989), por lo que el factor de multiplicación es 4.

2. Comparación de la madre con sus críos

Como se señaló anteriormente, es posible estimar el parecido entre las madres y sus crías a partir de una regresión lineal, donde la pendiente de la regresión equivale a un medio de la varianza genética aditiva. Esta técnica no confunde los componentes genéticos no aditivos, pero tampoco incluye los efectos maternos (Falconer, 1989; Brodie y Garland, 1993). Su utilización está limitada a caracteres que no cambian con la edad, por ejemplo, el número de escamas ventrales, o en aquellos que pueden estimarse en padres e hijos a la misma edad y ambiente (Arnold, 1981b).

3. Cruzas de diferentes poblaciones

Esta técnica requiere de reproducción controlada en condiciones de laboratorio y de relativamente pocas cruzas (Arnold, 1981b). La reproducción entre individuos de poblaciones distintas permite visualizar cierta variación del carácter que no es perceptible al estimar a las poblaciones aisladas (Falconer, 1989). Cuando los fenotipos de los híbridos de la generación F_1 no son muy parecidos a las poblaciones hibridizadas, se puede interpretar un efecto de dominancia o de efectos maternos, pero cuando los descendientes híbridos presentan más parecido a alguna de sus poblaciones hibridizadas, entonces puede interpretarse únicamente un efecto maternal (Brodie y Garland, 1993).

Algunas estimaciones en las dos técnicas descritas anteriormente pueden estar sesgadas por cierto efecto maternal durante el periodo de desarrollo embrionario de los críos, por ejemplo el tamaño o peso de la madre. Una vía estadística de resolver este efecto maternal es obtener los residuales de la regresión del carácter estimado con el tamaño o peso de la madre (Sokal y Rohlf, 1995). Estos residuales demuestran la variación del carácter independientemente de la condición de la madre por lo que pueden emplearse en todos los análisis posteriores sustituyendo las mediciones originales del carácter (Arnold, 1981c).

V. Un ejemplo con culebras

En culebras se han realizado varios análisis de genética cuantitativa en variables discretas transformadas estadísticamente como continuas, por ejemplo, el número de escamas ventrales y caudales (Arnold, 1988; Dohom y Garland, 1993), los patrones de coloración cuantificados a partir del número de manchas o líneas dorsales y laterales (Brodie, 1992 y 1993; King y Lawson, 1997), la conducta antidepredatoria analizada por las diferentes categorías de posturas que adoptan las serpientes cuando son amenazadas (Arnold y Bennett, 1984; Brodie 1989 y 1992; Brodie y Russell, 1999), la con-

ducta alimenticia en la respuesta hacia olores e ingestiones de diferentes presas (Arnold, 1977, 1981 a, b, c; Burghardt, 1970, 1971, 1975), y sobre el desempeño locomotor (Bennett y Huey, 1990; Garland 1988; Jayne y Bennett, 1990).

Como un ejemplo en culebras, se retoman los estudios del desempeño locomotor que han tenido énfasis en la ecología fisiológica y la morfología funcional sobre la medición directa de las habilidades individuales del desempeño locomotor estimado como la velocidad de escape, resistencia o distancia recorrida por las culebras (Bennett y Huey, 1990). Varios estudios han examinado la genética de las habilidades locomotoras en culebras del género *Thamnophis* usando o asumiendo hermanos completos. En California, Estados Unidos, *Thamnophis sirtalis* demostró una heredabilidad significativa (0.58) para hermanos completos, en la velocidad de escape medida en 0.5 m dentro de un carril y una heredabilidad de 0.70 en recorridos de resistencia a una velocidad de 0.4 km/h (Garland, 1988). En ambos casos, los datos que se analizaron fueron los valores más altos de cada individuo en una serie de repeticiones individuales. Usando la misma técnica, pero analizando la media de las repeticiones, Jayne y Bennett (1990) encontraron una correlación fenotípica positiva entre la velocidad de escape y la resistencia, así como estimaciones de heredabilidad semejantes al estudio de Garland (1988). En un estudio con cuatro poblaciones de Oregon, Estados Unidos, Brodie (1989, 1993) también encontró heredabilidades significativas de la velocidad en 0.5 m y la distancia recorrida dentro de un carril circular, así como correlaciones fenotípicas y genéticas de ambas.

El desempeño locomotor también fue utilizado en un bioanálisis de resistencia fisiológica a la tetrodotoxina en *Thamnophis sirtalis* (Brodie y Brodie, 1990, 1999). Se encontró que una población de esta culebra se alimenta naturalmente con una salamandra que segrega tetrodotoxina y es tóxica sólo para algunas de las culebras, mientras que otras demuestran cierta resistencia. En el bioanálisis, la resistencia se midió como la reducción relativa de la velocidad de escape de las culebras, después de la inyección de la tetrodotoxina. La heredabilidad fue de 0.72 para la resistencia en hermanos completos. Este estudio fue el primero en establecer la habilidad de un depredador para responder evolutivamente a las defensas adaptativas de la presa, aportando evidencia empírica para la carrera coevolutiva depredador-presa.

Conclusiones

Una amplia variedad de caracteres son potencialmente medibles en las culebras, con el fin de visualizar los procesos ecológicos y evolutivos involucrados bajo una perspectiva

de interpretación de modelos experimentalmente comprobables. La evolución por selección natural puede ser un proceso fácilmente estimable si se presenta variación entre los individuos que componen la población, si esta variación tiene una base genética y si esta variación afecta la supervivencia y reproducción de los individuos. 📖



BIBLIOGRAFÍA

- Arnold, S. J. (1981a). "The Microevolution of Feeding Behavior", en *Foraging Behavior: Ecological, Ethological and Psychological Approaches*. A. Kamil y T. Sargent (eds). Garland Press, N. Y. pp. 409-453.
- (1981b). "Behavioral Variation in Natural Populations. I. Phenotypic, Genetic and Environmental Correlations Between Chemoreceptive Responses to Prey in the Garter Snake", en *Thamnophis Elegans. Evolution* 35(3): 489-509.
- (1981c). "Behavioral Variation in Natural Populations. II. The Inheritance of Feeding Response in Crosses Between Geographic Races of the Garter Snake", en *Thamnophis elegans*, en *Evolution* 35(3):510-515.
- (1988). "Quantitative Genetics and Selection in Natural Populations: Microevolution of Vertebral Numbers in the Garter Snake *Thamnophis elegans*", en *Proceedings of the Second International Conference on Quantitative Genetics*. B. S. Weir; E. J. Eisen; M. J. Goodman y G. Namkoong, eds. Sinauer, Massachusetts. pp.619-636.
- y Bennett, A. F. (1984). "Behavioural Variation in Natural Populations III. Antipredator Displays in the Garter Snake *Thamnophis radix*", en *Anim Behav*. 32:1108-1118.
- Barry, F. E.; Weatherhead, P. J. y Phillipp, D. E. (1992). "Multiple Paternity in a Wild Population of Northern Water Snakes, *Nerodia sipedon*", en *Behav. Ecol. Sociobiol.* 30:193-99.
- Bennett, A. F. y Huey, R. B. (1990). "Studying the Evolution of Physiological Performance", en *Oxford Surv. Evol. Biol.* 7:251-284.
- Brodie, E. D. III. (1989). "Genetic Correlation Between Morphology and Antipredator Behaviour in Natural Populations of the Garter Snake *Thamnophis Ordinoides*", en *Nature* 342:542-542.
- (1992). "Correlational Selection for Color Pattern and Antipredator Behaviour in the Garter Snake *Thamnophis Ordinoides*", en *Evolution* 46:1284-1298.
- (1993). "Consistency of Individual Differences in Antipredator Behaviour and Colut Pattern in the Garter Snake *Thamnophis Ordinoides*", en *Anim. Behav.* 45:851-861.
- y Garland, T. (1993). "Quantitative Genetics of Snake Populations", en *Snakes. Ecology and Behaviour*. Siegel, R. A. y J. T. Collins (eds). McGraw-Hill, New York.
- y Brodie, E. D. Jr. (1990). "Tetrodotoxin Resistance in Garter Snakes: an Evolutionary Response of Predators to Dangerous Prey", en *Evolution*. 44:651-659.
- y Brodie, E. D. Jr. (1999). "Cost of Exploiting Poisonous Preys: Evolutionary Trade-Offs in a Predator-Prey Arms Race", en *Evolution*. 53:626-631.
- y Russell, N. H. (1999). "The Consistency of Individual Differences in Behaviour: Temperature Effects on Antipredator Behaviour in Garter Snakes", en *Anim Behav*. 57:445-451.
- Burghardt, G. M. (1970). "Intraespecific Geographical Variation in Chemical Food Cue Preferences of Newborn Garter Snakes (*Thamnophis sirtalis*)", en *Behaviour* 36:246-257.
- (1971). "Chemical-cue Preferences of Newborn Snakes: Influence of Prenatal Maternal Experience", en *Science*. 171:921-923.
- (1975). "Chemical Prey Preference Polimorphism in Newborn Garter Snakes (*Thamnophis sirtalis*)", en *Behaviour* 52:202-225.
- Conant, R. (1969). "A Review of Water Snakes Genus *Natrix* in Mexico", en *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 142:1-140.
- Dohom, M. R. y Garland, T. (1993). "Quantitative Genetics of Scale Counts in the Garter Snake *Thamnophis sirtalis*", en *Copeia*. 421-429.
- Falconer, D. S. (1989). *Introduction to Quantitative Genetics*. Longman, 3a. ed. Londres.
- Futuyma, D. J. (1979). *Evolutionary Biology*. Sinauer, Massachusetts.
- Garland, T. Jr. (1988). "Genetic Basis of Activity Metabolism, I. Inheritance of Speed, Stamina, and Antipredator Displays in the Garter Snake *Thamnophis sirtalis*", en *Evolution*. 42:335-350.
- y Bennett, A. F. (1990). "Quantitative Genetics of Maximal Oxygen Consumption in a Garter Snake", en *Amer. J. Physiol.* 259:986-992.
- Jayne, B. C. y Bennett, A. F. (1990). "Selection on Locomotor Performance Capacity in a Natural Population of Garter Snakes", en *Evolution*. 44:1204-1229.
- King, R. B. (1992). "Lake Erie Water snakes Revisited: Morph and Age Specific Variation in Relative Crypsis", en *Evol. Ecol.* 6:115-124.
- y Lawson, R. (1997). "Microevolution in Island Water Snakes", en *Bioscience* 47:279-286
- Lande, R. y Arnold, S. J. (1983). "The Measurement of Selection on Correlated Characters", en *Evolution*. 37:1210-1226.
- Lewontin, R. C. (1970). "The Units of Selection", en *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1:1-18.
- Rossman, D. A.; Ford, N. B. y Seigel, R. A. (1996). *The Garter Snakes. Evolution and Ecology*. Univ. Oklahoma Press-Norman, Oklahoma.
- Seigel, R. A. y Ford, N. B. (1987). "Reproductive Ecology", en *Snakes: Ecology and Evolutionary Biology*. R. A. Seigel, J. T. Collins, and S. S. Novak (eds). pp.302-334. McGraw-Hill, New York.
- Sokal, R. R. y Rohlf, F. J. (1995). *Biometry*. 3ª ed. W. H. Freeman and Co. New York.