

## Comportamiento y comunicación animal: ¿Qué nos enseñan los lagartos?

Font, Enrique; Carazo, Pau; Pérez i de Lanuza, Guillem; Barbosa, Diana

Instituto Cavanilles de Biodiversidad y Biología Evolutiva, Universidad de Valencia, Apdo. 22085, 46071 Valencia, España. enrique.font@uv.es

### INTRODUCCIÓN

Con más de 4400 especies reconocidas, los lagartos (un grupo parafilético, ya que no incluye a las serpientes) son los reptiles más abundantes y uno de los grupos más numerosos de vertebrados terrestres. Los lagartos conjugan un elevado número de especies con una tremenda diversidad morfológica, ecológica y de comportamiento. Algunos lagartos son diminutos, de tan sólo 2-3 cm de longitud total como adultos (Hedges y Thomas, 2001), mientras que otros pueden llegar a medir más de 3 m. Hay lagartos capaces de volar o correr sobre el agua y otros que carecen de patas y parecen serpientes. Hay especies muy longevas, que viven más de 40 años, y otras que apenas viven unos meses como adultos (Karsten *et al.*, 2008). Excepto en las zonas de mayor latitud o altitud, donde están limitados por su ectotermia, encontramos lagartos en casi todos los hábitats conocidos. Algunos desiertos y selvas tropicales albergan comunidades compuestas por más de una docena de especies distintas (Pianka, 1986). Su comportamiento social, de forrajeo y antidepredador es muy variable. En algunas especies, machos y hembras se asocian apenas unos minutos cada año para reproducirse, mientras que en otras establecen vínculos duraderos de pareja. La diversidad es sin duda una de las características más destacadas de los lagartos. Es responsable de su éxito evolutivo y contribuye a la fascinación que ejercen los lagartos y a su utilización, desgraciadamente cada vez más frecuente, como mascotas.

Pero los lagartos poseen además otras características que, junto a la diversidad, los convierte en sujetos ideales para estudios de ecología y de comportamiento. Las dos más frecuentemente citadas suelen ser su crucial posición filogenética y su accesibilidad al trabajo experimental. De hecho, durante las últimas décadas varios autores han sugerido que los lagartos podrían reemplazar a las aves como organismos 'modelo' en estudios de la biología de los vertebrados (Greenberg *et al.*, 1989; Vitt y Pianka, 1994; Pianka y Vitt, 2003; Lovern *et al.*, 2004).

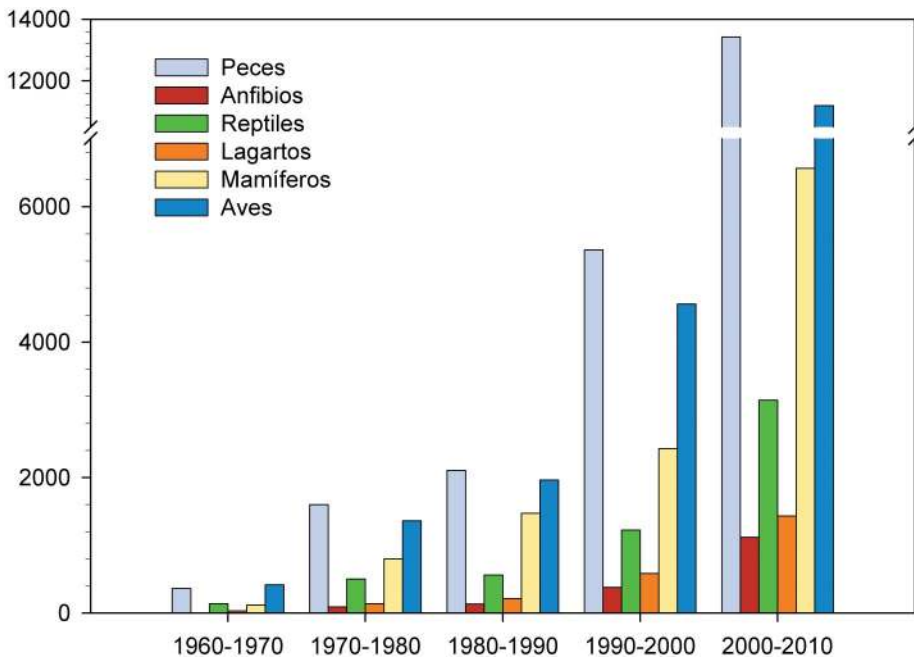
### MITOS Y LEYENDAS EN TORNO AL COMPORTAMIENTO DE LOS LAGARTOS

Peces, aves y mamíferos son, sin lugar a dudas, los vertebrados más estudiados desde el punto de vista de su comportamiento. Aunque su número se ha duplicado de manera consistente con cada década transcurrida desde 1960, los artículos dedicados al comportamiento de los lagartos apenas suponen un 4% del total (Fig. 1). No obstante, la información acumulada en este periodo ha puesto de manifiesto que los lagartos poseen un comportamiento tan complejo e interesante como el de cualquier otro grupo de vertebrados. Los lagartos no son animales simples, insensibles y estúpidos, ni su comportamiento es, como sostiene el mito, instintivo, inflexible, o robótico. En contra de lo que sugerían las antiguas concepciones basadas en la idea errónea de la 'scala naturae', el cerebro de los lagartos no es primitivo, y contiene las mismas subdivisiones que los cerebros de otros vertebrados amniotas, incluyendo áreas paliales de asociación e integración multisensorial homólogas al

neocortex de los mamíferos (Striedter, 2005). De hecho, los cerebros de los lagartos son, en términos relativos, los más grandes de todos los reptiles (van Dongen, 1998) y existe incluso evidencia de especialización funcional de los hemisferios cerebrales (i. e., lateralización), que en ocasiones se traduce en asimetrías de comportamiento. Algunos lagartos, por ejemplo, utilizan preferentemente el ojo derecho para examinar a sus presas y el izquierdo para observar a sus rivales (Deckel y Jevitts, 1997; Hews y Worthington, 2001; Robins *et al.*, 2005). Por otro lado, la plasticidad del comportamiento de muchas especies de lagartos y su capacidad para el aprendizaje y el comportamiento inteligente está ampliamente documentada (Desfilis y Font, 2002; Sweet y Pianka, 2003; Manrod *et al.*, 2008; Paulissen, 2008). Algunos lagartos demuestran curiosidad y comportamiento de exploración en presencia de objetos nuevos. Los dragones de Komodo,

*Varanus komodoensis*, exhiben comportamientos que, si los realizase un mamífero, no dudaríamos en calificar como juego (Burghardt, 2005). Algunos autores atribuyen a los lagartos la capacidad de sentir emociones (Balasko y Cabanac, 1998; Cabanac, 1999), e incluso especulan seriamente sobre la posibilidad de que los lagartos posean algún tipo de consciencia (Butler y Cotterill, 2006; Cabanac *et al.*, 2009).

Aunque a menudo se los describe como animales solitarios, cada vez son más numerosos los estudios que ponen de manifiesto la complejidad del comportamiento social de los lagartos. Como afirman los editores de un volumen reciente titulado precisamente 'Lizard Social Behavior' (un título que aún resultará sorprendente para muchos no herpetólogos), los lagartos no sólo son sociales, sino que proporcionan modelos ideales para el estudio de la evolución del comportamiento social (Fox *et al.*, 2003). Muchos lagartos



**Figura 1.** Número de estudios de comportamiento animal realizados en los distintos grupos de vertebrados a lo largo de las últimas cinco décadas (1960-2010). Las barras representan el número total de estudios publicados en revistas científicas incluidas en la base de datos multidisciplinar Scopus®. Se realizó una búsqueda combinada de los términos 'Behaviour/Behavior' y el grupo de vertebrados correspondiente en cada caso. La figura muestra los resultados desglosados por décadas.

poseen algún tipo de cuidados parentales (e. g., Huang, 2006; Halloy *et al.*, 2007), y en algunas especies se ha documentado la existencia de grupos familiares estables. Estos están compuestos por una hembra y sus crías (e. g., *Liolaemus huacahuasicus*, Halloy y Halloy, 1997; *Xenosaurus newmanorum*, Lemos-Espinal *et al.*, 1997), o por varios adultos acompañados de descendientes pertenecientes a varias cohortes (e. g., *Cordylus cataphractus*, Mouton *et al.*, 1999). Los ejemplos más espectaculares de comportamiento social complejo los proporcionan los eslizones vivíparos australianos del grupo *Egernia*, que incluye, entre otros, a los géneros *Tiliqua* y *Egernia* (Chapple, 2003). En muchas especies de este grupo se han descrito fenómenos de monogamia genética, cuidados parentales y reconocimiento del parentesco, y al menos 23 de las aproximadamente 30 especies del grupo viven en grupos familiares multigeneracionales (e. g., Main y Bull, 1996; Chapple, 2003; O'Connor y Shine, 2003; Chapple y Keogh, 2006).

#### LOS LAGARTOS Y EL ESTUDIO DEL COMPORTAMIENTO ANIMAL

El estudio moderno del comportamiento de los lagartos tiene un precursor claro en el trabajo que desarrollaron durante la primera mitad del siglo XX un puñado de herpetólogos en Europa y en EEUU (Ferguson, 1977). Gladwyn K. Noble, conservador del American Museum of Natural History, describió los sistemas de apareamiento de los lagartos y llevó a cabo estudios pioneros sobre el comportamiento social de *Anolis* y de otras especies (Noble y Bradley, 1933; Greenberg y Noble, 1944), mientras que en Europa, Gustav Kramer (1937), Gertraud Kitzler (1941) y Helmut Weber (1957) proporcionaron las primeras descripciones del comportamiento social de varias especies de lacértidos (fam. Lacertidae). Konrad Lorenz (1981) citó los trabajos de Kramer con *Podarcis melisellensis* para ilustrar la idea de que el comportamiento de los animales en cautividad puede diferir del que exhiben en estado salvaje. Lorenz también estaba familiarizado con los trabajos de Noble, que le sirvieron de inspi-

ración para describir un sistema de apareamiento que denominó 'tipo lagarto' en aves (Lorenz, 1981). En este sistema de apareamiento, únicamente los machos territoriales realizan exhibiciones, pero lo hacen en presencia de cualquier individuo de su especie, tanto machos como hembras. Si el otro individuo huye, el macho lo persigue e intenta aparearse con él; si el otro individuo realiza una exhibición, entonces tiene lugar un combate. Niko Tinbergen se refirió también a los trabajos de Noble (e. g., Tinbergen, 1953), al que conoció personalmente durante su primera visita a los EEUU en 1938. Noble intentó contratar a Tinbergen en calidad de naturalista, pero éste declinó la oferta (Burkhardt, 2005). La historia de la etología habría sido probablemente muy distinta a la que ahora conocemos si Tinbergen hubiese cedido a las presiones de Noble y se hubiese instalado definitivamente en EEUU. No obstante, y a pesar de su insistencia en la necesidad de estudiar el comportamiento de un amplio rango de especies, los primeros etólogos apenas dedicaron atención a los lagartos (o a otros reptiles). Muchos sucumbieron a la tentación de trabajar con los mal llamados vertebrados 'superiores' y a las mejores oportunidades de financiación que ofrece el trabajo con aves o con mamíferos (una tendencia que, desgraciadamente, no ofrece visos de cambiar, al menos a corto plazo; e. g., Bonnet *et al.*, 2002).

#### COMUNICACIÓN Y ECOLOGÍA SENSORIAL EN LAGARTOS

La comunicación es indispensable para entender muchos aspectos del comportamiento de los animales, como la defensa del territorio, la elección de pareja, la resolución de conflictos, el forrajeo, o el comportamiento antidepredador. Debido a su crucial importancia en todo tipo de interacciones sociales algunos consideran a la comunicación el 'santo grial' del comportamiento animal, y precisamente en este terreno encontramos algunas de las contribuciones más importantes de los lagartos al estudio del comportamiento animal. De hecho, los tra-

bajos con lagartos han contribuido de manera decisiva al desarrollo de teorías generales sobre la comunicación animal (e. g., Fleishman, 1992; Ord *et al.*, 2001, 2007; Stuart-Fox *et al.*, 2003; Whiting *et al.*, 2003; Martins *et al.*, 2004, 2005; Stuart-Fox, 2006; Ord, 2008; Ord y Stamps, 2008, 2009; Peters *et al.*, 2008; Stuart-Fox y Moussalli, 2009). Sin embargo, los estudios disponibles presentan importantes sesgos taxonómicos y carecemos aún de información básica acerca de las señales comunicativas de muchas especies (o incluso de grupos taxonómicos más amplios).

Aunque es posible que acabemos descubriendo que los lagartos utilizan señales en casi todas las modalidades sensoriales, las más conocidas son sin duda las señales químicas y las señales visuales. Los principales grupos de lagartos difieren en su dependencia de distintas modalidades sensoriales para la comunicación social. Los lagartos de la superfamilia Iguania, que incluye a las familias Iguanidae, Agamidae y Chamaeleonidae, utilizan fundamentalmente señales visuales y, en menor medida, señales químicas y táctiles. Los gecónidos nocturnos utilizan vocalizaciones y señales visuales, mientras que los diurnos dependen fundamentalmente de estas últimas. La mayoría de los lagartos restantes pertenecen a Autarchoglossa, un grupo que comprende a las familias Lacertidae, Teiidae, Scincidae y Varanidae, entre otras. Los lagartos autarcoglossos utilizan principalmente señales químicas y, en menor medida, señales visuales y táctiles (Pianka y Vitt, 2003; Vitt y Caldwell, 2009). Existen, no obstante, importantes excepciones que hacen dudar de la utilidad de estas generalizaciones. Los lagartos del género *Liolaemus*, por ejemplo, pertenecen al grupo Iguania, y sin embargo son animales muy quimiosensoriales (e. g., Labra, 2008). Por otro lado, algunos cordílicos, incluidos dentro de Autarchoglossa, poseen un rico repertorio de señales visuales (e. g., *Platysaurus*, Whiting *et al.*, 2003). Una situación muy similar la encontramos en los lacértidos, una familia con más de 250 especies distribuidas por Europa, África y gran parte de Asia. Si bien

es cierto que los lacértidos dependen, como otros autarcoglossos, de la comunicación química para muchos aspectos de su biología, también exhiben posturas y movimientos estereotipados en sus interacciones sociales y presentan coloraciones llamativas que a menudo varían entre los sexos, entre poblaciones o estacionalmente. De hecho, la evidencia disponible sugiere que el estereotipo del iguánido visual vs. el autarcoglossos quimiosensorial es inadecuado y posiblemente ha ralentizado y entorpecido el estudio de la comunicación en los lacértidos y en otros grupos de lagartos.

Se ha sugerido que la comunicación en una modalidad sensorial puede afectar a la comunicación en otras modalidades. En concreto, algunos autores han propuesto una relación inversa entre la utilización de señales químicas y visuales en lagartos (Hews y Benard, 2001). No obstante, la idea de un simple 'trade-off' entre comunicación química y visual es excesivamente simplista y no hace justicia a la complejidad de los sistemas de comunicación de los lagartos (Martins *et al.*, 2004). Otro enfoque, posiblemente más fructífero, considera a las señales químicas y visuales no como opciones mutuamente excluyentes sino complementarias. Los dos tipos de señales poseen propiedades distintas —en ocasiones contrapuestas— que las hacen idóneas en contextos comunicativos distintos o como vehículos de información de distinto tipo (Bradbury y Vehrencamp, 1998). Por ejemplo, la comunicación química permite la transferencia indirecta de información entre emisor y receptor (por medio de marcas olorosas; véase más abajo), por lo que constituye la principal modalidad comunicativa en determinados contextos (e. g., comportamiento territorial). Las señales visuales, por otra parte, permiten una modulación temporal más rápida que las señales químicas, lo que las convierte en señales ideales para transmitir información acerca de aspectos más variables del emisor o del ambiente (e. g., combates entre machos). Las características idiosincrásicas de las señales visuales y químicas las hacen particularmente proclives a interactuar a diferentes

escalas, ya que con frecuencia se producen en contextos similares pero desempeñan funciones complementarias (Thompson *et al.*, 2008). Por ejemplo, la utilización de señales en modalidades diferentes permite a muchos lagartos comunicarse con receptores situados a distintas distancias del emisor (e. g., Head *et al.*, 2005).

Por otro lado, las señales comunicativas de los lagartos a menudo incorporan varios componentes en una o en más modalidades sensoriales (i. e., señales multicomponentes y multisensoriales). Por ejemplo, las posturas y movimientos estereotipados que utilizan los machos de muchas especies en sus interacciones sociales ponen de manifiesto patrones de coloración llamativos que de otro modo apenas resultarían visibles. Los distintos componentes de una señal pueden ser redundantes o pueden tener efectos distintos sobre los receptores (Kelso y Martins, 2008), y pueden además interactuar entre sí, añadiendo un nuevo nivel de complejidad al estudio de las señales comunicativas (Hebets y Papaj, 2005).

En ocasiones, los resultados obtenidos en el laboratorio pueden favorecer, si no se interpretan correctamente, una visión distorsionada del comportamiento de los animales. Los estudios sobre el papel de distintos estímulos en la detección y discriminación de presas en lagartos proporcionan algunos ejemplos ilustrativos. Los estudios de laboratorio demuestran que *Podarcis muralis*, como otros lacértidos, es capaz de discriminar entre presas y no presas utilizando exclusivamente estímulos químicos (Cooper, 1991). Este resultado podría interpretarse como evidencia de que los estímulos químicos controlan el comportamiento depredador de esta especie. Sin embargo, casi todos los ataques sobre presas que hemos observado en varios cientos de horas de observación del comportamiento de esta especie en el campo son dirigidos visualmente. De hecho, muchos ataques van dirigidos a presas voladoras o de movimientos rápidos, lo que hace inviable un examen quimiosensorial de las mismas previo al ataque.

#### COMUNICACIÓN QUÍMICA: EL LENGUAJE DE LAS FEROMONAS

Los lagartos poseen tres sistemas quimiosensoriales: el gustativo, el olfativo y el vomeronasal. El órgano vomeronasal, un órgano par situado en el techo de la cavidad bucal, analiza los estímulos químicos que arrastra la lengua cada vez que el lagarto realiza un lengüetazo quimiosensorial ('tongue-flick'). Durante su breve excursión fuera de la cavidad bucal, la lengua se agita en el aire o entra en contacto con el sustrato o con otros objetos, recogiendo así estímulos químicos del exterior para su posterior análisis por el órgano vomeronasal (Font, 1996). Generalmente se admite que el sistema lengua-órgano vomeronasal está especializado en la detección y análisis de estímulos químicos de escasa volatilidad, mientras que el sistema olfativo responde a estímulos químicos volátiles de bajo peso molecular que es capaz de detectar a distancia (Halpern, 1992). Los botones gustativos, que son muy abundantes en la lengua y en el epitelio oral de muchos lagartos, podrían estar también implicados en el análisis de los estímulos químicos que ingresan en la cavidad bucal como resultado de los lengüetazos quimiosensoriales (Schwenk, 1985).

Los lagartos se cuentan entre los vertebrados más quimiosensoriales y la quimiorrecepción desempeña un papel fundamental en muchos aspectos de su biología. Numerosos trabajos han demostrado la importancia de los estímulos químicos en la exploración, selección de hábitat, localización de refugios, forrajeo, detección de depredadores y, por supuesto, en la comunicación intraespecífica (Halpern, 1992; Mason, 1992; Schwenk, 1995; Font, 1996; Houck, 2009). Los estímulos químicos también son importantes para el reconocimiento específico y pueden estar implicados en el aislamiento reproductivo y en procesos de especiación (e. g., Barbosa *et al.*, 2005, 2006). Los estímulos químicos que intervienen en la comunicación intraespecífica se denominan feromonas. Las principales fuentes de feromonas y de otros compuestos semioquímicos (i. e.,

productos naturales que actúan como señales químicas) en lagartos son la superficie corporal, la región cloacal y los poros femorales o precloacales. Estos últimos son glándulas holocrinas de origen epidérmico presentes en una hilera en la región femoral o precloacal de muchos lagartos (Mason, 1992). La deposición de compuestos semioquímicos puede ser activa o pasiva (e. g., como resultado de que el animal arrastra la superficie ventral por el sustrato al desplazarse). Existe evidencia de que las heces de algunos lagartos pueden actuar también, solas o en combinación con secreciones cloacales, como fuentes de compuestos semioquímicos (e. g., Aragón *et al.*, 2000).

Las glándulas femorales y precloacales están especializadas en la producción de marcas olorosas ('scent-marks'). Las marcas olorosas son las señales comunicativas más extendidas entre los vertebrados terrestres (e. g., Wyatt, 2003), y su éxito evolutivo se debe en gran medida a que se trata de señales que pueden ser recibidas en ausencia del emisor, con frecuencia mucho después de haber sido emitidas. Esta característica las convierte en señales idóneas en contextos en los que no siempre es posible la comunicación directa entre emisor y receptor, como en la defensa del territorio. De hecho, las marcas olorosas han sido tradicionalmente consideradas como señales territoriales que funcionarían como una extensión del fenotipo del emisor, haciendo las veces de un repelente o de una señal de alerta frente a posibles intrusos de un territorio ('scent-fence hypothesis'). Análisis recientes, sin embargo, han demostrado que esta hipótesis no es correcta (revisado en Gosling y Roberts, 2001). En concreto, los trabajos con lagartos han puesto de manifiesto que los machos de algunas especies utilizan las marcas olorosas para extraer información acerca del potencial competitivo (i. e., tamaño) de un macho rival (e. g., *Liolaemus monticola*, Labra, 2006; *Podarcis hispanica*, Carazo *et al.*, 2007), así como de la calidad de su territorio (Carazo *et al.*, 2007). Estos resultados indican además que, en contra de lo que sugería la hipótesis tradicional, las marcas

olorosas no siempre repelen a otros lagartos. Al contrario, los datos disponibles sugieren que cuando un macho intruso se encuentra con un territorio marcado por otro macho, éste utiliza las marcas olorosas para valorar los costos (e. g., potencial competitivo del macho residente) y los beneficios (e. g., densidad de hembras en el territorio) asociados a la invasión de dicho territorio, lo que le permite ajustar su comportamiento de forma óptima en función de las circunstancias (Carazo *et al.*, 2007). Estos resultados apoyan una concepción de las marcas olorosas como señales sociales mucho más complejas de lo que se sospechaba hasta hace poco (Gosling y Roberts, 2001). Por ejemplo, los machos de la lagartija ibérica, *Podarcis hispanica*, utilizan las marcas olorosas para reconocer individualmente a otros machos de su zona, proporcionando el único caso conocido de auténtico reconocimiento individual ("true individual recognition") basado en estímulos químicos en reptiles. Además, los machos son capaces de recordar la localización espacial de las marcas que otros machos rivales depositan en su territorio y utilizan dicha información para ajustar de manera adaptativa su comportamiento agresivo, comportándose de manera más agresiva frente a aquellos rivales que representan una mayor amenaza (Carazo *et al.*, 2008).

En general, los resultados de estos y otros trabajos recientes demuestran que las marcas olorosas funcionan como señales sociales capaces de transmitir información compleja. Sin embargo, como ocurre con los estímulos que controlan la detección y captura de las presas (véase más arriba), los estudios de comunicación química basados exclusivamente en las respuestas de los receptores frente a marcas olorosas (y no frente a sus emisores) pueden conducir a conclusiones equivocadas. Recientemente han aparecido varios trabajos que demuestran que las hembras de algunas especies de lagartos son capaces de llevar a cabo discriminaciones extremadamente finas entre las marcas olorosas de machos con distintas características. Esta evidencia ha sido interpretada como prueba de que las hembras utilizan las mar-

cas olorosas para escoger su pareja en función de su estado de salud, asimetría fluctuante, carga parasitaria, o la intensidad de su respuesta inmune (Martín y López, 2000, 2006; López *et al.*, 2002, 2003; López y Martín, 2005). Sin embargo, la práctica totalidad de estos trabajos se basa en el estudio de preferencias de las hembras por las marcas olorosas de los machos, no por los machos en sí. El hecho de que las hembras sean capaces de llevar a cabo este tipo de discriminaciones quimiosensoriales no implica que esa capacidad afecte a su elección de pareja en condiciones naturales. De hecho, los datos disponibles parecen indicar que la elección de pareja es un fenómeno muy raro en los lagartos territoriales, en los que las hembras tienden a escoger buenos territorios, y no machos de alta calidad (Tokarz, 1995; Sullivan y Kwiatkowski, 2007). Es posible incluso que en algunos casos las hembras prefieran zonas marcadas por determinados machos, pero no necesariamente a los machos que han depositado dichas marcas. Esto podría deberse a que las hembras utilizan la calidad de los machos (que evalúan a partir de la información que proporcionan sus marcas olorosas) como un índice de la calidad de sus territorios (e. g., Stuart-Fox *et al.*, 2009).

Tampoco es correcto referirse a las marcas olorosas de los machos como feromonas cuando éstas intervienen en interacciones entre machos y hembras. Aunque las hembras sean capaces de extraer información de las marcas olorosas de los machos esto no las convierte automáticamente en señales comunicativas si, como sugiere la evidencia disponible, estos compuestos han evolucionado fundamentalmente en el contexto de la selección intrasexual (i. e., competencia entre machos). Su utilización por parte de las hembras constituiría un ejemplo no de feromonas, que por definición son señales comunicativas, sino de pistas ('cues'): características del medio animado o inanimado que permiten a un animal obtener información y tomar decisiones, pero que no han evolucionado a tal efecto (Bradbury y Vehrencamp, 1998). Esta confusión entre pistas y señales

es relativamente frecuente en estudios de quimiorrecepción y comunicación química (Williams, 1992).

#### COMUNICACIÓN VISUAL: EL LENGUAJE DE LOS COLORES Y LOS MOVIMIENTOS

Muchos lagartos, especialmente los diurnos, poseen grandes ojos adecuados para la visión fotópica y un sistema visual adaptado para la detección de presas pequeñas y de movimientos rápidos que incluye la capacidad de visión en color (Cooper y Greenberg, 1992; Ord *et al.*, 2002; Hall, 2008). Esto permite sospechar que la comunicación visual en este grupo posiblemente posea un nivel de complejidad y sofisticación similar al de otros grupos de vertebrados. Los lagartos utilizan dos tipos de señales visuales: los patrones de coloración y las posturas y movimientos estereotipados. Estos últimos constituyen señales visuales dinámicas (i. e., basadas en el movimiento). Las señales visuales dinámicas más comunes en los lagartos son los movimientos de cabeceo y los movimientos de pataleo.

#### SEÑALES CROMÁTICAS Y PATRONES DE COLORACIÓN EN EL ULTRAVIOLETA

El estudio de la coloración animal ha experimentado una auténtica revolución en la última década, debido fundamentalmente al desarrollo de espectrofotómetros pequeños, portátiles y relativamente baratos que permiten obtener datos objetivos sobre la coloración de todo tipo de animales, incluso en condiciones de campo (Endler, 1990). La consiguiente avalancha de datos ha dado un nuevo impulso al estudio de la coloración animal y es responsable de que trabajos relativamente recientes, como la excelente revisión de Cooper y Greenberg (1992) sobre la coloración en los reptiles, hayan quedado totalmente desfasados.

Uno de los avances más destacados en el estudio de la coloración ha sido el descubrimiento de que muchos vertebrados son capaces de percibir la radiación ultravioleta (UV; corresponde a longitudes de onda por debajo de 400 nm) y poseen patrones de coloración

que únicamente son visibles para receptores que posean un sistema visual con sensibilidad en esa parte del espectro (e. g., Yokoyama y Shi, 2000; Hunt *et al.*, 2001). Hasta hace poco tiempo, muchos investigadores asumían que la percepción del color en los animales que estudiaban era similar a la de la especie humana. Sin embargo, estudios recientes han demostrado la existencia de importantes diferencias entre los sistemas visuales de distintas especies de vertebrados. En particular, actualmente sabemos que la capacidad de visión en el UV, tradicionalmente considerada una característica casi exclusiva de algunas especies de invertebrados, se encuentra muy extendida en todo tipo de vertebrados y constituye por tanto una ruta potencialmente importante para la comunicación tanto intraespecífica como interespecífica. De hecho, la evidencia disponible pone de manifiesto que la visión en el UV es la condición plesiomórfica para los vertebrados, condición que probablemente se ha conservado en muchos taxones (Yokoyama y Shi, 2000; Ebrey y Koutalos, 2001). Por tanto, nuestra falta de sensibilidad a la radiación UV es la excepción, no la regla, en lo que a los vertebrados se refiere. Numerosos estudios han demostrado que las coloraciones UV son importantes en la competencia intrasexual y en la elección de pareja en aves, peces e invertebrados (e. g., Cuthill *et al.*, 2000; Losey, 2003), pero su posible función comunicativa en los lagartos permanece relativamente inexplorada.

El que un animal posea algún tipo de coloración UV no la convierte automáticamente en una señal cromática. Algunos peces, por ejemplo, poseen coloraciones UV pero carecen de visión en esa parte del espectro, por lo que se asume que dichas coloraciones no son adaptativas o adquieren significado funcional en contextos no comunicativos (Siebeck *et al.*, 2006). Al igual que otros vertebrados, muchos lagartos poseen visión en el UV cercano. La percepción en el UV se debe a la presencia en sus retinas de una clase de conos que contienen un fotopigmento cuyo máximo de absorción se encuentra entre 359 y 385 nm. La presencia de un

fotopigmento sensible al UV ha sido confirmada utilizando técnicas de microespectrofotometría en 13 especies de iguánidos, cinco gecónidos y cuatro camaleones (Fleishman *et al.*, 1993, 1997; Loew, 1994; Ellingson *et al.*, 1995; Loew *et al.*, 1996, 2002; Bowmaker *et al.*, 2005). Sin embargo, otros tipos de evidencia sugieren que la capacidad de visión en el UV está muy extendida entre los lagartos. En particular, la transmitancia del medio ocular proporciona un medio alternativo para evaluar la capacidad de visión en el UV, ya que en aquellos vertebrados que no poseen visión UV el medio ocular generalmente contiene pigmentos que filtran este tipo de radiación (Losey *et al.*, 1999; Siebeck y Marshall, 2001; Siebeck, 2004). En varias especies de lacértidos, el medio ocular permite la llegada de longitudes de onda UV a la retina, lo que sugiere que estos lagartos poseen un sistema de visión en color que incluye la capacidad de visión en el UV. Por ejemplo, en el lagarto ocelado, *Lacerta (Timon) lepida*, la transmitancia del medio ocular (incluyendo el cristalino y la cornea) supera el 50 % para longitudes de onda por encima de 362 nm, lo que indica que el ojo carece de filtros que eliminen selectivamente el UV cercano, y por tanto que la radiación UV llega a los fotorreceptores de la retina con intensidad suficiente para permitir la visión en esta parte del espectro (Font *et al.*, 2009).

Los conos de la retina poseen fotopigmentos que están compuestos por un cromóforo y por una fracción proteica denominada opsina. Diversos estudios han demostrado que la visión en el UV está relacionada con la presencia de determinados aminoácidos en sitios clave de la opsina de los conos sensibles a longitudes de onda corta (SWS1). Esta relación permite determinar la capacidad de visión en el UV de una especie a partir del análisis de la composición en aminoácidos de su opsina SWS1, que puede reconstruirse secuenciando parte del gen que la codifica a partir de muestras de ADN total. Esta técnica ha sido aplicada con éxito para el estudio de la capacidad de visión en el UV de aves y mamíferos (e. g., Ödeen y



Hastad, 2003; Wang *et al.*, 2004; Ödeen *et al.*, 2010). Los escasos datos disponibles sobre la opsina SWS1 en reptiles confirman que al menos algunos lagartos poseen fotopigmentos sensibles a la radiación UV. En lacértidos, la secuenciación de los genes que codifican la opsina SWS1 ha puesto de manifiesto la presencia generalizada de fotopigmentos sensibles al UV, lo que apoya la idea de que la capacidad de visión en el UV está muy extendida en este grupo de lagartos (Font *et al.*, 2007; Font y Pérez i de Lanuza, en preparación).

Muchos lagartos con visión en el UV poseen también patrones de coloración que reflejan de manera selectiva en esta parte del espectro. El abanico gular de algunos lagartos del género *Anolis*, por ejemplo, posee un pico de reflectancia en el UV que se ha sugerido que podría funcionar como una señal oculta en interacciones con otros lagartos (Fleishman *et al.*, 1993). El catálogo de lagartos que presentan reflectancia en el UV en algún lugar de su superficie corporal se ha ampliado considerablemente durante esta última década (Tabla 1). En el lagarto tizón de Tenerife, *Gallotia galloti*, tanto los machos como las hembras presentan manchas azules en los costados y en la zona de la gola. Estas manchas azules tienen su máximo de reflectancia en la región UV del espectro, en torno a 360 nm, y son por tanto manchas azul/UV (Thorpe y Richard, 2001; Molina-Borja *et al.*, 2006). Algo parecido ocurre con los llamativos ocelos laterales que dan nombre al lagarto ocelado, *Lacerta (Timon) lepida*, que también son de color azul/UV (Font *et al.*, 2009). En los dos casos citados, las manchas azul/UV son además sexualmente dicromáticas, por lo que podrían estar implicadas en el reconocimiento del sexo.

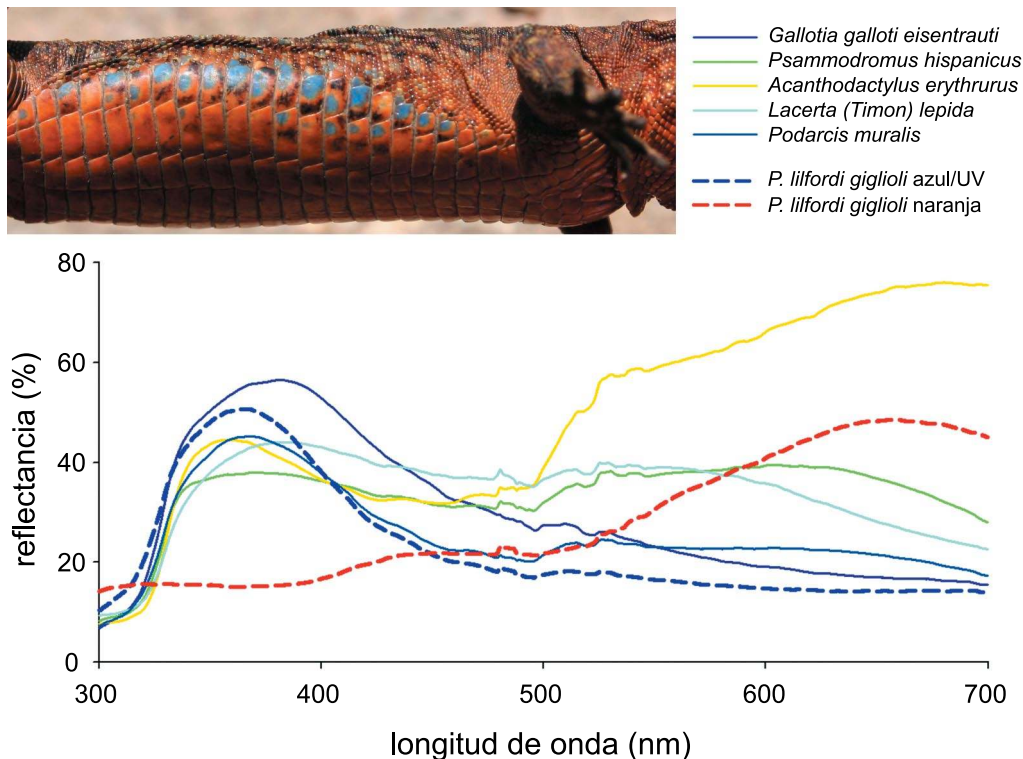
La coloración de los animales es el resultado de una interacción entre presiones de selección distintas, a menudo de signo opuesto. Mientras que las interacciones con depredadores y presas favorecen las coloraciones crípticas que permiten a los animales pasar desapercibidos, la comunicación intraespecífica favorece la aparición de coloraciones

llamativas (Endler, 1992; Houde, 1997). La coloración de distintas áreas corporales de un mismo animal puede haber sido moldeada por distintas presiones de selección (e. g., LeBas y Marshall, 2000). Muchos lagartos presentan una coloración dorsal apagada y/o disruptiva, que contrasta poco con el sustrato. Sin embargo, ventral y ventrolateralmente poseen ocelos y manchas de colores llamativos que exhiben en el transcurso de las interacciones sociales. Además de un número variable de ocelos, muchos lacértidos poseen manchas de color llamativo en la fila longitudinal de escamas que marca el límite entre las superficies ventral y lateral del lagarto (i. e., escamas ventrales externas, OVS). Las manchas suelen ser de color azul y tienen su pico de máxima reflectancia en el UV. Además es frecuente que entre las escamas azul/UV se sitúen escamas de otros colores que apenas reflejan en el UV y que tienen su máxima reflectancia en longitudes de onda larga (amarillo, naranja), lo que proporciona un considerable contraste cromático (Fig. 2; Font y Molina-Borja, 2004; Font *et al.*, 2009).

Aunque no se ha establecido definitivamente su función comunicativa, la posición de las escamas y de los ocelos que reflejan en el UV los hace especialmente visibles durante interacciones en las que los lagartos, erguidos sobre las cuatro patas, comprimen lateralmente el cuerpo exponiendo su superficie lateral. De hecho, en muchas especies las manchas azul/UV de las escamas ventrales externas presentan algún tipo de dimorfismo sexual, lo que sugiere un posible origen relacionado con la selección sexual (Stuart-Fox y Ord, 2004). En una población de *Podarcis muralis* del Pirineo Oriental francés, por ejemplo, casi todos los machos poseen escamas ventrales externas de color azul/UV, mientras que éstas están presentes únicamente en un 30% de las hembras y siempre en menor número que en los machos. Además, algunas características espectrales de estas escamas azul/UV difieren entre los sexos, y en los machos están relacionadas con la condición física (Pérez i de Lanuza y Font, 2006).

**Tabla 1.** Estudios que documentan la presencia de reflectancia en el espectro UV en lagartos (OVS = escamas ventrales externas).

Especie	Manchas de color con reflectancia en el UV	Referencias
<i>Anolis</i> spp. (Puerto Rico)	El abanico gular de cinco especies refleja en el UV (> 35 % a 360 nm en <i>A. krugi</i> y <i>A. cristatellus</i> ).	Fleishman <i>et al.</i> , 1993; Fleishman y Persons, 2001
<i>Anolis</i> spp. (Jamaica y Gran Caimán)	El abanico gular de 11 especies y subespecies refleja en el UV.	Macedonia, 1999, 2001; Macedonia <i>et al.</i> , 2000
<i>Anolis carolinensis</i>	Abanico gular con dos picos de reflectancia, uno de ellos en el UV.	Stoehr y McGraw, 2001
<i>Anolis trinitatis</i> <i>A. roquet</i>	En algunas poblaciones el abanico gular y otras partes del cuerpo reflejan en el UV.	Thorpe, 2002; Thorpe y Stenson, 2003
<i>Crotaphytus collaris</i>	Las comisuras de la boca, de color blanco, tienen su pico de reflectancia en el UV, y su tamaño está correlacionado con la condición física en los machos.	Lappin <i>et al.</i> , 2006
<i>Bradypodion</i> spp.	Distintas coloraciones con picos secundarios en el UV que incrementan la detectabilidad de la señal cromática.	Stuart-Fox <i>et al.</i> , 2007
<i>Carlia pectoralis</i>	La región gular de los machos muestra un pico en el UV (338 nm).	Blomberg <i>et al.</i> , 2001
<i>Ctenophorus ornatus</i>	La gola de ambos sexos y el pecho de las hembras reflejan en el UV; el dicromatismo sexual se hace extensivo al UV.	LeBas y Marshall, 2000, 2001
<i>Platysaurus broadleyi</i>	Coloración UV en la gola usada como señal agonística en las primeras fases del combate entre machos.	Stapley y Withing, 2006; Whiting <i>et al.</i> , 2006
<i>Gallotia</i> spp.	<i>G. galloti palmae</i> y <i>G. atlantica atlantica</i> presentan ocelos y OVS azul/UV con el pico de reflectancia en el UV; los ocelos y OVS amarillos de <i>G. simonyi</i> y los verdes de <i>G. atlantica mahoratae</i> presentan un pico secundario de reflectancia en el UV.	Font y Molina-Borja, 2004
<i>Gallotia galloti</i>	Los machos de las dos subespecies presentes en la isla de Tenerife ( <i>G. galloti galloti</i> y <i>G. galloti eisen-trauti</i> ) tienen manchas laterales y ventrolaterales con el pico de reflectancia en el UV.	Thorpe y Richard, 2001; Molina-Borja <i>et al.</i> , 2006
<i>Acanthodactylus beershebensis</i>	La cola de los juveniles refleja en el UV.	Hawlena <i>et al.</i> , 2006
<i>Podarcis</i> spp.	Ocelos y OVS tienen su pico de reflectancia en el UV; algunas características espectrales correlacionan con la condición física de los machos.	Pérez i de Lanuza y Font, 2006
<i>Lacerta (Zootoca) vivipara</i>	La coloración ventral de los machos presenta un pico de reflectancia secundario en el UV.	Vercken <i>et al.</i> , 2007
<i>Lacerta agilis</i>	Coloración nupcial de los machos con un pico secundario en el UV.	Pérez i de Lanuza y Font, 2007
<i>Lacerta schreiberi</i>	Coloración azul de la cabeza y coloración amarilla del pecho con sendos picos secundarios de reflectancia en el UV.	Martín y López, 2009
<i>Lacerta (Timon) lepida</i>	Coloración azul/UV en ocelos y OVS; los picos de reflectancia son sexualmente dimórficos, situándose el máximo en el espectro UV en machos y en el azul en hembras.	Font <i>et al.</i> , 2009



**Figura 2.** Espectros de reflectancia de las escamas ventrales externas (OVS) de los machos de distintas especies de lacértidos. En la mayoría de las especies se trata de manchas azul/UV con un único pico de reflectancia en el espectro UV. En otros casos, se trata de manchas con el pico principal en el espectro visible (que por ejemplo el ojo humano percibe como amarillo en *Acanthodactylus erythrurus* o verde en *Psammodromus hispanicus*) y un pico secundario en el UV. En la foto aparece un detalle de las OVS de un macho de *Podarcis lilfordi* ssp. *giglioli* donde puede observarse como se intercalan las manchas azul/UV con otras OVS que presentan el color ventral de fondo (los espectros de reflectancia respectivos se representan en la gráfica con trazo discontinuo, foto de Guillem Pérez i de Lanuza).

A pesar de que cada vez tenemos más indicios de que el espectro UV puede ser importante para la comunicación en muchos lagartos, sigue habiendo autores que ignoran este aspecto de la percepción visual de los animales que utilizan en sus investigaciones. En concreto, algunos métodos colorimétricos (e. g., Munsell color system) están diseñados teniendo en cuenta el sistema visual humano y no son por tanto adecuados para estudiar la percepción visual de un lagarto. Colores que para un observador humano parecen similares pueden dar lugar a percepciones visuales radicalmente distintas en el lagarto, y viceversa. Un problema similar plantean los experimentos que implican la aplicación de

pigmentos a los lagartos o que utilizan modelos coloreados. En este caso, la adecuación de los colores utilizados debería determinarse utilizando métodos objetivos como la espectrofotometría y no supeditarse al criterio de un humano que, como sabemos, percibe los colores de forma muy distinta a como lo hace un lagarto.

SEÑALES CROMÁTICAS Y HONESTIDAD EN LA COMUNICACIÓN

La evolución y mantenimiento de sistemas estables de comunicación exige que las señales sean honestas, es decir, que exista una relación consistente entre la variación en alguna característica de las señales (tamaño,

frecuencia, intensidad) y algún atributo del emisor o del ambiente (Searcy y Nowicki, 2005). El color de los animales se debe bien a la presencia de pigmentos, como los carotenoides y la melanina, o a la interacción física de la luz con estructuras de escala nanométrica presentes en el integumento. Los colores producidos mediante este último mecanismo se denominan colores estructurales, entre los que se incluyen las manchas azules (o azul/UV) de los lagartos. Numerosos estudios han relacionado la variación en coloraciones debidas a pigmentos, especialmente carotenoides, con la calidad fenotípica del emisor (e. g., Blount y McGraw, 2008), pero la información acerca del posible papel de los colores estructurales como señales honestas es mucho más escasa. No obstante, algunos estudios con aves sugieren que los colores estructurales podrían también funcionar como indicadores fiables de la calidad del emisor (e. g., Siitari *et al.*, 2007).

Varios estudios con lagartos han demostrado que algunas señales cromáticas funcionan como caracteres dependientes de la condición ('condition-dependent traits') que proporcionan información sobre la calidad del emisor ante rivales o posibles parejas sexuales (revisado en Whiting *et al.*, 2003). Por ejemplo, en machos de *Lacerta agilis*, el tamaño y saturación de las manchas laterales de color verde está estrechamente relacionado con la masa y la condición corporal del individuo, caracteres que suelen determinar el éxito en el combate (Olsson, 1994). En *Gallotia galloti*, el área cubierta por las manchas azules es mayor en los machos más grandes, y tanto el tamaño corporal como el área cubierta por las manchas azules son buenos predictores de la dominancia y de la habilidad para el combate (Huyghe *et al.*, 2005). Resulta interesante que, aunque en ambos casos se trata de manchas de color que reflejan en el UV, en ninguno de los dos trabajos citados se analizó la variación en la reflectancia en esta parte del espectro (Molina-Borja *et al.*, 2006; Pérez i de Lanuza y Font, 2007). Recientemente se ha sugerido que la variación en la reflectancia en el

UV podría proporcionar información acerca de la habilidad para el combate en el cordillero *Platysaurus broadleyi* (Stapley y Whiting, 2006; Whiting *et al.*, 2006), pero desconocemos los mecanismos que garantizarían la honestidad de las señales en el UV en ningún lagarto. Es posible que dichos mecanismos estén relacionados, como en aves, con los costos de producción y mantenimiento de las nanoestructuras responsables de la producción de los colores estructurales. Claramente son necesarios más estudios para descubrir las complejas relaciones entre coloración, calidad y eficacia biológica en lagartos.

#### SEÑALES VISUALES DINÁMICAS: EL LENGUAJE CORPORAL DE LOS LAGARTOS

Los lagartos se han convertido en importantes modelos para el estudio de las señales visuales dinámicas (Fleishman y Pallus, 2010). Muchos identifican a Charles Carpenter, de la Universidad de Oklahoma, como el precursor más inmediato del moderno estudio de las señales visuales dinámicas en lagartos. Con ayuda de sus estudiantes, Carpenter desarrolló un sencillo método que permitía representar gráficamente los movimientos de cabeceo y de pataleo de los lagartos (Carpenter y Grubitz, 1961). De este modo, los investigadores podían obtener un registro permanente y objetivo de los movimientos estereotipados que forman parte del repertorio de señales comunicativas de muchas especies de lagartos iguánidos y agámidos. La introducción de esta metodología proporcionó al estudio de las señales visuales dinámicas un impulso similar al que recibió en su día el estudio de las vocalizaciones gracias al espectrógrafo de sonidos. Recientemente, el estudio de las señales visuales dinámicas de los lagartos se ha beneficiado del desarrollo de nuevas técnicas experimentales y analíticas. Entre las primeras destacan la técnica del video playback (Ord y Evans, 2002; Ord *et al.*, 2002) y la utilización de lagartos robóticos (Martins *et al.*, 2005; Smith y Martins, 2006; Kelso y Martins, 2008; Thompson *et al.*, 2008; Ord y Stamps, 2009).

Para que una señal comunicativa sea eficaz debe existir una correspondencia entre las características de la señal y las propiedades de los sistemas sensoriales de los receptores de la misma (e. g., Endler, 1993). En el caso de las señales visuales dinámicas, numerosos estudios han demostrado que las características del movimiento incrementan la probabilidad de detección por parte de un posible receptor. Por ejemplo, Fleishman (1988) demostró mediante un análisis de Fourier que los movimientos de cabeceo de los machos de *Anolis auratus* presentan cambios bruscos de velocidad y aceleración que contrastan con el movimiento sinusoidal de la vegetación. El desarrollo de nuevas técnicas para el estudio de las señales visuales dinámicas basadas en el análisis computacional del movimiento supone un avance considerable con respecto a la metodología que introdujo Carpenter, y permite poner a prueba un amplio abanico de hipótesis relativas a la correspondencia entre el diseño de las señales y las características de los sistemas sensoriales de los receptores de las mismas (Peters *et al.*, 2002; Peters y Evans, 2003a, b; Ord *et al.*, 2007; Pallus *et al.*, 2010). Por ejemplo, en el agámido, *Amphibolurus muricatus*, las exhibiciones visuales están precedidas de un movimiento de la cola del animal que barre un área relativamente extensa del campo visual de los receptores, atrayendo su atención hacia el resto de la exhibición (Peters y Evans, 2003a).

#### LOS MOVIMIENTOS DE CABECEO

Los movimientos de cabeceo ('head-bob', 'push-up') consisten en un desplazamiento de la cabeza y/o de la parte anterior del cuerpo del lagarto siguiendo un patrón rítmico más o menos estereotipado. Por lo general, el desplazamiento tiene lugar en el plano vertical, hacia arriba y hacia abajo, pero algunos cabeceos incorporan un componente lateral o rotacional en el movimiento de la cabeza. Aunque los movimientos de cabeceo son más frecuentes en los machos, también se han observado en las hembras, juveniles o neonatos de algunas especies. Su función está relacionada con el establecimiento y la

defensa del territorio, con la dominancia social o con el cortejo (Carpenter y Ferguson, 1977; Jenssen, 1977; Carpenter, 1978; Martins, 1991, 1993; Labra *et al.*, 2007). En algunos casos los cabeceos son señales dirigidas a depredadores potenciales con una función disuasoria (Leal, 1999). La forma o estructura de los cabeceos posee una gran plasticidad evolutiva y su variabilidad no parece estar relacionada con factores filogenéticos o ecológicos (e. g., tipo de hábitat). Dado que su estructura es característica de cada especie y varía de unas especies a otras, se ha sugerido que los movimientos de cabeceo podrían estar implicados en la discriminación específica y en el mantenimiento del aislamiento reproductivo (Martins *et al.*, 2004; Ord y Stamps, 2009). También se ha descrito variación entre poblaciones de una misma especie y entre individuos de una misma población, por lo que se ha sugerido que los movimientos de cabeceo podrían permitir el reconocimiento individual (Martins, 1991; Martins *et al.*, 1998). Muchas especies poseen un repertorio que incluye varios tipos de cabeceo estructural y funcionalmente distintos (e. g., Font y Kramer, 1989). La estructura del movimiento de cabeceo puede variar en función del tipo de interacción (Decourcy y Jenssen, 1994), del estado fisiológico del animal que realiza la exhibición (Brandt, 2003), o incluso de la posición que ocupa el animal que cabecea en el campo visual del receptor (Hews *et al.*, 2004). Además, trabajos recientes han puesto de manifiesto que los lagartos son capaces de evaluar las condiciones ambientales y modular la estructura de los movimientos de cabeceo para aumentar la eficacia en la comunicación. Los cabeceos de varias especies de *Anolis*, por ejemplo, se hacen más rápidos e incorporan movimientos de alerta que atraen la atención de los receptores cuando el viento intensifica el movimiento de la vegetación (Ord *et al.*, 2007; Ord y Stamps, 2008).

#### LOS MOVIMIENTOS DE PATALEO: ¡ATENCIÓN AL JUEGO DE PIERNAS!

Después de los cabeceos, los movimientos de pataleo son las señales visuales dinámi-

cas aparentemente más extendidas entre los lagartos. Durante el pataleo ('foot-shake', 'hand-wave'), el lagarto mueve una o varias patas arriba y abajo de forma rítmica. En ocasiones la pata se desplaza describiendo una trayectoria elíptica o circular ('circumduction'), y su movimiento recuerda al del brazo de un nadador de crawl (Carpenter *et al.*, 1970). Se han descrito pataleos en lagartos de las familias Agamidae, Iguanidae, Teiidae, Liolaemidae y Lacertidae (Fig. 3). Al igual que ocurre con los cabeceos, los pataleos parecen idealmente diseñados para desencadenar una respuesta por parte del sistema visual de los lagartos, ya que se trata de movimientos que conjugan una gran velocidad con cambios bruscos de aceleración (Fleishman, 1992). No obstante, en comparación con los estudios sobre cabeceos, los dedicados a los movimientos de pataleo son mucho más escasos y a menudo se limitan a constatar su existencia o a sugerir posibles funciones sin el necesario apoyo empírico. De hecho, no disponemos de

información fiable acerca de la incidencia de este comportamiento en muchos grupos de lagartos. Es posible que esta falta de información se deba, al menos en parte, a que en muchos casos los movimientos son rápidos o de escasa amplitud, por lo que fácilmente pueden pasar desapercibidos o confundirse con otros comportamientos.

Desde el punto de vista de su función comunicativa, se ha sugerido que los movimientos de pataleo podrían ser señales de dominancia o agresión, de sumisión, e incluso un comportamiento que permitiría a las hembras rechazar el cortejo de los machos (Ord *et al.*, 2002; revisado en Halloy y Castillo, 2006). En *Cnemidophorus murinus*, un teiido de la isla de Bonaire, se ha demostrado que el pataleo funciona como una señal dirigida a los depredadores ('pursuit-deterrent'; Cooper *et al.*, 2004). Un problema adicional en el estudio de los pataleos es que en muchos trabajos no se ha tenido en cuenta la posibilidad de que varios tipos de pataleo, posiblemente con funciones distin-

**Tabla 2.** Lista de polimorfismos de coloración que han sido relacionados con la existencia de estrategias reproductivas alternativas en lagartos.

Especie	Sexo	Polimorfismo	Referencias
<i>Urosaurus ornatus</i>	Machos	Tres coloraciones en la región gular (i. e., azul, amarillo y naranja)	Hover, 1985; Thompson y Moore, 1991; Zucker, 1994; Carpenter, 1995 a, b
<i>Uta stansburiana</i>	Machos	Tres coloraciones en la región gular (i. e., azul, amarillo y naranja)	Sinervo y Lively, 1996
<i>Ctenophorus pictus</i>	Machos	Dos coloraciones en la región cefálica (i. e., amarillo y rojo)	Healey <i>et al.</i> , 2007; Olsson <i>et al.</i> , 2007
<i>Podarcis melisellensis</i>	Machos	Tres coloraciones en la región ventral y gola (i. e., blanco, amarillo y naranja)	Huyghe <i>et al.</i> , 2007
<i>Podarcis muralis</i>	Machos	Tres coloraciones en la región ventral y gola (i. e., blanco, amarillo y naranja)	Sacchi <i>et al.</i> , 2007a, b; Calsbeek <i>et al.</i> , 2010; Fig. 4
	Hembras	Tres coloraciones en la región gular (i. e., blanco, amarillo y naranja)	
<i>Anolis sagrei</i>	Hembras	Tres patrones distintos de coloración dorsal	Calsbeek <i>et al.</i> , 2008
<i>Lacerta vivipara</i>	Hembras	Variación en la coloración ventral y de la gola (i. e., amarillo, naranja y coloraciones intermedias)	Sinervo <i>et al.</i> , 2007; Vercken <i>et al.</i> , 2007, 2008, 2010; Vercken y Clobert, 2008; pero véase Cote <i>et al.</i> , 2008



**Figura 3.** *Meroles ctenodactylus* (Lacertidae) exhibiendo un movimiento de pataleo con sus dos patas anteriores. Ejemplar fotografiado en un cordón dunar en la costa oeste de Sudáfrica, cerca del parque nacional de Namaqua (foto de Pau Carazo).

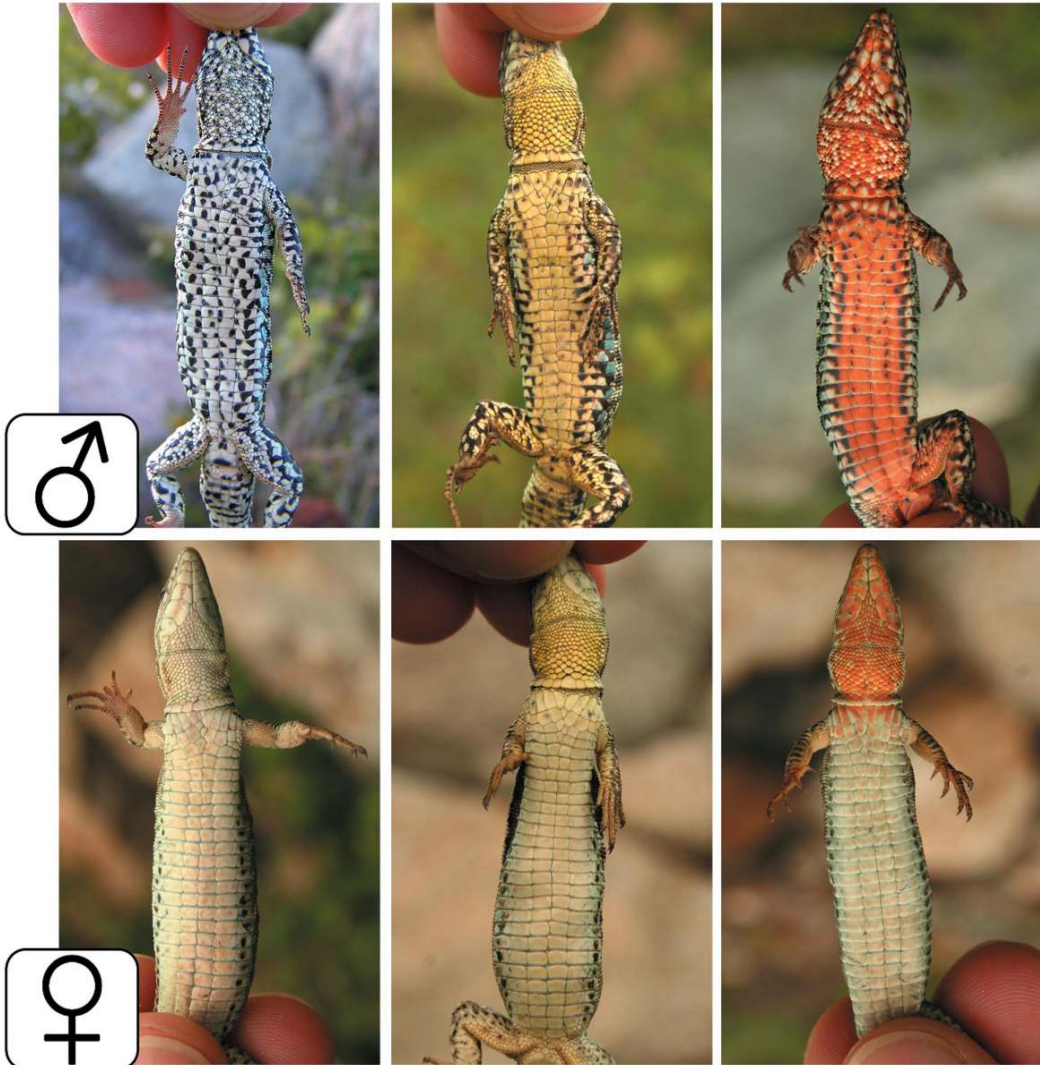
tas, formen parte del repertorio de una misma especie. Así ocurre, por ejemplo, en varias especies de lacértidos que poseen un repertorio que incluye hasta tres tipos distintos de pataleo (Carazo y Font, 2006). Estos no sólo difieren en su estructura (la forma, cadencia y duración del movimiento, así como las patas implicadas), sino que aparecen en contextos distintos, por lo que es posible que constituyan señales comunicativas con funciones distintas.

### CONCLUSIONES

El estudio del comportamiento de los lagartos ha experimentado importantes avances empíricos, teóricos y metodológicos en los últimos años. Este comentario se ha centrado en la comunicación, pero existen otras parcelas del estudio del comportamiento donde la contribución de los trabajos con lagartos ha sido decisiva, como los mecanismos neurales y endocrinos de la reproduc-

ción (Crews y Moore, 2005; Crews *et al.*, 2009), la territorialidad (Stamps, 1994), o las consecuencias adaptativas del modo de forrajeo (Reilly *et al.*, 2007). Los trabajos con lagartos ocupan también un lugar muy destacado en el estudio de la evolución y la función de las estrategias/tácticas reproductivas alternativas en los animales, y proporcionan algunos de los casos mejor estudiados hasta la fecha (Calsbeek y Sinervo, 2008; Tabla 2, Fig. 4). La utilización de ejemplos en los que intervienen lagartos es cada vez más frecuente en los libros de texto de comportamiento animal (e. g., Alcock, 2009) y posiblemente no sea casual que las portadas de los dos textos más recientes de ecología del comportamiento estén ocupadas por sendas ilustraciones de lagartos (Danchin *et al.*, 2008; Westneat y Fox, 2010). Esta situación hubiese resultado inimaginable hace apenas unas pocas décadas, cuando los estudios del comportamiento de los lagartos eran todavía una auténtica rareza.





**Figura 4.** Aspecto de la coloración ventral de los tres morfotipos de color presentes en una población de *Podarcis muralis* del Pirineo oriental (machos en las fotos superiores y hembras en las inferiores). En los machos no blancos la coloración se extiende por toda la superficie ventral, mientras que en las hembras sólo está presente en la región gular (fotos de Enrique Font).

A pesar de los estereotipos que todavía persisten en torno a su comportamiento, hoy sabemos que las señales comunicativas de muchos lagartos rivalizan en riqueza y complejidad con las de cualquier vertebrado. Además, cada vez disponemos de información más completa y precisa acerca de las relaciones filogenéticas de muchos grupos de lagartos. Esto permite formular preguntas y analizar la información disponible en

un contexto explícitamente filogenético, y abre la puerta a aplicaciones cada vez más sofisticadas del método comparativo (e. g., Ord *et al.*, 2001; Ord y Blumstein, 2002; Ord y Martins, 2006; Ord y Stuart-Fox, 2006; Stuart-Fox *et al.*, 2007). La secuenciación del primer genoma completo de un lagarto (*Anolis carolinensis*) ofrece también interesantes perspectivas para el estudio de los cambios genéticos asociados a los procesos



de radiación adaptativa, incluyendo aquellos que afectan a la coloración o a las señales visuales dinámicas.

No obstante, es necesario recordar que no existe información sobre el comportamiento de la mayoría de las especies de lagartos, y que un énfasis excesivo en unas pocas especies 'modelo' puede llevarnos a ignorar la misma diversidad que hace interesante el estudio de este grupo de vertebrados. La diversidad es un arma de doble filo ya que desconocemos hasta qué punto se puede generalizar a partir de resultados obtenidos con *Anolis*, *Sceloporus* o algún otro iguánido 'representativo'. En particular, la rica herpetofauna sudamericana ofrece un material infravalorado y potencialmente muy valioso para estudios del tipo de los que hemos revisado aquí. El estudio del comportamiento de una gran diversidad de especies resulta especialmente acuciante a la vista de la creciente amenaza que factores como el cambio climático, la contaminación, las especies invasoras o la pérdida y degradación de sus hábitats naturales suponen para la supervivencia de muchas especies (Gibbons *et al.*, 2000; Whitfield *et al.*, 2007; Sinervo *et al.*, 2010).

#### AGRADECIMIENTOS

A Monique Halloy por su amable invitación a participar en este número del Acta zoológica lilloana. A Antonieta Labra por sus comentarios que sin duda han contribuido a mejorar el manuscrito. Parte del trabajo descrito aquí ha sido financiado por la Generalitat Valenciana (GV05-138, ACOMP/2009/339) y por el Ministerio de Educación y Ciencia (CGL2006-03843).

#### LITERATURA CITADA

- Alcock, J. 2009. *Animal Behavior: an Evolutionary Approach*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, 9<sup>th</sup> ed.
- Aragón, P., López, P. y Martín, J. 2000. Size-dependent chemosensory responses to familiar and unfamiliar conspecific faecal pellets by the Iberian rock-lizard, *Lacerta monticola*. *Ethology*, 106: 1115-1128.
- Balasko, M. y Cabanac, M. 1998. Behavior of juvenile lizards (*Iguana iguana*) in a conflict between temperature regulation and palatable food. *Brain, Behavior and Evolution*, 52: 257-262.
- Barbosa, D., Desfilis, E., Carretero, M. A. y Font, E. 2005. Chemical stimuli mediate species recognition in *Podarcis* wall lizards. *Amphibia-Reptilia*, 26: 257-263.
- Barbosa, D., Font, E., Desfilis, E. y Carretero, M. A. 2006. Chemically mediated species recognition in closely related *Podarcis* wall lizards. *Journal of Chemical Ecology*, 32: 1587-1598.
- Blomberg, S. P., Owens, I. P. F. y Stuart-Fox, D. 2001. Ultraviolet reflectance in the small skink *Carlia pectoralis*. *Herpetological Review*, 32: 16-17.
- Blount, J. D. y McGraw, K. J. 2008. Signal functions of carotenoid colouration. En: G. Britton, S. Li-aaen-Jensen y H. Pfander (eds.), *Carotenoids: Natural Functions*. Birkhauser Verlag, Basel, 4: 213-236.
- Bonnet, X., Shine, R. y Lourdais, O. 2002. Taxonomic chauvinism. *Trends in Ecology and Evolution*, 17: 1-3.
- Bowmaker, J. K., Loew, E. R. y Ott, M. 2005. The cone photoreceptors and visual pigments of chameleons. *Journal of Comparative Physiology A-Neuroethology Sensory Neural and Behavioral Physiology*, 191: 925-932.
- Bradbury, J. W. y Vehrencamp, S. L. 1998. *Principles of Animal Communication*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- Brandt, Y. 2003. Lizard threat display handicaps endurance. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 270: 1061-1068.
- Burghardt, G. M. 2005. *The Genesis of Animal Play: Testing the Limits*. MIT Press, Cambridge, Massachusetts.
- Burkhardt, R. W. 2005. *Patterns of Behavior: Konrad Lorenz, Niko Tinbergen, and the Founding of Ethology*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Butler, A. B. y Cotterill, R. M. J. 2006. Mammalian and avian neuroanatomy and the question of consciousness in birds. *Biological Bulletin*, 211: 106-127.
- Cabanac, M. 1999. Emotion and phylogeny. *Journal of Consciousness Studies*, 6: 176-190.
- Cabanac, M., Cabanac, A. J. y Parent, A. 2009. The emergence of consciousness in phylogeny. *Behavioural Brain Research*, 198: 267-272.
- Calsbeek, R. y Sinervo, B. 2008. Alternative reproductive tactics in reptiles. En: R. F. Oliveira, M. Taborsky y H. J. Brockmann (eds.), *Alternative Reproductive Tactics*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 332-342.
- Calsbeek, R., Bonneaud, C. y Smith, T. B. 2008. Differential fitness effects of immunocompetence and neighbourhood density in alternative female lizard morphs. *Journal of Animal Ecology*, 77: 103-109.

- Calsbeek, R., Hasselquist, D. y Clobert, J. 2010. Multivariate phenotypes and the potential for alternative phenotypic optima in wall lizard (*Podarcis muralis*) ventral colour morphs. *Journal of Evolutionary Biology*, 23: 1138-1147.
- Carazo, P. y Font, E. 2006. Señales visuales dinámicas en la lagartija roquera (*Podarcis muralis*). XI Congreso Nacional y VIII Iberoamericano de Etología, Puerto de la Cruz, Tenerife.
- Carazo, P., Font, E. y Desfilis, E. 2007. Chemosensory assessment of rival competitive ability and scent-mark function in a lizard, *Podarcis hispanica*. *Animal Behaviour*, 74: 895-902.
- Carazo, P., Font, E. y Desfilis, E. 2008. Beyond 'nasty neighbours' and 'dear enemies'? Individual recognition by scent marks in a lizard (*Podarcis hispanica*). *Animal Behaviour*, 76: 1953-1963.
- Carpenter, C. C. 1978. Comparative display behavior in the genus *Sceloporus* (Iguanidae). *Contributions to Biology and Geology, Milwaukee Public Museum*, 18: 1-71.
- Carpenter, C. C. y Ferguson, G. W. 1977. Variation and evolution of stereotyped behavior in reptiles. En: C. Gans y D. W. Tinkle (eds.), *Biology of the Reptilia, Ecology and Behavior A*. Academic Press, New York, 7: 335-554.
- Carpenter, C. C. y Grubitz, G. 1961. Time-motion study of a lizard. *Ecology*, 42: 199-200.
- Carpenter, C. C., Badham, J. A. y Kimble, B. 1970. Behavior patterns of three species of *Amphibolurus* (Agamidae). *Copeia*, 1970: 497-505.
- Carpenter, G. C. 1995a. The ontogeny of a variable social badge: throat color development in tree lizards (*Urosaurus ornatus*). *Journal of Herpetology*, 29: 7-13.
- Carpenter, G. C. 1995b. Modeling dominance: the influence of size, coloration, and experience on dominance relations in tree lizards (*Urosaurus ornatus*). *Herpetological Monographs*, 9: 88-101.
- Chapple, D. G. 2003. Ecology, life-history, and behavior in the Australian scincid genus *Egernia*, with comments on the evolution of complex sociality in lizards. *Herpetological Monographs*, 17: 145-180.
- Chapple, D. G. y Keogh, J. S. 2006. Group structure and stability in social aggregations of White's skink, *Egernia whitii*. *Ethology*, 112: 247-257.
- Cooper, W. E. 1991. Responses to prey chemicals by a lacertid lizard, *Podarcis muralis*: prey chemical discrimination and poststrike elevation in tongue-flick rate. *Journal of Chemical Ecology*, 17: 849-863.
- Cooper, W. E. y Greenberg, N. 1992. Reptilian coloration and behavior. En: C. Gans y D. Crews (eds.), *Biology of the Reptilia, Physiology E, Hormones, Brain and Behavior*. University of Chicago Press, Chicago, 18: 298-422.
- Cooper, W. E., Pérez-Mellado, V., Baird, T. A., Caldwell, J. P. y Vitt, L. J. 2004. Pursuit deterrent signalling by the Bonaire whiptail lizard *Cnemidophorus murinus*. *Behaviour*, 141: 297-311.
- Cote, J., Le Galliard, J. F., Rossi, J. M. y Fitze, P. S. 2008. Environmentally induced changes in carotenoid-based coloration of female lizards: a comment on Vercken *et al.* *Journal of Evolutionary Biology*, 21: 1165-1172.
- Crews, D. y Moore, M. C. 2005. Historical contributions of research on reptiles to behavioral neuroendocrinology. *Hormones and Behavior*, 48: 384-394.
- Crews, D., Sanderson, N. y Dias, B. H. 2009. Hormones, brain, and behavior in reptiles. En: D. W. Pfaff, A. P. Arnold, A. M. Etgen, S. E. Fahrbach y R. T. Rubin (eds.), *Hormones, Brain and Behavior*. Academic Press, San Diego, 2<sup>nd</sup> ed., pp. 771-816.
- Cuthill, I. C., Partridge, J. C., Bennett, A. T. D., Church, S. C., Hart, N. S. y Hunt, S. 2000. Ultraviolet vision in birds. *Advances in the Study of Behavior*, 29: 159-214.
- Danchin, E., Giraldeau, L. A. y Cézilly, F. 2008. *Behavioural Ecology*. Oxford University Press, Oxford.
- Deckel, A. W. y Jevitts, E. 1997. Left vs. right-hemisphere regulation of aggressive behaviors in *Anolis carolinensis*: effects of eye-patching and fluoxetine administration. *Journal of Experimental Zoology*, 278: 9-21.
- Decourcy, K. R. y Jenssen, T. A. 1994. Structure and use of male territorial headbob signals by the lizard *Anolis carolinensis*. *Animal Behaviour*, 47: 251-262.
- Desfilis, E. y Font, E. 2002. Efectos de la experiencia sobre el comportamiento depredador de los reptiles. *Revista Española de Herpetología*, Vol. especial 2002: 79-94.
- Ebrey, T. y Koutalos, Y. 2001. Vertebrate photoreceptors. *Progress in Retinal and Eye Research*, 20: 49-94.
- Ellingson, J. M., Fleishman, L. J. y Loew, E. R. 1995. Visual pigments and spectral sensitivity of the diurnal gecko *Gonatodes albobularis*. *Journal of Comparative Physiology A*, 177: 559-567.
- Endler, J. A. 1990. On the measurement and classification of colour in studies of animal colour patterns. *Biological Journal of the Linnean Society*, 41: 315-352.
- Endler, J. A. 1992. Signals, signal conditions, and the direction of evolution. *American Naturalist*, 139: S125-S153.
- Endler, J. A. 1993. Some general comments of the evolution and design of animal communication systems. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 340: 215-225.
- Ferguson, G. W. 1977. Display and communications in reptiles: an historical perspective. *American Zoologist*, 17: 167-176.
- Fleishman, L. J. 1988. Sensory and environmental influences on display form in *Anolis auratus*, a

- grass anole from Panama. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 22: 309-316.
- Fleishman, L. J. 1992. The influence of the sensory system and the environment on motion patterns in the visual displays of Anoline lizards and other vertebrates. *American Naturalist*, 139: S36-S61.
- Fleishman, L. J. y Pallus, A. C. 2010. Motion perception and visual signal design in *Anolis* lizards. *Proceedings of the Royal Society B*, in press.
- Fleishman, L. J. y Persons, M. 2001. The influence of stimulus and background colour on signal visibility in the lizard *Anolis cristatellus*. *Journal of Experimental Biology*, 204: 1559-1575.
- Fleishman, L. J., Loew, E. R. y Leal, M. 1993. Ultraviolet vision in lizards. *Nature*, 365: 397.
- Fleishman, L. J., Bowman, N., Saunders, D., Miller, W. E., Rury, M. J. y Loew, E. R. 1997. The visual ecology of Puerto Rican anoline lizards: habitat light and spectral sensitivity. *Journal of Comparative Physiology A*, 181: 446-460.
- Font, E. 1996. Los sentidos químicos de los reptiles: Un enfoque etológico. En: F. Colmenares (ed.), *Etología, Psicología Comparada y Comportamiento Animal*. Síntesis, Madrid, pp. 197-259.
- Font, E. y Kramer, M. 1989. A multivariate clustering approach to display repertoire analysis: headbobbing in *Anolis equestris* (Sauria, Iguanidae). *Amphibia-Reptilia*, 10: 331-344.
- Font, E. y Molina-Borja, M. 2004. Ultraviolet reflectance of color patches in *Gallotia galloti* from Tenerife, Canary Islands. En: V. Pérez-Mellado, N. Riera y A. Perera (eds.), *The Biology of Lacertid Lizards*. Institut Menorquí d'Estudis, Menorca, pp. 201-221.
- Font, E., Pérez i de Lanuza, G. y Sampedro, C. 2009. Ultraviolet reflectance and cryptic sexual dichromatism in the ocellated lizard, *Lacerta (Timon) lepida* (Squamata: Lacertidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 97: 766-780.
- Font, E., Pérez i de Lanuza, G., Cid, P. y Latorre, A. 2007. Ultraviolet visual sensitivity in lacertid lizards. 14th European Congress of Herpetology, Porto, Portugal.
- Fox, S. F., McCoy, J. K. y Baird, T. A. 2003. The evolutionary study of social behavior and the role of lizards as model organisms. En: S. F. Fox, J. K. McCoy y T. A. Baird (eds.), *Lizard Social Behavior*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, pp. xi-xiv.
- Gibbons, J. W., Scott, D. E., Ryan, T. J., Buhlmann, K. A., Tuberville, T. D., Metts, B. S., Greene, J. L., Mills, T., Leiden, Y., Poppy, S. y Winne, C. T. 2000. The global decline of reptiles, déjà vu amphibians. *BioScience*, 50: 653-665.
- Gosling, L. M. y Roberts, S. C. 2001. Scent-marking by male mammals: cheat-proof signals to competitors and mates. *Advances in the Study of Behavior*, 30: 169-217.
- Greenberg, B. y Noble, G. K. 1944. Social behavior of the American chameleon (*Anolis carolinensis* Voigt). *Physiological Zoology*, 17: 392-439.
- Greenberg, N., Burghardt, G. M., Crews, D., Font, E., Jones, R. E. y Vaughan, G. 1989. Reptile models for biomedical research. En: A. D. Woodhead (ed.), *Nonmammalian Animal Models for Biomedical Research*. CRC Press, Boca Raton, Florida, pp. 289-308.
- Hall, M. I. 2008. Comparative analysis of the size and shape of the lizard eye. *Zoology*, 111: 62-75.
- Halloy, M. y Castillo, M. 2006. Forelimb wave displays in lizard species of the genus *Liolaemus* (Iguania: Liolaemidae). *Herpetological Natural History*, 9: 127-133.
- Halloy, M. y Halloy, S. 1997. An indirect form of parental care in a high altitude viviparous lizard, *Liolaemus huachuasicus* (Tropiduridae). *Bulletin of the Maryland Herpetological Society*, 33: 139-155.
- Halloy, M., Boretto, J. M. y Ibarquengoytia, N. R. 2007. Signs of parental behavior in *Liolaemus elongatus* (Sauria: Liolaemidae) of Neuquén, Argentina. *South American Journal of Herpetology*, 2: 141-147.
- Halpern, M. 1992. Nasal chemical senses in reptiles: structure and function. En: C. Gans y D. Crews (eds.), *Biology of the Reptilia, Physiology E, Hormones, Brain and Behavior*. The University of Chicago Press, Chicago, 18: 423-523.
- Hawlana, D., Boochnik, R., Abramsky, Z. y Bouskila, A. 2006. Blue tail and striped body: why do lizards change their infant costume when growing up? *Behavioral Ecology*, 17: 889-896.
- Head, M. L., Keogh, J. S. y Doughty, P. 2005. Male southern water skinks (*Eulamprus heatwolei*) use both visual and chemical cues to detect female sexual receptivity. *Acta Ethologica*, 8: 79-85.
- Healey, M., Uller, T. y Olsson, M. 2007. Seeing red: morph-specific contest success and survival rates in a colour-polymorphic agamid lizard. *Animal Behaviour*, 74: 337-341.
- Hebets, E. A. y Papaj, D. R. 2005. Complex signal function: developing a framework of testable hypotheses. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 57: 197-214.
- Hedges, S. B. y Thomas, R. 2001. At the lower size limit in amniote vertebrates: a new diminutive lizard from the West Indies. *Caribbean Journal of Science*, 37: 168-173.
- Hews, D. K. y Benard, M. F. 2001. Negative association between conspicuous visual display and chemosensory behavior in two phrynosomatid lizards. *Ethology*, 107: 839-850.
- Hews, D. K. y Worthington, R. A. 2001. Fighting from the right side of the brain: left visual field preference during aggression in free-ranging male tree lizards (*Urosaurus ornatus*). *Brain, Behavior and Evolution*, 58: 356-361.

- Hews, D. K., Castellano, M. y Hara, E. 2004. Aggression in females is also lateralized: left-eye bias during aggressive courtship rejection in lizards. *Animal Behaviour*, 68: 1201-1207.
- Houck, L. D. 2009. Pheromone communication in amphibians and reptiles. *Annual Review of Physiology*, 71: 161-176.
- Houde, A. E. 1997. Sex, Color, and Mate Choice in Guppies. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Hover, E. L. 1985. Differences in aggressive behavior between two throat color morphs in a lizard, *Urosaurus ornatus*. *Copeia*, 1985: 933-940.
- Huang, W. S. 2006. Parental care in the long-tailed skink, *Mabuya longicaudata*, on a tropical Asian island. *Animal Behaviour*, 72: 791-795.
- Hunt, D. M., Wilkie, S. E., Bowmaker, J. K. y Poopalasundaram, S. 2001. Vision in the ultraviolet. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 58: 1583-1598.
- Huyghe, K., Vanhooydonck, B., Herrel, A., Tadic, Z. y Van Damme, R. 2007. Morphology, performance, behavior and ecology of three color morphs in males of the lizard *Podarcis melisellensis*. *Integrative and Comparative Biology*, 47: 211-220.
- Huyghe, K., Vanhooydonck, B., Scheers, H., Molina-Borja, M. y Van Damme, R. 2005. Morphology, performance and fighting capacity in male lizards, *Gallotia galloti*. *Functional Ecology*, 19: 800-807.
- Jenssen, T. A. 1977. Evolution of anoline lizard display behavior. *American Zoologist*, 17: 203-215.
- Karsten, K. B., Andriamandimbarisoa, L. N., Fox, S. F. y Raxworthy, C. J. 2008. A unique life history among tetrapods: an annual chameleon living mostly as an egg. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105: 8980-8984.
- Kelso, E. C. y Martins, E. P. 2008. Effects of two courtship display components on female reproductive behaviour and physiology in the sagebrush lizard. *Animal Behaviour*, 75: 639-646.
- Kitzler, G. 1941. Die Paarungsbiologie einiger Eidechsen. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 4: 353-402.
- Kramer, G. 1937. Beobachtungen über Paarungsbiologie und soziales Verhalten von Mauereidechsen. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*, 32: 752-783.
- Labra, A. 2006. Chemoreception and the assessment of fighting abilities in the lizard *Liolaemus monticola*. *Ethology*, 112: 993-999.
- Labra, A. 2008. Multi-contextual use of chemosignals by *Liolaemus* lizards. En: J. L. Hurst, R. J. Beynon, S. C. Roberts y T. D. Wyatt (eds.), *Chemical Signals in Vertebrates*. Springer, New York, 11: 357-365.
- Labra, A., Carazo, P., Desfilis, E., y Font, E. 2007. Agonistic interactions in a *Liolaemus* lizard: structure of head bob displays. *Herpetologica*, 63: 11-18.
- Lappin, A. K., Brandt, Y., Husak, J. F., Macedonia, J. M. y Kemp, D. J. 2006. Gaping displays reveal and amplify a mechanically based index of weapon performance. *American Naturalist*, 168: 100-113.
- Leal, M. 1999. Honest signalling during prey-predator interactions in the lizard *Anolis cristatellus*. *Animal Behaviour*, 58: 521-526.
- LeBas, N. R. y Marshall, N. J. 2000. The role of colour in signalling and male choice in the agamid lizard *Ctenophorus ornatus*. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 267: 445-452.
- LeBas, N. R. y Marshall, N. J. 2001. No evidence of female choice for a condition-dependent trait in the agamid lizard, *Ctenophorus ornatus*. *Behaviour*, 138: 965-980.
- Lemos-Espinal, J. A., Smith, G. R., Ballinger, R. E. 1997. Neonate-female associations in *Xenosaurus newmanorum*. A case of parental care in a lizard? *Herpetological Review*, 28: 22-23.
- Loew, E. R. 1994. A third, ultraviolet-sensitive, visual pigment in the Tokay gecko (*Gekko gekko*). *Vision Research*, 34: 1427-1431.
- Loew, E. R., Fleishman, L. J., Foster, R. G. y Provenzio, I. 2002. Visual pigments and oil droplets in diurnal lizards: a comparative study of Caribbean anoles. *Journal of Experimental Biology*, 205: 927-938.
- Loew, E. R., Govardovskii, V. I., Rohlich, P. y Szel, A. 1996. Microspectrophotometric and immunocytochemical identification of ultraviolet photoreceptors in geckos. *Visual Neuroscience*, 13: 247-256.
- López, P. y Martín, J. 2005. Female Iberian wall lizards prefer male scents that signal better cell-mediated immune response. *Biology Letters*, 1: 404-406.
- López, P., Aragón, P. y Martín, J. 2003. Responses of female lizards, *Lacerta monticola*, to males' chemical cues reflect their mating preferences for older males. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 55: 73-79.
- López, P., Muñoz, A. y Martín, J. 2002. Symmetry, male dominance and female mate preferences in the Iberian rock lizard, *Lacerta monticola*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 52: 342-347.
- Lorenz, K. Z. 1981. *The Foundations of Ethology*. Springer-Verlag, New York.
- Losey, G. S. 2003. Crystals and communication functions of UV-visible coloration in two coral reef damselfish, *Dascyllus aruanus* and *D. reticulatus*. *Animal Behaviour*, 66: 299-307.
- Losey, G. S., Cronin, T. W., Goldsmith, T. H., Hyde, D., Marshall, N. J. y McFarland, W. N. 1999. The UV visual world of fishes: a review. *Journal of Fish Biology*, 54: 921-943.
- Lovern, M. B., Holmes, M. M. y Wade, J. 2004. The green anole, *Anolis carolinensis*: a reptilian model for laboratory studies of reproductive morphology

- and behavior. *Journal of the Institute for Laboratory Animal Research*, 45: 54-64.
- Macedonia, J. M. 1999. Color signal evolution in an ancestor-descendant species pair of Caribbean anoles. *Anolis Newsletter*, V: 67-80.
- Macedonia, J. M. 2001. Habitat light, colour variation, and ultraviolet reflectance in the Grand Cayman anole, *Anolis conspersus*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 73: 299-320.
- Macedonia, J. M., James, S., Wittle, L. W. y Clark, D. L. 2000. Skin pigments and coloration in the Jamaican radiation of *Anolis* lizards. *Journal of Herpetology*, 34: 99-109.
- Main, A. R. y Bull, M. C. 1996. Mother-offspring recognition in two Australian lizards, *Tiliqua rugosa* and *Egernia stokesii*. *Animal Behaviour*, 52: 193-200.
- Manrod, J. D., Hartdegen, R. y Burghardt, G. M. 2008. Rapid solving of a problem apparatus by juvenile black-throated monitor lizards (*Varanus albigularis albigularis*). *Animal Cognition*, 11: 267-273.
- Martín, J. y López, P. 2000. Chemoreception, symmetry and mate choice in lizards. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 267: 1265-1269.
- Martín, J. y López, P. 2006. Links between male quality, male chemical signals, and female mate choice in Iberian Rock Lizards. *Functional Ecology*, 20: 1087-1096.
- Martín, J. y López, P. 2009. Multiple color signals may reveal multiple messages in male Schreiber's green lizards, *Lacerta schreiberi*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63: 1743-1755.
- Martins, E. P. 1991. Individual and sex differences in the use of the push-up display by the sagebrush lizard, *Sceloporus graciosus*. *Animal Behaviour*, 41: 403-416.
- Martins, E. P. 1993. Contextual use of the push-up display by the sagebrush lizard, *Sceloporus graciosus*. *Animal Behaviour*, 45: 25-36.
- Martins, E. P., Bissell, A. N. y Morgan, K. K. 1998. Population differences in a lizard communicative display: evidence for rapid change in structure and function. *Animal Behaviour*, 56: 1113-1119.
- Martins, E. P., Ord, T. J. y Davenport, S. W. 2005. Combining motions into complex displays: playbacks with a robotic lizard. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 58: 351-360.
- Martins, E. P., Labra, A., Halloy, M. y Thompson, J. T. 2004. Repeated large-scale patterns of signal evolution: an interspecific study of *Liolaemus* lizard headbob displays. *Animal Behaviour*, 68: 453-463.
- Mason, R. T. 1992. Reptilian pheromones. En: C. Gans y D. Crews (eds.), *Biology of the Reptilia, Physiology E, Hormones, Brain and Behavior*. The University of Chicago Press, Chicago, 18: 114-228.
- Molina-Borja, M., Font, E. y Mesa Avila, G. 2006. Sex and population variation in ultraviolet reflectance of colour patches in *Gallotia galloti* (Fam. Lacertidae) from Tenerife (Canary Islands). *Journal of Zoology*, 268: 193-206.
- Mouton, P. L. F. N., Flemming, A. F. y Kanga, E. M. 1999. Grouping behaviour, tail-biting behaviour and sexual dimorphism in the armadillo lizard (*Cordylus cataphractus*) from South Africa. *Journal of Zoology*, 249: 1-10.
- Noble, G. K. y Bradley, H. T. 1933. The mating behavior of lizards: its bearing on the theory of natural selection. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 35: 25-100.
- O'Connor, D. y Shine, R. 2003. Lizards in 'nuclear families': a novel reptilian social system in *Egernia saxatilis* (Scincidae). *Molecular Ecology*, 12: 743-752.
- Ödeen, A. y Hastad, O. 2003. Complex distribution of avian color vision systems revealed by sequencing the SWS1 opsin from total DNA. *Molecular Biology and Evolution*, 20: 855-861.
- Ödeen, A., Hastad, O. y Alström, P. 2010. Evolution of ultraviolet vision in shorebirds (Charadriiformes). *Biology Letters*, 6: 370-374.
- Olsson, M. 1994. Why are sand lizard males (*Lacerta agilis*) not equally green? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 35: 169-173.
- Olsson, M., Healey, M., Wapstra, E., Schwartz, T., Lebas, N. y Uller, T. 2007. Mating system variation and morph fluctuations in a polymorphic lizard. *Molecular Ecology*, 16: 5307-5315.
- Ord, T. J. 2008. Dawn and dusk 'chorus' in visually communicating Jamaican anole lizards. *American Naturalist*, 172: 585-592.
- Ord, T. J. y Blumstein, D. T. 2002. Size constraints and the evolution of display complexity: why do large lizards have simple displays? *Biological Journal of the Linnean Society*, 76: 145-161.
- Ord, T. J. y Evans, C. S. 2002. Interactive video playback and opponent assessment in lizards. *Behavioural Processes*, 59: 55-65.
- Ord, T. J. y Martins, E. P. 2006. Tracing the origins of signal diversity in anole lizards: Phylogenetic approaches to inferring the evolution of complex behaviour. *Animal Behaviour*, 71: 1411-1429.
- Ord, T. J. y Stamps, J. A. 2008. Alert signals enhance animal communication in 'noisy' environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105: 18830-18835.
- Ord, T. J. y Stamps, J. A. 2009. Species identity cues in animal communication. *American Naturalist*, 174: 585-593.
- Ord, T. J. y Stuart-Fox, D. 2006. Ornament evolution in dragon lizards: multiple gains and widespread losses reveal a complex history of evolutionary change. *Journal of Evolutionary Biology*, 19: 797-808.
- Ord, T. J., Blumstein, D. T. y Evans, C. S. 2001. Intrasexual selection predicts the evolution of signal

- complexity in lizards. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 268: 737-744.
- Ord, T. J., Peters, R., Clucas, B. y Stamps, J. 2007. Lizards speed up visual displays in noisy motion habitats. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 274: 1057-1062.
- Ord, T. J., Peters, R. A., Evans, C. S., y Taylor, A. J. 2002. Digital video playback and visual communication in lizards. *Animal Behaviour*, 63: 879-890.
- Pallus, A. C., Fleishman, L. J. y Castonguay, P. M. 2010. Modeling and measuring the visual detection of ecologically relevant motion by an *Anolis* lizard. *Journal of Comparative Physiology A*, 196: 1-13.
- Paulissen, M. A. 2008. Spatial learning in the little brown skink, *Scincella lateralis*: the importance of experience. *Animal Behaviour*, 76: 135-141.
- Peters, R. A. y Evans, C. S. 2003a. Introductory tail-flick of the Jacky dragon visual display: signal efficacy depends upon duration. *Journal of Experimental Biology*, 206: 4293-4307.
- Peters, R. A. y Evans, C. S. 2003b. Design of the Jacky dragon visual display: signal and noise characteristics in a complex moving environment. *Journal of Comparative Physiology A*, 189: 447-459.
- Peters, R. A., Clifford, C. W. G. y Evans, C. S. 2002. Measuring the structure of dynamic visual signals. *Animal Behaviour*, 64: 131-146.
- Peters, R., Hemmi, J. y Zeil, J. 2008. Image motion environments: background noise for movement-based animal signals. *Journal of Comparative Physiology A*, 194: 441-456.
- Pérez i de Lanuza, G. y Font, E. 2006. Manchas azules/UV como indicadores de la condición física en la lagartija *Podarcis muralis*. XI Congreso Nacional y VIII Iberoamericano de Etología, Puerto de la Cruz, Tenerife.
- Pérez i de Lanuza, G. y Font, E. 2007. Ultraviolet reflectance of male nuptial colouration in sand lizards (*Lacerta agilis*) from the Pyrenees. *Amphibia-Reptilia*, 28: 438-443.
- Pianka, E. R. 1986. *Ecology and Natural History of Desert Lizards*. Princeton University Press, Princeton.
- Pianka, E. R. y Vitt, L. J. 2003. *Lizards: Windows to the Evolution of Diversity*. University of California Press, Berkeley, California.
- Reilly, S. M., McBrayer, L. B. y Miles, D. B. (eds.). 2007. *Lizard Ecology: the Evolutionary Consequences of Foraging Mode*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Robins, A., Chen, P., Beazley, L. D. y Dunlop, S. A. 2005. Lateralized predatory responses in the ornate dragon lizard (*Ctenophorus ornatus*). *Neuroreport*, 16: 849-852.
- Sacchi, R., Rubolini, D., Gentilli, A., Pupin, F. y Razzetti, E. 2007a. Morph-specific immunity in male *Podarcis muralis*. *Amphibia-Reptilia*, 28: 408-412.
- Sacchi, R., Scali, S., Pupin, F., Gentilli, A. y Fasola, M. 2007b. Microgeographic variation of colour morph frequency and biometry of common wall lizards. *Journal of Zoology*, 273: 389-396.
- Schwenk, K. 1985. Occurrence, distribution and functional significance of taste buds in lizards. *Copeia*, 1985: 91-101.
- Schwenk, K. 1995. Of tongues and noses: chemoreception in lizards and snakes. *Trends in Ecology and Evolution*, 10: 7-12.
- Searcy, W. A. y Nowicki, S. 2005. *The Evolution of Animal Communication*. Princeton University Press, Princeton.
- Siebeck, U. E. 2004. Communication in coral reef fish: the role of ultraviolet colour patterns in damselfish territorial behaviour. *Animal Behaviour*, 68: 273-282.
- Siebeck, U. E. y Marshall, N. J. 2001. Ocular media transmission of coral reef fish: can coral reef fish see ultraviolet light? *Vision Research*, 41: 133-149.
- Siebeck, U. E., Losey, G. S., y Marshall, J. 2006. UV communication in fish. En: F. Ladich, S. P. Collin, P. Moller y B. G. Kapoor (eds.), *Communication in Fishes*. Science Publishers, Enfield (NH), pp. 423-455.
- Siitari, H., Alatalo, R. V., Halme, P., Buchanan, K. L. y Kilpimaa, J. 2007. Color signals in the black grouse (*Tetrao tetrix*): signal properties and their condition dependency. *American Naturalist*, 169: S81-S92.
- Sinervo, B. y Lively, C. M. 1996. The rock-paper-scissors game and the evolution of alternative male strategies. *Nature*, 380: 240-243.
- Sinervo, B., Heulin, B., Surget-Groba, Y., Clobert, J., Miles, D. B., Corl, A., Chaine, A. y Davis, A. 2007. Models of density-dependent genic selection and a new rock-paper-scissors social system. *American Naturalist*, 170: 663-680.
- Sinervo, B., Méndez-de-la-Cruz, F., Miles, D. B., Heulin, B., Bastiaans, E., Villagrán-Santa Cruz, M., Lara-Resendiz, R., Martínez-Méndez, N., Calderón-Espinosa, M. L., Meza-Lázaro, R. N., Gadsden, H., Avila, L. J., Morando, M., De la Riva, I., Sepulveda, P. V., Duarte Rocha, C. F., Ibarquengoytia, N., Aguilar Puntriano, C., Massot, M., Lepetz, V., Oksanen, T. A., Chapple, D. G., Bauer, A. M., Branch, W. R., Clobert, J. y Sites, J. W. 2010. Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science*, 328: 894-899.
- Smith, C. B. y Martins, E. P. 2006. Display plasticity in response to a robotic lizard: signal matching or song sharing in lizards? *Ethology*, 112: 955-962.
- Stamps, J. 1994. Territorial behavior: testing the assumptions. *Advances in the Study of Behavior*, 23: 173-232.

- Stapley, J. y Whiting, M. J. 2006. Ultraviolet signals fighting ability in a lizard. *Biology Letters*, 2: 169-172.
- Stoehr, A. M. y McGraw, K. J. 2001. Ultraviolet reflectance of color patches in male *Sceloporus undulatus* and *Anolis carolinensis*. *Journal of Herpetology*, 35: 168-171.
- Striedter, G. F. 2005. *Principles of Brain Evolution*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- Stuart-Fox, D. 2006. Testing game theory models: fighting ability and decision rules in chameleon contests. *Proceedings of the Royal Society B*, 273: 1555-1561.
- Stuart-Fox, D. y Moussalli, A. 2009. Camouflage, communication and thermoregulation: lessons from colour changing organisms. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 364: 463-470.
- Stuart-Fox, D. y Ord, T. J. 2004. Sexual selection, natural selection and the evolution of dimorphic coloration and ornamentation in agamid lizards. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 271: 2249-2255.
- Stuart-Fox, D., Moussalli, A. y Whiting, M. J. 2007. Natural selection on social signals: signal efficacy and the evolution of chameleon display coloration. *American Naturalist*, 170: 916-930.
- Stuart-Fox, D., Moussalli, A., Marshall, N. J. y Owens, I. P. F. 2003. Conspicuous males suffer high predation risk: visual modelling and experimental evidence from lizards. *Animal Behaviour*, 66: 541-550.
- Stuart-Fox, D., Godinho, R., Irwin, N., Goüy de Bellocq, J., Brito, J. C., Moussalli, A., Hugall, A. F. y Baird, J. E. 2009. Can scent-mediated female mate preference explain an abrupt mtDNA cline in *Lacerta schreiberi*? *Behaviour*, 146: 831-841.
- Sullivan, B. K. y Kwiatkowski, M. A. 2007. Courtship displays in anurans and lizards: theoretical and empirical contributions to our understanding of costs and selection on males due to female choice. *Functional Ecology*, 21: 666-675.
- Sweet, S. S. y Pianka, E. R. 2003. The lizard kings. *Natural History*, 112: 40-45.
- Thompson, C. W. y Moore, M. C. 1991. Throat colour reliably signals status in male tree lizards, *Urosaurus ornatus*. *Animal Behaviour*, 42: 745-753.
- Thompson, J. T., Bissell, A. N. y Martins, E. P. 2008. Inhibitory interactions between multimodal behavioural responses may influence the evolution of complex signals. *Animal Behaviour*, 76: 113-121.
- Thorpe, R. S. 2002. Analysis of color spectra in comparative evolutionary studies: molecular phylogeny and habitat adaptation in the St. Vincent anole (*Anolis trinitatis*). *Systematic Biology*, 51: 554-569.
- Thorpe, R. S. y Richard, M. 2001. Evidence that ultraviolet markings are associated with patterns of molecular gene flow. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98: 3929-3934.
- Thorpe, R. S. y Stenson, G. 2003. Phylogeny, paraphyly and ecological adaptation of the colour and pattern in the *Anolis roquet* complex on Martinique. *Molecular Ecology*, 12: 117-132.
- Tinbergen, N. 1953. *Social Behaviour in Animals*. Methuen, London.
- Tokarz, R. R. 1995. Mate choice in lizards: a review. *Herpetological Monographs*, 9: 17-40.
- van Dongen, P. A. M. 1998. Brain size in vertebrates. En: R. Nieuwenhuys, H. J. ten Donkelaar y C. Nicholson (eds.), *The Central Nervous System of Vertebrates*, Springer-Verlag, Berlin, 3: 2100-2134.
- Vercken, E. y Clobert, J. 2008. Ventral color polymorphism correlates with alternative behavioral patterns in female common lizards (*Lacerta vivipara*). *Ecoscience*, 15: 320-326.
- Vercken, E., Clobert, J. y Sinervo, B. 2010. Frequency-dependent reproductive success in female common lizards: a real-life hawk-dove-bully game? *Oecologia*, 162: 49-58.
- Vercken, E., Sinervo, B. y Clobert, J. 2008. Colour variation in female common lizards: Why we should speak of morphs, a reply to Cote *et al.* *Journal of Evolutionary Biology*, 21: 1160-1164.
- Vercken, E., Massot, M., Sinervo, B. y Clobert, J. 2007. Colour variation and alternative reproductive strategies in females of the common lizard *Lacerta vivipara*. *Journal of Evolutionary Biology*, 20: 221-232.
- Vitt, L. J. y Caldwell, J. P. 2009. *Herpetology: an Introductory Biology of Amphibians and Reptiles*. Academic Press, Burlington, Massachusetts, 3<sup>rd</sup> ed.
- Vitt, L. J. y Pianka, E. R. 1994. Introduction and acknowledgments. En: L. J. Vitt y E. R. Pianka (eds.), *Lizard Ecology: Historical and Experimental Perspectives*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, pp. ix-xii.
- Wang, D., Oakley, T., Mower, J., Shimmin, L. C., Yim, S., Honeycutt, R. L., Tsao, H. y Li, W. H. 2004. Molecular evolution of bat color vision genes. *Molecular Biology and Evolution*, 21: 295-302.
- Weber, H. 1957. Vergleichende Untersuchung des Verhaltens von Smaragdeidechsen (*Lacerta viridis*), Mauereidechsen (*L. muralis*) und Perleidechsen (*L. lepida*). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 14: 448-472.
- Westneat, D. F. y Fox, C. W. 2010. *Evolutionary Behavioral Ecology*. Oxford University Press, Oxford.
- Whitfield, S. M., Bell, K. E., Philippi, T., Sasa, M., Bolanos, F., Chaves, G., Savage, J. M. y Donnelly, M. A. 2007. Amphibian and reptile declines over 35 years at La Selva, Costa Rica. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104: 8352-8356.
- Whiting, M. J., Nagy, K. A. y Bateman, P. W. 2003. Evolution and maintenance of social status signal-

- ling badges: experimental manipulations in lizards. En: S. F. Fox, J. K. McCoy y T. A. Baird (eds.), *Lizard Social Behavior*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, pp. 47-82.
- Whiting, M. J., Stuart-Fox, D. M., O'Connor, D., Firth, D., Bennett, N. C. y Blomberg, S. P. 2006. Ultraviolet signals ultra-aggression in a lizard. *Animal Behaviour*, 72: 353-363.
- Williams, G. C. 1992. *Natural Selection: Domains, Levels, and Challenges*. Oxford University Press, New York.
- Wyatt, T. D. 2003. *Pheromones and Animal Behaviour: Communication by Smell and Taste*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Yokoyama, S. y Shi, Y. 2000. Genetics and evolution of ultraviolet vision in vertebrates. *FEBS Letters*, 486: 167-172.
- Zucker, N. 1994. A dual status-signalling system: a matter of redundancy or differing roles. *Animal Behaviour*, 47: 15-22.