

Sistemas de apareamiento en reptiles: una revisión

MARIANO CUADRADO

*E.B. Doñana - CSIC
Pabellón del Perú, Avda. de María Luisa s/n,
E-41013 Sevilla (España)
e-mail: macuagu@cica.es*

Resumen: En reptiles, el sistema de apareamiento más frecuente es aquel en el que los individuos de ambos sexos se aparean con varios individuos del sexo contrario. Sin embargo, la manera en que se lleva a cabo esto es muy variada. La monogamia (considerada como el vínculo estable, exclusivo y de larga duración, cf. WITTENBERGER, 1981) es la excepción y ha sido registrada tan sólo, en dos lagartos australianos. Dentro de una estación reproductora, la duración del periodo de emparejamiento muestra notables variaciones inter- e intraespecíficas. Si bien suele ser de corta duración (unos pocos días o una semana), en algunas especies, este periodo puede durar mucho más. La situación más frecuente es la defensa por parte del macho de un territorio que contiene el área de campeo de una o más hembras. Por lo general, el área de campeo de macho y hembra se solapan en el espacio mientras que el territorio de los distintos machos no se solapan. Al menos en reptiles, la defensa de territorios monógamos (aquellos que contienen una hembra) suele estar relacionada con el tamaño de los individuos y así, sólo son monógamas las especies de mayor tamaño. Las causas de territorios polígamicos, son muy variadas. Los machos pueden defender un recurso importante para las hembras, las características del área puede provocar agregaciones de hembras en lugares favorables o por último, las hembras pueden verse atraídas por las características de los machos. Muy frecuentemente, individuos monógamos y polígamos coexisten dentro de una misma población. En otros casos, los machos jóvenes actúan como “floaters”. En otras especies, los machos no defienden un territorio sino a una hembra (comportamiento de custodia). Existen otras organizaciones sociales más complejas. Por ejemplo, las hembras de algunas especies defienden un territorio o forman jerarquías. En otras, el comportamiento territorial corre a cargo de la pareja. En iguanas marinas se ha descrito la formación de “leks”. Finalmente, algunas serpientes forman agregaciones explosivas durante la reproducción (o “mating balls” en inglés). Para terminar, se describe el sistema social de apareamiento registrado en el Camaleón común *Chamaeleo chamaeleon*.

Palabras clave: sistemas de apareamiento, comportamiento de custodia, comportamiento territorial, *Chamaeleo*

Abstract: Mating systems in reptiles: a review. - Among vertebrates, reptiles are known to manifest a substantial variation of mating systems based on relatively complex social systems and different spatial organizations. The most frequent mating system is that situation where individuals of both sexes mated with more than one individual of the opposite sex. Monogamy (i.e. exclusive and long term pair bond, cf. WITTENBERGER, 1981) is extremely rare. The length of pair bonding within a reproductive season is often short (few days or one week), although this period is sometimes much longer. Monogamy often leads to a typical territorial behaviour. In general, the home range greatly overlap between the sexes and one sex (often the male) defends non-overlapping breeding territories. This organization is sometimes more complex when for instance, the territories of males include the home range of more than one females. Often, monogamous and polygamic males coexist in the same population within the reproductive season. Proposed mechanisms for social polygyny (a male defending more than one female) are as follows: 1) males may defend either an area containing important results for females (a shelter, food, basking perches or oviposition sites), 2) certain conditions of the habitat produce the aggregation of females at suitable areas or 3) females may select specific home ranges on the basis of male characteristics. In other territorial systems, males (often juveniles) act as floaters or defend territories that overlap with those of dominant (adult) males by adopting inconspicuous behaviours. Furthermore, mate guarding (the defence of a female but not a territory) is also common among reptiles. Females of a few species also defend territories or at least, form social hierarchies. In marine iguanas, males defend leks whereas explosive aggregations (or mating balls) are recorded in a some snakes. Finally, the social mating system in male Common chameleons *Chamaeleo chamaeleon* is described.

Key words: mating systems, mate guarding, territorial behaviour, *Chamaeleo*

INTRODUCCIÓN

El sistema de apareamiento de una especie hace referencia al modo en que los individuos consiguen pareja, el número de parejas que establecen durante la reproducción y el tipo de cuidado parental que llevan a cabo (EMLEN & ORING, 1977). Los sistemas de apareamiento observados en la naturaleza son muy variables y su clasificación resulta difícil ya que en unos casos no existe consenso sobre el significado de los términos utilizados y en otros, el comportamiento observado para la especie puede englobarse en varias de las categorías consideradas. Un criterio de clasificación muy extendido se basa en el número de parejas que establecen los individuos durante la estación reproductora. Según éste, se habla de relaciones monógamas o polígamas (considerando a su vez, otros casos como la poliginia, poliandria etc, ver revisiones en BARASH, 1982; DAVIES, 1991). Otra clasificación atiende no al número de parejas sino al tiempo que dura la relación de pareja. Aquí se habla de monogamia cuando los vínculos que se establece entre los individuos son estables, exclusivos y de larga duración mientras que se habla de poligamia cuando no se cumple alguna de estas premisas (véase una revisión en WITTENBERGER, 1981). Quizás, el método de clasificación más elegante es aquel que se basa en la proporción de sexos registrada durante el apareamiento (cf. ANDERSSON, 1994). Aquí se habla de monogamia cuando la proporción de sexos que interviene en la reproducción está equilibrada y poligamia (ya sea poliandria, poliginia etc.) cuando no lo está.

SISTEMAS DE APAREAMIENTO EN REPTILES

Los sistemas de apareamiento registrados en reptiles se basan en las tácticas de búsqueda de pareja empleadas por los machos y en la disponibilidad temporal y espacial de las hembras (cf. POUGH *et al.*, 2001). La situación más frecuente es aquella en la que los indivi-

duos de ambos sexos se aparean con varios individuos del sexo contrario durante la estación reproductora (STAMPS, 1977; POUGH *et al.*, 2001). Por el contrario, la monogamia (en el sentido de WITTENBERGER, 1981) es poco frecuente. Por ejemplo *Tiliqua rugosa* es un lagarto australiano muy longevo (algunos ejemplares adultos pueden alcanzar una edad de 10 años) en donde los adultos no sólo seleccionan una única pareja durante la época reproductora sino que además, este individuo suele ser el mismo año tras año (BULL, 2000). Algo parecido ha sido observado por el mismo autor en otro lagarto australiano (*Trachydosaurus rugosus*, BULL, 1988). En estos casos, corresponde a un sólo macho la fertilización de los óvulos producidos durante la vida fértil de la hembra. Estos ejemplos son casos extremos. Lo más frecuente es que la pareja se rompa poco tiempo después de la cópula y los individuos de ambos sexos se aparean con distintos individuos del sexo contrario dentro de una misma época reproductora así como en años sucesivos. Por tanto, la duración del emparejamiento dentro de una estación reproductora varía mucho entre especies y también entre distintos individuos de una misma especie. Por lo general, este periodo suele durar muy poco tiempo (una semana a lo sumo, e.g. COOPER & VITT, 1997, OLSSON *et al.*, 1996) aunque en otras especies, este periodo es mucho más largo: 47 días en *Chamaeleo chamaeleon* (CUADRADO, 1998), 84 días en *Niveoscincus microlepidotus* (OLSSON & SHINE, 1999), 85 días en otras especies de camaleones africanos (TOXOPEUS *et al.*, 1988) y 94 días en *Tiliqua rugosa* (BULL, 2000).

La monogamia conduce en muchos casos a la defensa de un territorio (por definición, un área de uso exclusivo, cf. STAMPS, 1973). En el caso más sencillo, el área de campeo de los componentes de una pareja (un macho y una hembra) se solapan mucho y uno de los sexos (por lo general el macho) defiende áreas exclusivas que no se solapan con los territorios de otros machos (STAMPS, 1977; M'CLOSKEY

et al., 1990, LEUCK, 1995; BAIRD *et al.*, 1996; ver revisiones en STAMPS, 1994 y MAHER & LOTT, 1995). En otros casos, el territorio defendido por los machos incluye el área de campeo de varias hembras. Así ocurre al menos en estas especies: *Lyolaemus* spp (MANZUR & FUENTES, 1979), *Uta stansburiana* (DOUGHTY *et al.*, 1994), *Urosaurus ornatus* (MC'CLOSKEY *et al.*, 1987), *Crotaphytus collaris* (YEDLIN & FERGUSON, 1973, BAIRD *et al.*, 1996) y *Psammodromus algirus* (DÍAZ, 1993; ver revisión en MAHER & LOTT, 1995). También es frecuente que aparezcan al mismo tiempo individuos monógamos (territorios con una hembra) y polígamos (con más de una) dentro de la población (véase por ejemplo STAMPS, 1973; YEDLIN & FERGUSON, 1973; SMITH, 1985; JENSSEN & NUNEZ, 1998; BAIRD *et al.*, 1996). En aves (cf. MØLLER, 1986), una especie es considerada como polígama cuando más del 5% de los machos se aparean con más de una hembra durante la reproducción. Que sepamos, este criterio no ha sido validado para el caso de los reptiles.

De acuerdo con STAMPS (1983, citado en BULL, 2000), sólo las especies de reptiles de mayor tamaño son monógamas ya que el área de campeo de estas hembras es tan grande que los machos tan sólo pueden defender satisfactoriamente el área de campeo de una sola hembra. Sin embargo, las causas de la poliginia (un territorio que contiene varias hembras) pueden ser diversas. Por un lado, los machos pueden defender un área que contiene recursos importantes para las hembras. Estos recursos pueden ser muy variados. Por ejemplo, pueden ser lugares donde el alimento es abundante (e.g. CARRANZA *et al.*, 1995, GRAHN *et al.*, 1993), un refugio seguro, perchas de asoleamiento o lugares de puesta (e.g. YEDLIN & FERGUSON, 1973, MC'CLOSKEY *et al.*, 1987, BAIRD & LILEY, 1989, POUGH *et al.*, 2001). También puede ocurrir que ciertas particularidades del área defendida por el macho produzca agregaciones de hembras en lugares favorables sin que exista un recurso especial-

mente atractivo para éstas (véase MANZUR & FUENTES, 1979, BAIRD & LILEY, 1989, HERNÁNDEZ & BENSON, 1998). Por último, las hembras pueden seleccionar un área determinada y formar agrupaciones en función de las características de los machos (e.g. KODRIC-BROWN, 1986; NORRIS, 1990; BAUBE *et al.*, 1995; véase las revisiones de ANDERSSON, 1994; POUGH *et al.*, 2001).

En algunas sistemas sociales se observan individuos territoriales (con áreas de campeo reducidas) e individuos no territoriales y que se mueven por áreas de campeo mucho mayores (conocidos con la palabra "floaters" o individuos "flotantes"). Existen ejemplos de esto tanto en reptiles (BAIRD & TIMANUS, 1998, OLSSON *et al.*, 1996, COOPER & VITT, 1997), como en salamandras (JAEGER & FORESTER, 1993, JAEGER *et al.*, 1995) y aves (SMITH & ARCESE 1989; HOGSTAD, 1989). Los machos "floaters" suelen ser individuos sexualmente maduros pero poco competitivos, que intentan la cópula con hembras emparejadas aprovechando el descuido de los machos territoriales. La presencia de estos individuos en una población se puede demostrar fácilmente realizando un experimento de campo muy sencillo en el que se elimina al macho territorial y se observa qué ocurre. En el lagarto arborícola *Urosaurus ornatus* (MC'CLOSKEY *et al.*, 1990), la eliminación de los machos territoriales provocó la aparición de otros machos que ocuparon el territorio vacante de forma casi inmediata. Esto pone de manifiesto que una fracción importante de aquella población estaba compuesta por individuos "floaters" no territoriales. Algunos experimentos han ido más allá al comprobar que los machos que ocupan los territorios vacantes son por lo general, de menor tamaño que los machos iniciales (CUADRADO, 2001, véase HOGSTAD, 1989 para un caso similar en aves).

En otras especies de reptiles, los machos no defienden un territorio sino que defienden a una hembra y esto se conoce como comportamiento de custodia. En un comportamiento de

custodia típico, el macho persigue a la hembra a muy corta distancia y literalmente, tras sus pasos. Ambos individuos (la hembra delante, el macho detrás) se mueven juntos a lo largo del área de campeo de la hembra. El macho no defiende un territorio sino un área exclusiva alrededor de la hembra y por tanto, varía en el espacio y en el tiempo, de acuerdo con la posición que ocupe ésta en cada momento. Este comportamiento ha sido observado en *Lacerta agilis* (OLSSON, 1993; OLSSON *et al.*, 1996), *Eumeces laticeps* (COOPER & VITT, 1997), *Chamaeleo chamaeleon* (CUADRADO, 1998), *Tiliqua rugosa* (BULL & PAMULA 1998), *Lacerta schreiberi* (MARCO & PÉREZ-MELLADO, 1997) y *Psammodromus algirus* (MARTÍN & LÓPEZ, 1999). Cuando la duración de la custodia es relativamente larga (véase algunos ejemplos más arriba), ésta comienza mucho antes de que tenga lugar la cópula (por lo general, varias semanas antes) y termina poco tiempo después de que tenga lugar la cópula (CUADRADO, 1998; BULL, 2000; véase DUNHAN & HURSHMAN, 1990, JORMALAINEN & SHUSTER, 1999 para un caso similar en otros grupos zoológicos). Se ha comprobado también que los machos intensifican la custodia de la hembra coincidiendo con el periodo de receptividad en las hembras (reptiles: TOXOPEUS *et al.*, 1988, CUADRADO, 2000a; véase CARLSON *et al.*, 1985, MØLLER, 1987 a y b para otros ejemplos en aves). Estos resultados ponen de manifiesto los beneficios del comportamiento de custodia para los machos: la protección de las hembras frente al acoso de otros machos incrementa su éxito reproductor al tiempo que asegura la paternidad de la descendencia.

Al igual que en otros vertebrados, la organización social registrada en los reptiles está influenciada por el tamaño de los machos ya que éste a su vez, está correlacionado con el grado de dominancia o la probabilidad de resultar vencedor en los combates con otros machos. En el lagarto de collar *Crotaphytus collaris*, los machos jóvenes (de menor tamaño) consiguen muy pocas cópulas porque no pue-

den competir favorablemente con los machos de mayor tamaño (BAIRD & TIMANUS, 1998). En esta especie, sólo los machos de mayor tamaño son territoriales y defienden un territorio en donde se presenta una o más hembras (YEDLIN & FERGUSON, 1973, BAIRD *et al.*, 1996). Algo parecido ha sido observado en otras muchas especies (véase por ejemplo FERNÁNDEZ & CUADRADO, 1992; M'CLOSKEY *et al.*, 1990; BAIRD *et al.*, 1996; ABELL, 1997; MOLINA-BORJA *et al.*, 1998). En otras especies, los machos jóvenes no emparejados están separados en el espacio de los machos emparejados (M'CLOSKEY *et al.*, 1990). Otras veces actúan como individuos subordinados y llegan a defender un territorio que se solapa con el de los machos adultos dominantes. La coexistencia es posible gracias a que los machos subordinados adoptan comportamientos poco conspicuos que evitan el ataque de los machos adultos (ZUCKER, 1989; BAIRD *et al.*, 1996; véase KOGA & MURAI, 1997 para un caso similar en peces). En una especie de ave (*Motacilla alba*), los individuos territoriales permiten la permanencia de otro individuo dentro de su territorio (llamado aquí "satélite") que les permite defender su territorio frente a los intrusos de forma mucho más efectiva que si aquellos estuvieran solos en su defensa (DAVIES & HOUSTON, 1983). Esto es especialmente importante durante el invierno, cuando el alimento es escaso.

En otras especies, la organización social y el sistema de apareamiento es aún más compleja ya que a veces, las hembras también defienden territorios (e.g. *Urosaurus ornatus*, MAHRT, 1998; M'CLOSKEY *et al.*, 1990), *Crotaphytus collaris* (YEDLIN & FERGUSON, 1973), *Anolis carolinensis* (JENSSEN & NUNEZ, 1998) o forman jerarquías sociales (*Lyolaemus*, MANZUR & FUENTES, 1979). En otros casos, ambos componentes de la pareja defienden un recurso (por ejemplo un refugio) de forma cooperativa (*Eumeces laticeps*, COOPER, 1993) y en varias especies de iguanas marinas se ha descrito la formación de leks (WIKELSKI *et al.*,

1996). Finalmente, algunas especies de serpientes presentan agregaciones de tipo explosivas durante el apareamiento (ver POUGH *et al.*, 2001 para una revisión). En la especie americana *Thamnophis sirtalis parietalis*, los individuos de ambos sexos hibernan en refugios comunales en donde se observan densidades muy elevadas. Cuando llega la primavera, los machos esperan a las hembras a la salida de estos refugios. Una feromona presente en la piel de las hembras atrae a los machos que por docenas, intentan la cópula con cada una de las hembras formando agregaciones masivas de apareamiento (conocidas como "mating balls" en inglés). Cuando un macho consigue la cópula, la feromona contenida en su esperma, hace que desaparezca el interés de otros machos por esa hembra.

SISTEMA SOCIAL DE APAREAMIENTO EN EL CAMALEÓN COMÚN

El Camaleón común *Chamaeleo chamaeleon* es un lagarto insectívoro de tamaño medio (LCC de los adultos = 85-160 mm). La reproducción es ovípara y se completa en un único ciclo reproductor al año. El cortejo tiene lugar desde finales de julio a mediados de septiembre, las cópulas desde mediados de agosto a mediados de septiembre y la puesta a los 34-40 días después de la cópula desde mediados de septiembre a finales de octubre (CUADRADO & LOMAN, 1999). Como en otros ectotermos, el tamaño de la puesta (de 4 a 40 huevos) está directamente relacionada con el tamaño de la hembra. La hembra realiza la puesta en el interior de una galería excavada en el suelo. Los huevos (ca. 11 × 17 mm) son elípticos, de color blanco y de cáscara elástica. Las crías eclosionan al verano siguiente al año de la puesta durante los meses de julio, agosto y septiembre por lo que el periodo de incubación es de casi un año. Los individuos de ambos sexos alcanzan la madurez sexual durante el primer año de vida.

El sistema social de apareamiento en el Camaleón común es del tipo poligínico secuencial

(cf. BARASH, 1982; DAVIES, 1991) en donde los machos se emparejan, custodian y finalmente se aparean con varias hembras durante la estación reproductora pero con una sola hembra cada vez (ver CUADRADO, 2001). La custodia de las hembras comienza por lo general, varias semanas antes de que tenga lugar la cópula y finaliza a los pocos días del apareamiento (CUADRADO, 1998) una vez que la hembra muestra claros síntomas de gravidez (ciertas libreas específicas y otras pautas conductuales, cf. CUADRADO, 2000b). La duración de la custodia es muy variable y en promedio dura unas dos semanas. El récord absoluto lo ostenta un macho que estuvo emparejado durante 47 días consecutivos. Otros machos por el contrario, no custodian (ni se aparean) con ninguna hembra durante la época reproductora. Con mucha frecuencia, el macho que custodia a una hembra es sustituido por otro macho una vez que tiene lugar un combate. En este caso, el nuevo macho comienza inmediatamente el cortejo y la custodia de la hembra mientras que el macho perdedor se retira en busca de otra hembra.

La poliginia secuencial es observada frecuentemente en otras especies de reptiles (véase por ejemplo ALDRIDGE & BROWN, 1995; BULL, 2000). En este camaleón, la causa principal está en la asincronía reproductora de las hembras (CUADRADO, 1999): las hembras de mayor tamaño (generalmente, adultas) completan su reproducción mucho antes que las hembras de menor tamaño (por lo general, jóvenes, CUADRADO & LOMAN, 1999). Por tanto, los machos comienzan el ciclo (custodia, cortejo, cópula y posterior rechazo de la hembra tras la cópula) con las hembras de mayor tamaño (más adelantadas) y terminan con las de menor tamaño (más retrasadas en su reproducción).

La organización espacial registrada durante la estación reproductora es también muy compleja. Los machos son territoriales y defienden un área de uso exclusivo, no solapada en el espacio con los territorios de otros machos,

y que contiene el área de campeo de la hembra que es custodiada. Por el contrario, el área de campeo de las hembras nunca está incluida en el territorio defendido por otros machos (véase la Fig. 3 en CUADRADO, 2001). En algunos casos, estos territorios contienen varias hembras. Hemos registrado hasta 4 hembras dentro del territorio de un macho sin síntomas aparentes de competencia o agresividad intra-sexual. En este caso, los machos defienden un territorio estable (en el espacio y en el tiempo) en el que custodian (y se aparean de forma secuencial) con las hembras presentes en su territorio y por lo general, siguiendo un orden de tamaño decreciente (CUADRADO, 1999). Sin embargo, otros machos defienden a la hembra (y no un territorio). En este caso, los machos defienden territorios no estables en el espacio ni en el tiempo (definidos como "móviles", cf. CUADRADO, 2001) y cuyo centro es el lugar que ocupa la hembra custodiada en cada momento. En estos casos, la hembra no restringe sus movimientos a un área determinada sino que por el contrario, muestra movimientos más o menos erráticos. Al igual que ocurre en otros sistemas territoriales, machos monógamos y polígamos coexisten dentro de la población. Los grupos de hembras surgen de la tendencia que muestran algunas hembras (en algunos años) a congregarse en áreas reducidas y no a la selección activa de las hembras por estos machos. De hecho, la eliminación de estos machos provoca pocos cambios en el patrón de uso del espacio por parte de las hembras. Es por tanto la disponibilidad espacial y temporal de las hembras la que determina el sistema social de apareamiento registrado en esta especie.

Al igual que en otros ectotermos, el tamaño corporal determina el éxito en la custodia de la hembra y por ende, su éxito reproductor. Los machos de mayor tamaño no sólo custodian a más hembras durante la época reproductora sino que la duración de la custodia es mayor y además, son los únicos que defienden grupos de hembras. Esto es debido a que el re-

sultado de los combates está determinado por el tamaño de los machos, algo muy frecuente en reptiles (M'CLOSKEY *et al.* 1990; BAIRD *et al.*, 1996; ABELL, 1997; BAIRD & TIMANUS, 1998). Como consecuencia, el éxito reproductor de los machos no sólo es muy variable sino que son los individuos de mayor tamaño los que monopolizan la mayor parte de las copulas registradas.

Agradecimientos

Este trabajo fue presentado en un Simposio sobre comportamiento que tuvo lugar en el VI Congreso Luso-Español, X Congreso Español de Herpetología celebrado en Valencia en Julio de 2000. Agradezco a Enrique Font y Vicente Roca su invitación y las facilidades prestadas durante la celebración del Congreso. Enrique Font revisó y mejoró una primera versión del manuscrito. Rafael Boloix y Juan Carlos Comas me facilitaron el trabajo en el Real Instituto y Observatorio de la Armada en San Fernando (Cádiz) durante estos años. La Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía concedió las licencias pertinentes para el trabajo. La financiación del trabajo de campo corrió a cargo de una beca doctoral de la universidad de Lund (Suecia) y dos contratos de investigación (proyectos PB-94.0008 y PB-97.1162) del gobierno español.

REFERENCIAS

- ABELL, A.J. (1997): Estimating paternity with spatial behaviour and DNA fingerprinting in the striped plateau lizard, *Sceloporus virgatus* (Phrynosomatidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 41: 217-226.
- ALDRIDGE, R.D. & BROWN, W.S. (1995): Male reproductive cycle, age at maturity, and cost of reproduction in the timber rattlesnake (*Crotalus horridus*). *J. Herpetology* 29: 399-407.

- ANDERSSON, M. (1994): *Sexual selection*. Monographs in Behaviour and Ecology. Princeton University Press. Princeton.
- BAIRD, T.A., ACREE, M.A. & SLOAN, C.L. (1996): Age and gender-related differences in the social behaviour and mating success of free-living collared lizards, *Crotaphytus collaris*. *Copeia* 1998: 336-347.
- BAIRD, T.A. & LILEY, N.R. (1989): The evolutionary significance of harem polygyny in the sand tilefish, *Malacanthus plumieri*: resource or female defence? *Anim. Behav.* 38: 817-829.
- BAIRD, T.A. & TIMANUS, D.K. (1998): Social inhibition of territorial behaviour in yearling male collared lizards, *Crotaphytus collaris*. *Anim. Behav.* 56: 989-994.
- BARASH, D.P. (1982): *Sociobiology and behavior*. 2nd. edn. Elsevier. New York:
- BAUBE, C.L., ROWLAND, W.J. & FOWLER, J.B. (1995): The mechanisms of colour-based mate choice in female threespine sticklebacks: hue, contrast and configuration cues. *Behaviour* 132: 979-996.
- BULL, C.M. & PAMULA, Y. (1998): Enhanced vigilance in monogamous pairs of the lizard, *Tiliqua rugosa*. *Behav. Ecol.* 9: 452-455.
- BULL, C.M. (1988): Mate fidelity in an Australian lizard, *Trachydosaurus rugosus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 23: 45-49.
- BULL, C.M. (2000). Monogamy in lizards. *Behav. Processes* 51: 7-20.
- CARLSON, A., HILLSTRÖM, L. & MORENO, J. (1985): Mate guarding in the Wheatear *Oenanthe oenanthe*. *Ornis Scand.* 16: 113-120.
- CARRANZA, J., GARCÍA-MUÑOZ, A.J. & DE DIOS VARGAS, J. (1995): Experimental shifting from harem defence to territoriality in rutting red deer. *Anim. Behav.* 49: 551-554.
- COOPER W.E. JR. & VITT L.J. (1997): Maximizing male reproductive success in the broad-headed skink (*Eumeces laticeps*): preliminary evidence for mate guarding, size-assortative pairing, and opportunistic extra-apiring mating. *Amphibia-Reptilia* 18: 59-73.
- COOPER, W.J. (1993): Tree selection by the broad-headed skink *Eumeces laticeps*: size, holes and cover. *Amphibia Reptilia* 14: 285-294.
- CUADRADO, M. (1998): The influence of female size on the extent and intensity of mate guarding by males in *Chamaeleo chamaeleon*. *J. Zool. (Lond)*. 246: 351-358.
- CUADRADO, M. (1999): Mating asynchrony favours no assortative mating by size and serial-type polygyny in Common chameleons, *Chamaeleo chamaeleon*. *Herpetologica* 55: 523-530.
- CUADRADO, M. (2000a). Influence of female's sexual stage and number of available males on the intensity of guarding behavior by male Common chameleons: a test of different predictions. *Herpetologica* 56: 387-393.
- CUADRADO, M. (2000b). Body colors indicate the reproductive status of female Common chameleons: experimental evidence of the inter-sex communication function. *Ethology* 106: 79-91.
- CUADRADO, M. (2001). Mate guarding and social mating system in male Common chameleons *Chamaeleo chamaeleon*. *J. Zool. (Lond)*. 255: 425-435.
- CUADRADO M. & LOMAN J. (1999): The effects of age and size on reproductive timing in female *Chamaeleo chamaeleon*. *J. Herpetol.* 33: 6-11.
- DAVIES, N.B. (1991): Mating systems, pp. 263-294, in Krebs, J.R. & Davies, N.B. (eds.). *Behavioural ecology: and evolutionary approach*. 3rd. edn. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- DAVIES, N.B. & HOUSTON, A.I. (1983): Time allocation between territories and flocks and owner-satellite conflict in foraging Pied Wagtails, *Motacilla alba*. *J. Anim. Ecol.* 52: 621-634.
- DÍAZ, J.A. (1993): Breeding coloration, mating opportunities, activity, and survival in the lacertid lizard *Psammmodromus algerius*. *Can. J. Zool.* 71: 1104-1110.

- DOUGHTY, P., SINERVO, B. & BURGHARDT, G.M. (1994): Sex-biased dispersal in a polygynous lizard, *Uta stansburiana*. *Anim. Behav.* 47: 227-229.
- DUNHAN, P.J. & HURSHMAN, A. (1990). Pre-copulatory mate guarding in the amphipod, *Gammarus lawrencianus*: effects of social stimulation during the post-copulation interval. *Anim. Behav.* 39: 976-979.
- EMLEN, S.T. & ORING, L.W. (1977): Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197: 215-223.
- FERNÁNDEZ, F. & CUADRADO, M. (1992): Efecto de la talla corporal, sexo y edad en el comportamiento agresivo del Camaleón Común (*Chamaeleo chamaeleon*) en cautividad. *Doñana Acta Vertebrata* 19:45-52.
- GRAHN M., GÖRANSSON, G. & VON SCHANTZ, T. (1993): Territory acquisition and mating success in pheasants, *Phasianus colchicus*: an experiment. *Anim. Behav.* 46: 721-730.
- HERNÁNDEZ, M.I.M. & BENSON, W.W. (1998): Small-male advantage in the territorial tropical butterfly *Heliconius sara* (Nymphalidae): a paradoxical strategy? *Anim. Behav.* 56: 533-540.
- HOGSTAD, O. (1989): The presence of non-territorial males in Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* populations - a removal study. *Ibis* 131: 263-267.
- JAEGER, R.G. & FORESTER, D.C. (1993): Social behavior of plethodontid salamanders. *Herpetologica* 49: 163-175.
- JAEGER, R.G., WICKNICK, J.A., GRIFFIS, M.R. & ANTHONY, C.D. (1995): Socioecology of a terrestrial salamander: juveniles enter adult territories during stressful foraging periods. *Ecology* 76: 533-543.
- JENSSEN, T.A. & NUNEZ, S.C. (1998): Spatial and breeding relationships of the lizard, *Anolis carolinensis*: evidence of intrasexual selection. *Behaviour* 135: 981-1003.
- JORMALAINEN, V. & SHUSTER, S.M. (1999): Female reproductive cycle and sexual conflict over precopulatory mate-guarding in *Thermosphaeronoma* (Crustacea, Isopoda). *Ethology* 105: 233-246.
- KODRIC-BROWN, A. (1986): Satellites and snakers: opportunistic male breeding tactics in pupfish (*Cyprinodon pecosensis*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 19: 425-432.
- KOGA, T. & MURAI, M. (1997): Size-dependent mating behaviours of male sand-bubbler crab, *Scopimera globosa*: alternative tactics in the life history. *Ethology* 103, 578-587.
- LEUCK, B.E. (1995): Territorial defense by male green anoles: an experimental test of the roles of residency and resource quality. *Herpetol. Monog.* 9: 63-74.
- M'CLOSKEY R.T., BAIA, K.A., RUSSELL, R.W. (1987): Tree lizard (*Urosaurus ornatus*) territories: experimental perturbation of the sex ratio. *Ecology* 68: 2059-2062.
- M'CLOSKEY, R.T., DESLIPPE, R.J., SZPAK, C.P. & BAIA, K.A. (1990). Ecological correlates of the variable mating system of an iguanid lizard. *Oikos* 59: 63-69.
- MAHER, C.R. & LOTT, D.F. (1995): Definitions of territoriality used in the study of variation in vertebrate spacing systems. *Anim. Behav.* 49, 1581-1597.
- MAHRT, L.A. (1998): Territorial establishment and maintenance by female tree lizards, *Urosaurus ornatus*. *J. Herp.* 32: 176-182.
- MANZUR, M.I. & FUENTES, E.R. (1979): Polygyny and agonistic behavior of the tree-dwelling lizard *Liolaemus tenuis* (Iguanidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 6: 23-28.
- MARCO, A. & PÉREZ-MELLADO, V. (1999): Mate guarding, intrasexual competition and mating success in males of the non-territorial lizard *Lacerta schreiberi*. *Ethol. Ecol. Evolut.* 11: 279-286.
- MARTÍN J. & LÓPEZ, P. (1999): Nuptial coloration and mate guarding affect escape decisions of male lizards *Psammmodromus algirus*. *Ethology* 105: 439-447.
- MOLINA-BORJA M., PADRÓN-FUMERO, M. & ALFONSO-MARTÍN, T. (1998): Morphologi-

- cal and behavioural traits affecting the intensity and outcome of male contest in *Gallotia galloti galloti* (Family Lacertidae). *Ethology* 104: 314-322.
- MØLLER, A.P. (1986): Mating systems among European passerines: a review. *Ibis* 128: 234-250.
- MØLLER, A.P. (1987a). Mate guarding in the swallow *Hirundo rustica*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 21: 119-123.
- MØLLER, A.P. (1987b). The extent and duration of mate guarding in swallows *Hirundo rustica*. *Ornis Scandinavica* 18: 95-100.
- NORRIS, K.J. (1990). Female choice and the evolution of the conspicuous plumage coloration of monogamous male great tits. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 26: 129-138.
- OLSSON, M. (1993): Male preference for large females and assortative mating for body size in the sand lizard (*Lacerta agilis*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 32: 337-341.
- OLSSON M., GULLBERG, A. & TEGELSTRÖM, H. (1996): Mate guarding in male sand lizards (*Lacerta agilis*). *Behaviour* 133: 367-386.
- OLSSON, M. & SHINE, R. (1999): Plasticity in frequency of reproduction in an alpine lizard, *Niveoscincus microlepidotus*. *Copeia* 1999: 794-796.
- POUGH, F.H., ANDREWS, R.M., CADLE, J.E., CRUMP, M.L., SAVÍTZKY, A.H. & WELLS, K.D. (2001): *Herpetology*. 2nd ed., New Jersey. Prentice Hall.
- SMITH, D.C. (1985): Home range and territory in the striped plateau lizard (*Sceloporus virgatus*). *Anim. Behav.* 33: 417-427.
- SMITH, J.N.M. & ARCESE, P. (1989): How fit are floaters? Consequences of alternative territorial behaviours in a nonmigratory sparrow. *Amer. Nat.* 133: 830-845.
- STAMPS, J. (1973): *Displays* and social organization in female *Anolis aeneus*. *Copeia* 1973: 264-272.
- STAMPS, J. (1977): Social behavior and spacing patterns in lizards. pp. 265-334 in: Gans, C. & Tinkle, D.W. (eds.), *Biology of the Reptilia* Academic Press, London & New York.
- STAMPS, J. (1994): Territorial behavior: testing the assumptions. *Avd. Stud. Behav.* 23, 73-231.
- TOXOPEUS A.G., KRUIJT, J.P. & HILLENUS, D. (1988): Pair-bonding in chameleons. *Naturwiss* 75: 268-269.
- WIKELSKI, M., CARBONE, C. & TRILLMICH, F. (1996): Lekking in marine iguanas: female grouping and male reproductive strategies. *Anim. Behav.* 52: 581-596.
- WITTENBERGER, J.F. (1981): *Animal social behavior*. Duxbury Press. Boston.
- YEDLIN, I. N. & FERGUSON, G.W. (1973): Variation in aggressiveness of free living male and female collared lizards, *Crotaphytus collaris*. *Herpetologica* 29: 268-275.
- ZUCKER, N. (1989): Dorsal darkening and territoriality in a wild population of the tree lizard, (*Urosaurus ornatus*). *J. Herpetol.* 23: 389-398.

