

## Comunicación intraespecífica en reptiles mediante señales químicas: la utilización de señales fiables para decidir comportamientos

PILAR LÓPEZ

*Departamento de Ecología Evolutiva, Museo Nacional de Ciencias Naturales, C.S.I.C.,  
José Gutiérrez Abascal 2, 28006 Madrid, España.  
Tel.: 91-4 11 13 28 Fax: 91-5 64 50 78  
e-mail: pilar.lopez@mncn.csic.es*

**Resumen:** Muchos vertebrados utilizan sus sentidos químicos nasales en multitud de contextos, como en la alimentación, comunicación intraespecífica, o reconocimiento de depredadores. La importancia de las señales químicas radica en que son muy eficientes energéticamente, transmiten y mantienen la información en ausencia del emisor y trabajan en la oscuridad y a largas distancias. Está ampliamente difundido en la bibliografía que las extrusiones linguales en las serpientes y en la mayoría de los saurios proveen una respuesta cuantificable objetivamente a los estímulos químicos. Por lo tanto, midiendo el aumento de las extrusiones linguales frente a un estímulo químico podemos conocer si ha habido detección de las señales químicas, y analizando las diferentes tasas de extrusiones linguales frente a varios estímulos podemos saber si ha habido discriminación entre ellos. Se van a examinar una serie de experimentos realizados con saurios y anfisbenios, donde se analiza cómo las señales químicas han podido evolucionar a ser unas señales fiables y a ser utilizadas en contextos de comunicación intraespecífica, principalmente para la identificación de sexos e individuos, estima de los competidores en las interacciones agonísticas, marcaje del territorio y selección de pareja. Estas aproximaciones parecen demostrar cómo los reptiles utilizan las señales químicas y se basan en ellas no solamente para detectar y discriminar olores, sino para decidir los comportamientos que deben seguir, lo cual ayuda a estabilizar sus sistemas sociales.

**Palabras clave:** Comunicación, quimiorrepción, toma de decisiones, organización social, comportamiento, saurios, anfisbenios.

**Abstract: Intraspecific communication in reptiles by chemical signals: The use of reliable signals in deciding the behaviour.**-Many vertebrates use their nasal chemical senses in many contexts, such as foraging, intraspecific communication, or predator recognition. The importance of chemical signals is based on that they are energetically very efficient, transmit and hold information in absence of the signaller, and can work in darkness and at long distance. It has been well established that tongue extrusions of snakes and many lizards provide a quantifiable and objective response to chemical stimuli. Thus, by measuring the increase in tongue-flick rate in response to a chemical stimuli we can know whether there is detection of the chemical signal, and by analysing the differences in tongue-flick rates to several stimuli we can know whether there is discrimination of these. I review several experiments with lizards and amphisbaenians where I show how chemical signals have evolved to be reliable and to be used in intraspecific communication, mainly in sex and individual discrimination, competitor assessment during agonistic interactions, territory marking and mate choice. With this approach, it seems to be proved that reptiles rely on chemical signals not only to detect and discriminate scents, but also in deciding behaviours, thus, contributing to stabilise the social systems.

**Key words:** Communication, chemoreception, decision making, social organisation, behaviour, saurians, amphisbaenians.

### INTRODUCCIÓN

La comunicación se puede definir como el proceso por el que los actores utilizan señales o exhibiciones especialmente diseñadas para

modificar el comportamiento de los receptores (KREBS & DAVIES, 1993). Sin embargo, los animales se basan en diferentes canales sensoriales para comunicarse. Estas diferencias se deben a que la utilidad de cada canal sensorial

depende de las restricciones impuestas por el ambiente de la especie. Pero dentro de estos límites impuestos por el hábitat, el camino en el cual las señales evolucionan resulta de una selección por incrementar su efectividad para alterar el comportamiento de los receptores (KREBS & DAVIES, 1993; JOHNSTONE, 1997).

La comunicación olfativa en vertebrados tiene ciertas ventajas de las cuales, la más importante desde un punto de vista adaptativo es que permite al receptor fijar ciertos parámetros de su entorno social en ausencia del emisor, llegando en algunas ocasiones a tratarse de información muy específica. Así, la utilidad de las señales químicas radica en que son muy eficientes energéticamente, ya que transmiten y mantienen la información mucho después de que el donante se haya ido y pueden funcionar en la oscuridad y ser percibidas a largas distancias (HUNTINGFORD & TURNER, 1987). En este contexto, el concepto de feromona queda definido como una señal química, es decir un compuesto químico, producido por un individuo y que es capaz de provocar una respuesta, efectuando un cambio en la fisiología o el comportamiento de otros individuos conespecíficos (KARLSON & LUSCHER, 1959).

Muchos vertebrados utilizan sus sentidos químicos nasales en multitud de contextos (STODDART, 1980; BROWN & MACDONALD, 1985; HALPERN, 1992). Por ejemplo, se ha descrito el papel de las señales químicas en la orientación, agregación intraespecífica, alarma, marcaje territorial, cortejo, comportamiento maternal, reconocimiento de depredadores y comportamiento alimenticio de muchos taxones, entre ellos los reptiles (BURGHARDT, 1970; HALPERN, 1992; MASON, 1992).

Los reptiles pueden ser descritos primeramente como criaturas orientadas visualmente (CARPENTER & FERGUSON, 1977). Sin embargo, sólo de una manera relativamente reciente se ha reconocido el estudio de las señales químicas como un importante aspecto de la biología de los reptiles (MASON, 1992). BAUMANN y NOBLE realizaron las primeras investigacio-

nes experimentales sobre la importancia de la quimiorrecepción en reptiles en los años 20 y 30 (BAUMANN, 1927, 1929; NOBLE, 1937). Hoy en día está reconocido que los problemas diarios a los que los reptiles se deben enfrentar como son la detección de presas, la orientación, o el reconocimiento de depredadores y de conespecíficos, requieren en muchos casos la habilidad para percibir señales químicas del ambiente (MASON, 1992). Sin embargo, sólo recientemente, las contribuciones herpetológicas a la ecología comportamental, especialmente en el estudio del comportamiento reproductor, han puesto de manifiesto el importante papel de las señales químicas, desde el reconocimiento inicial y evaluación de parejas potenciales, hasta la toma de decisiones acerca de la reproducción, además de aquellas asociadas a la supervivencia (HALPERN, 1992; MASON, 1992; COOPER, 1994). Por lo tanto, el estudio de las señales químicas y las feromonas debe ser reconocido como una parte integral del comportamiento social en reptiles (MASON, 1992).

Sin embargo, aunque en la literatura se refleja cómo la quimiorrecepción opera y modula una gran variedad de contextos, y muchos comportamientos sugieren la existencia de comunicación química, se carecía de estudios que identificaran cómo los sistemas quimiosensoriales median algunos tipos de comportamientos. En este sentido, en este trabajo se revisan una serie de experimentos recientes que no son sólo una mera descripción de la capacidad de detectar o discriminar estímulos químicos de algunos reptiles, sino que han intentado analizar cómo las señales químicas han evolucionado para ser unas señales fiables y poder ser utilizadas en contextos de comunicación intraespecífica.

## MATERIAL Y MÉTODOS

La mayoría de los vertebrados terrestres, incluidos los reptiles poseen dos sistemas quimiosensoriales principales para procesar los

estímulos químicos, el sistema olfativo y el órgano vomeronasal (MASON, 1992). El sistema vomeronasal provee a los animales de un órgano químico, el vomerolfato, que es distinto del olfato tanto anatómicamente, como en su sensibilidad química (COOPER & BURGHARDT, 1990a). Los nervios vomeronasales llevan los mensajes desde las células sensoriales del órgano vomeronasal a los bulbos laterales olfatorios, mientras que los nervios olfativos comunican el epitelio olfativo con los bulbos olfativos primarios (HALPERN, 1992). El olfato es sensible sólo a sustancias que tienen moléculas pequeñas y altamente volátiles, mientras que el vomerolfato es capaz de detectar sustancias que tienen complejas moléculas no volátiles y que pueden ser captadas de los sustratos (ver revisión de HALPERN, 1992).

La extrusión de la lengua es un comportamiento único en todas las serpientes y en la mayoría de los saurios. El proceso por el que las sustancias químicas activan al órgano vomeronasal sigue sin estar claro (GILLINGHAM & CLARK, 1981; YOUNG, 1990; HALPERN, 1992), aunque hay evidencias electrofisiológicas que sugieren que las extrusiones linguales activan el sistema vomeronasal y los bulbos olfatorios (HALPERN & KUBIE, 1980; GRAVES & HALPERN, 1989). Por otra parte, está ampliamente difundido en la bibliografía que las extrusiones linguales proveen una respuesta cuantificable objetivamente a los estímulos químicos (BURGHARDT, 1970; COOPER & BURGHARDT, 1990b). Por lo tanto, midiendo el aumento de las extrusiones linguales frente a un estímulo químico utilizado como control podemos conocer si ha habido detección de las señales químicas, y analizando las diferentes tasas de extrusiones linguales frente a varios estímulos podemos saber si ha habido discriminación entre ellos (COOPER & BURGHARDT, 1990b; LÓPEZ, 1993).

La metodología empleada en este tipo de estudios es bastante sencilla. Los estímulos químicos (extractos de tegumento de diferentes tipos de presas, secreciones glandulares, o

productos metabólicos de conoespecíficos o de otras especies) se presentan disueltos en agua desionizada sobre aplicadores de algodón, o sobre superficies, y se contabilizan las extrusiones linguales emitidas durante un tiempo determinado, para luego calcular la tasa de extrusiones emitida para cada estímulo. Como estímulo químico control para conocer si ha habido detección de señales químicas se utiliza el agua desionizada, que indica la tasa de extrusiones basales, ya que todos los estímulos están disueltos en ella (COOPER & BURGHARDT, 1990b). Generalmente, también se emplea colonia, como un olor fuerte pero sin relevancia biológica que podría provocar una fuerte respuesta de detección pero que no implica discriminación. En cada prueba se utilizan nuevos estímulos y se suelen utilizar guantes de latex para evitar contaminación de olores.

Para analizar los resultados, se emplea generalmente un diseño de medidas repetidas en el que se mide la respuesta de cada individuo a todos los estímulos. Se debe poner cuidado en que el orden de presentación de los estímulos lleve un orden aleatorio y una secuencia balanceada entre los distintos individuos, para así evitar un posible sesgo a la hora de analizar las respuestas.

Son muchas las funciones de las señales químicas dentro de la comunicación intraespecífica, aunque en esta revisión se hace referencia a cuatro utilidades principales de la comunicación química que hasta ahora habían recibido muy poca atención en los estudios sobre comportamiento de reptiles: la identificación de sexos, el marcaje territorial, la estima de los competidores en las interacciones agonísticas y la selección de pareja.

## RESULTADOS

### Identificación de sexos

En muchas especies de saurios, el reconocimiento del sexo está basado en la coloración del cuerpo, especialmente en aquellas espe-

cies con dicromatismo sexual, donde uno de los sexos, a menudo los machos, presenta colores más brillantes que las hembras (COOPER & BURNS, 1987; pero ver COOPER & GREENBERG, 1992 para una revisión). La coloración apagada de las hembras presumiblemente permite el reconocimiento sexual, reduciendo la respuesta agresiva de los machos conespecíficos. Sin embargo, existían evidencias que sugerían que los machos podrían identificar a las hembras por otras características además de los patrones de color (COOPER & VITT, 1986; BAUWENS *et al.*, 1987; ALBERTS, 1989; COOPER & TRAUTH, 1992), y muchas especies podrían basarse primeramente en la quimiorrecepción, como por ejemplo los gecónidos (GREENBERG, 1943; MASON & GUTZKE, 1992). Para intentar conocer si son los patrones de coloración, los estímulos olfativos o una combinación de ambas cosas las utilizadas en el reconocimiento del sexo, se manipuló experimentalmente la coloración y el olor de machos y hembras de lagartija ibérica *Podarcis hispanica*, una especie cuyo dicromatismo sexual es más acusado en la coloración ventral, raramente observable en el campo (LÓPEZ *et al.*, en prensa). Se crearon grupos con todas las combinaciones entre coloración y olor de machos y hembras, y se compararon las respuestas de machos residentes (no manipulados) a los grupos experimentales y a grupos control (machos y hembras sin manipular). Los machos residentes reaccionaron más agresivamente a los intrusos con olores de machos, y cortejaron a los intrusos con los olores de hembras independientemente de su coloración corporal y su sexo real. Además, los intrusos con olor de hembra provocaron un mayor número de exploraciones linguales que los intrusos con olor de macho. Estos resultados sugieren que, al menos a corta distancia, las señales odoríferas serían más importantes que los patrones de coloración en el reconocimiento del sexo y en las agresiones intrasexuales por los machos de *P. hispanica*, mientras que la coloración es probablemente más importan-

te en la comunicación intraespecífica a larga distancia. Además, este patrón, podría ser más común de lo esperado en otras muchas especies de reptiles (LÓPEZ *et al.*, en prensa).

En el caso de reptiles subterráneos como los anfisbenios, la adaptación a la vida fosorial ha favorecido la evolución paralela de las capacidades quimiosensoriales (LÓPEZ & SALVADOR, 1992, 1994; COOPER *et al.*, 1994; LÓPEZ & MARTÍN, 1994; LÓPEZ *et al.*, 1997). En este grupo de reptiles prácticamente desconocido debido a sus dificultades de estudio, la comunicación visual está muy restringida o es imposible, y el dicromatismo sexual entre machos y hembras es totalmente nulo. Por lo tanto, la utilización de feromonas sexuales en el reconocimiento del sexo en esta especie, debería de ser especialmente importante. Así, en un experimento se comprobó que la culebrilla ciega (*Blanus cinereus*) detecta y discrimina mediante el sistema vomeronasal las señales químicas procedentes de los poros precloacales de individuos conespecíficos, y que es capaz sólo mediante las señales químicas de discriminar entre ambos sexos (COOPER *et al.*, 1994), así como de detectar sus propios estímulos químicos y discriminarlos frente a los de otros machos conespecíficos (LÓPEZ *et al.*, 1997). Ya que el autorreconocimiento es importante en algunos animales para marcar su área de campeo o territorio, este estudio proporcionaría ciertas evidencias de un posible comportamiento territorial en una especie subterránea.

### Marcaje del Territorio

El marcaje químico juega un papel importante en el comportamiento territorial de muchas especies de vertebrados, incluyendo mamíferos (MACDONALD, 1980) y salamandras (por ej. JAEGER, 1986; MATHIS, 1990; SIMONS *et al.*, 1994). Las marcas en el territorio pueden consistir en secreciones de glándulas especializadas, heces u orina, que son colocadas en posiciones conspicuas a lo largo de caminos o los bordes del territorio, dando información sobre el poseedor del territorio, lo que puede

contribuir a evitar o reducir los costes de los encuentros agonísticos (GOSLING, 1982, 1990).

En los reptiles tenemos un gran número de ejemplos de que tanto las secreciones procedentes de glándulas cutáneas como los excrementos actúan como canal transmisor de estas señales químicas (SIMON, 1983; ALBERTS, 1989; pero ver también MASON, 1992 para una revisión). Sin embargo, pocos trabajos han demostrado el papel de los excrementos en el marcaje territorial (DUVALL *et al.*, 1987; CARPENTER & DUVAL, 1995). Recientemente, un estudio de campo y laboratorio ha analizado el papel de los excrementos depositados en el sustrato en la comunicación intraespecífica de la lagartija serrana (*Lacerta monticola*) (LÓPEZ *et al.*, 1998). En el campo se observó que dentro de las áreas de campeo, las lagartijas depositaban los excrementos en sitios seleccionados del hábitat, concretamente en posiciones elevadas sobre las rocas y más altas que las esperadas por azar, facilitando su localización visual por parte de otros conespecíficos. De esta manera, los excrementos son utilizados para el marcaje territorial como señales compuestas presentando efectos comunicativos visuales independientes de los de las feromonas asociadas (LÓPEZ *et al.*, 1998). En otro experimento en el laboratorio se comprobó que el comportamiento de los machos que entran en un terrario se modifica si están presentes excrementos de otros machos. Los machos permanecen menos tiempo en el lado del terrario donde se sitúa el excremento, y se mueven más, tratando de abandonar el área supuestamente marcada por otro macho. Pero además, las respuestas comportamentales de los individuos hacia las marcas territoriales de otros conespecíficos, no sólo dependen de la posesión de un territorio (MATHIS, 1990), sino de otros factores, tales como la talla corporal (MATHIS & SIMON, 1994; ZUCKER & MURRAY, 1996; ARAGÓN *et al.*, 2000). En el caso de *L. monticola*, la proporción de tiempo moviéndose en presencia de los excrementos de otros machos depende de la talla, y por tanto de

la habilidad competitiva, del macho experimental (LÓPEZ *et al.*, 1998). Además, la respuesta a los estímulos químicos de los excrementos depende también del tamaño corporal, ya que el número total de extrusiones linguales emitidas en respuesta a los excrementos de otros machos decrece significativamente con la talla del macho experimental (LÓPEZ *et al.*, 1998). Los machos mayores, presumiblemente dominantes, no buscarían más información sobre el macho detectado porque la probabilidad de éxito en una disputa agonística es alta. Por el contrario, los machos pequeños y subordinados podrían necesitar una información más precisa sobre el otro macho, lo que requiere una exploración más prolongada y más detallada de los estímulos químicos y una búsqueda de otras señales para decidir si evitar o afrontar una posible pelea con el otro macho (LÓPEZ *et al.*, 1998; ARAGÓN *et al.*, 2000).

### **Estima de los competidores**

Los machos de muchas especies de lacértidos defienden territorios contra otros machos, pero en muchos casos el solapamiento entre ellos es grande y los encuentros agonísticos son muy frecuentes durante la estación reproductora (MARTÍN & SALVADOR, 1993, 1997). Sin embargo, teniendo en cuenta el alto porcentaje de solapamiento entre las áreas de campeo de algunas especies, la frecuencia esperada de interacciones agonísticas debería ser más alta que la observada en el campo. Esto podría indicar que, dado que los individuos con altos niveles de interacciones agonísticas incurrirían en grandes costes energéticos y de supervivencia (MARLER & MOORE, 1989), se habría favorecido la existencia de mecanismos para reducir la frecuencia de encuentros agresivos. Así, la habilidad de individuos territoriales para discriminar entre las marcas olorosas de sus conespecíficos vecinos y no vecinos podría ayudar a estabilizar los sistemas sociales reduciendo la frecuencia e intensidad de los encuentros agresivos (GLINSKI & KREKORIAN, 1985).

Para comprobar esta hipótesis se estudió en el laboratorio si las secreciones femorales glandulares de la lagartija serrana (*L. monticola*) advierten de la residencia de un área de campeo y si llevan información acerca del estatus social y de la habilidad competitiva de los individuos, lo que ayudaría a evitar o reducir los costes de los encuentros agonísticos. Los resultados demuestran que los machos pueden detectar y discriminar entre las secreciones glandulares femorales propias, las de otros machos conespecíficos vecinos y las de machos no vecinos (ARAGÓN *et al.*, 2001 a). La fuerte respuesta lingual hacia los estímulos de los machos no vecinos sugiere que los machos residentes podrían necesitar más información acerca de la habilidad competitiva de este macho desconocido con el que nunca ha interactuado anteriormente. Sin embargo, cuando dos machos vecinos se encuentran, el macho residente necesita muy pocas extrusiones linguales para el reconocimiento. Esta capacidad de reconocimiento de los “queridos enemigos” (o “dear enemy recognition”) (FOX & BAIRD, 1992), podría ser adaptativa ya que minimiza la energía gastada en actos agresivos y puede evitar los encuentros agonísticos entre vecinos con jerarquías ya establecidas. Además, el autorreconocimiento de las propias secreciones femorales sugiere que éstas se emplean como marcas olorosas en el territorio. Este estudio representó la primera evidencia directa de discriminación de secreciones femorales en lacértidos (ARAGÓN *et al.*, 2001 a).

En la mayoría de los estudios sobre discriminación entre conespecíficos vecinos y no vecinos mediante investigación quimiosensorial, la principal aproximación experimental ha sido mantener a los individuos juntos hasta que ocurriera una habituación entre ellos. Sin embargo, no existía evidencia de discriminación química entre individuos cuyas relaciones sociales y espaciales hubieran sido previamente determinadas en el campo. Por este motivo, se realizó un estudio de campo para

analizar las relaciones espaciales entre machos de lagartija serrana (*L. monticola*), y posteriormente se utilizaron los mismos individuos en un experimento de laboratorio para verificar si los machos podían discriminar entre machos conespecíficos familiares o vecinos (aquellos cuyas áreas de campeo solapaban) y machos no familiares (aquellos cuyas áreas de campeo no solapaban, y cuyo centro del área estaba al menos 50 metros aparte) (ARAGÓN *et al.*, 2001 b). Los resultados muestran que los machos de *L. monticola* son capaces de discriminar entre los rastros químicos de machos familiares y no familiares. Además, en ausencia de los individuos que han depositado estas marcas, la respuesta comportamental también depende de la talla relativa de los machos no familiares o del solapamiento espacial, esto es, del grado de familiaridad entre los individuos familiares. Es decir, que los machos de *L. monticola* discriminan al menos entre clases de individuos, lo cual es compatible con la posibilidad de una discriminación individual (ARAGÓN *et al.*, 2001 b).

### Selección de pareja

La asimetría fluctuante son desviaciones de la simetría perfecta que aparecen debido a la incapacidad de los individuos para desarrollar idénticos rasgos bilaterales simétricos en ambos lados del cuerpo (VAN VALEN, 1962). Unos niveles bajos de asimetría fluctuante son preferidos en una pareja potencial en muchas especies (MØLLER & THORNHILL, 1998) ya que presumiblemente indican la estabilidad en el desarrollo de un individuo, y su habilidad para hacer frente a perturbaciones genéticas y ambientales durante el desarrollo (MØLLER & SWADDLE, 1997). Las investigaciones sobre selección sexual basada en la asimetría fluctuante se han fijado casi exclusivamente en señales visuales, ignorando la comunicación química (MØLLER & THORNHILL, 1998; pero ver también THORNHILL, 1992; GANGESTAD & THORNHILL, 1998; RIKOWSKI & GRAMMER, 1999) a pesar de que muchas especies utilizan

las señales químicas para atraer a parejas potenciales (STODDART, 1980). Además, en el caso de los saurios la elección de pareja por parte de las hembras basada en señales visuales parece ser bastante rara (OLSSON & MADSEN, 1995; TOKARZ, 1995). Sin embargo, las glándulas femorales de los lagartos machos producen feromonas, y en otros animales se sabe que las feromonas pueden transmitir una gran cantidad de información química acerca del estatus de dominancia, la salud, carga parasitaria o la calidad genética, y posiblemente acerca de la estabilidad en el desarrollo de los individuos (MOORE *et al.*, 1997; PENN & POTTS, 1998). Por lo tanto, podría pensarse que la elección de pareja por parte de las hembras de los lagartos podría basarse en las señales químicas contenidas en las secreciones femorales de los machos.

Para comprobar esta hipótesis se realizó un experimento de laboratorio con la lagartija serrana (*L. monticola*) donde se analizaban los efectos de la estabilidad en el desarrollo de los machos sobre el atractivo de sus olores para las hembras. Cuando se ofrecían olores de dos machos de tamaño similar, las hembras se asociaron preferentemente con los olores de los machos con bajos niveles de asimetría fluctuante en sus poros femorales (presumiblemente de mayor calidad genética), y también con los olores de los machos con un mayor número de poros femorales (MARTÍN & LÓPEZ, 2000). Esto sugiere que las hembras fueron capaces de discriminar la asimetría fluctuante de los machos mediante las señales químicas solamente, y que las hembras prefirieron estar sobre áreas marcadas por machos de alta calidad para así incrementar sus oportunidades de reproducirse con estos machos. Estos resultados sugieren que la calidad y/o la cantidad de feromonas de los machos podría comunicar a la hembra la calidad genética heredable de los machos y así servir como base para una elección adaptativa de las hembras en reptiles (MARTÍN & LÓPEZ, 2000).

## CONCLUSIONES

Los resultados de los trabajos presentados en esta revisión demuestran cómo los individuos utilizan las señales químicas y se basan en ellas no solamente para detectar y discriminar olores, sino también para decidir los comportamientos óptimos que deben seguir. Esto ayuda finalmente a estabilizar sus sistemas sociales. Por lo tanto, podemos concluir que la detección y discriminación de señales químicas afecta al individuo modificando su comportamiento.

Queda, sin embargo, mucho por hacer para comprender todos los mecanismos que están implicados en la comunicación intraespecífica de los reptiles, como por ejemplo conocer los componentes lipídicos y protéicos de las secreciones femorales glandulares, lo que ayudaría a clarificar los mecanismos utilizados en el reconocimiento individual y entre especies. Por otra parte, la relación entre comunicación química y aspectos tan importantes como la organización social y espacial y la elección de pareja, permanecen prácticamente desconocidos. Para finalizar, la mayoría de los estudios sobre comunicación química se han realizado en condiciones de laboratorio, donde los comportamientos analizados, como las extrusiones linguales, son robustos, fácilmente cuantificables y repetibles a lo largo de muchas pruebas. Sin embargo, se debería intentar complementar estos experimentos con estudios de campo donde se observaran las modificaciones del comportamiento de los individuos en presencia de las señales químicas de otros conespecíficos.

## *Agradecimientos*

Quiero agradecer a Enrique Font su invitación para participar en el primer Simposio sobre Comportamiento que se celebró en el VI Congreso Luso-Español de Herpetología en Valencia en el que fue presentado este trabajo, y sus esfuerzos para que se reconozcan los estudios sobre comportamiento dentro de la co-

munidad herpetológica española. A José Martín por sus críticas durante la elaboración de este manuscrito y por ayudarme a que nuestros trabajos sean conocidos. A “Mahou Aurelio” por estar siempre cerca. A Ana Irina, gracias por ser. Este trabajo ha sido financiado con un contrato de investigación del CSIC.

### REFERENCIAS

- ALBERTS, A.C. (1989): Ultraviolet visual sensitivity in desert iguanas: implications for pheromone detection. *Anim. Behav.* 38: 129-137.
- ARAGÓN, P., LÓPEZ, P. & 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.
- ARAGÓN, P., LÓPEZ, P. & MARTÍN, J. (2001 a): Discrimination of femoral gland secretions from familiar and unfamiliar conspecifics by male iberian rock-lizards, *Lacerta monticola*. *J. Herp.* 35: 346-350.
- ARAGÓN, P., LÓPEZ, P. & MARTÍN, J. (2001 b): Chemosensory discrimination of familiar and unfamiliar conspecifics by lizards: implications of field spatial relationships between males. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 50: 128-133.
- BAUMANN, F. (1927): Experimente über den Geruchsinn der Viper. *Rev. Suisse Zool.* 34: 173-184.
- BAUMANN, F. (1929): Experimente über den Geruchsinn und den Beuteerwerb der Viper (*Vipera aspis*). *Z. Vergl. Physiol.* 10: 36-119.
- BAUWENS, D., NUIJTEN, K., VAN WEZEL, H., & VERHEYEN, R.F. (1987): Sex recognition by males of the lizard *Lacerta vivipara*: an introductory study. *Amphibia-Reptilia* 8:49-57.
- BROWN, R.E. & MACDONALD, D.W. (1985): *Social Odours in Mammals*. Clarendon Press, Oxford.
- BURGHARDT, G.M. (1970): Chemical perception in reptiles, pp. 241-308, en: Johnston, J.W., Moulton, D.G. & Turk, M. (eds.), *Communication by chemical signals*. Appleton-Century-Crofts, New York.
- CARPENTER, C.C. & FERGUSON, G.W. (1977): Variation and evolution of stereotyped behavior in reptiles, pp. 335-554, en: Gans, C. & Tinkle, D.W. (eds.), *Biology of the Reptilia*. Vol 7. Academic Press, New York.
- CARPENTER, G.C. & DUVALL, D. (1995): Fecal scent marking in the westerns banded gecko (*Coleonyx variegatus*). *Herpetologica* 51: 33-38.
- COOPER, W.E., JR. (1994): Chemical discrimination by tongue-flicking in lizards: a review with hypotheses on its origin and its ecological and phylogenetic relationships. *J. Chem. Ecol.* 20: 439-487.
- COOPER, W.E. JR. & BURGHARDT, G.M. (1990a): Vomeroolfaction and vomodor. *J. Chem. Ecol.* 16: 103-105.
- COOPER, W.E. JR. & BURGHARDT, G.M. (1990b): A comparative analysis of scoring methods for chemical discrimination of prey by squamata reptiles. *J. Chem. Ecol.* 16: 45-65.
- COOPER W.E. JR. & BURNS, N. (1987): Social significance of ventrolateral coloration in the fence lizard, *Sceloporus undulatus*. *Anim. Behav.* 35:526-532.
- COOPER W.E. JR. & GREENBERG, N. (1992): Reptilian coloration and behavior, pp. 298-422, en: Gans, C. & Crews, D. (eds.), *Biology of the Reptilia*. Vol. 18. Physiology E. The University of Chicago Press, Chicago.
- COOPER, W.E. JR. & TRAUTH, S.E. (1992): Discrimination of conspecific male and female cloacal chemical stimuli by males and possession of a probable pheromone gland by females in a cordylid lizard, *Gerrhosaurus nigrolineatus*. *Herpetologica* 48: 229-236.
- COOPER, W.E. JR. & VITT, L.J. (1986): Lizard pheromones: Behavioral responses and adaptive significance in skinks of the genus *Eumeces*, pp. 323-340, en: Duvall, D., Müller-Schwarze, D.M. & Silverstein, R.M. (eds.), *Chemical signals in vertebrates*. Vol. 4. Plenum Press, New York.

- COOPER, W.E. JR., LÓPEZ, P. & SALVADOR, A. (1994): Pheromone detection by an amphibiaenian. *Anim. Behav.* 47: 1401-1411.
- DUVALL, D. (1979): Western fence lizard (*Sceloporus occidentalis*) chemical signals. I. Conspecific discrimination and release of a species typical visual display. *J. Exp. Zool.* 210: 312-326.
- DUVALL, D., GRAVES, B.M. & CARPENTER, G.C. (1987): Visual and chemical composite signalling effects of *Sceloporus* lizard fecal boli. *Copeia* 1987: 1028-1031.
- FOX, S.F. & BAIRD, T.A. (1992): The dear enemy phenomenon in the collared lizard, *Crotaphytus collaris*, with a cautionary note on experimental methodology. *Anim. Behav.* 44: 780-782.
- GANGESTAD, S.W. & THORNHILL, R. (1998): Female preference for human male scent and fluctuating asymmetry. *Proc. R. Soc. Lond. B* 265: 927-933.
- GILLINGHAM, J.C. & CLARK, D.L. (1981): Snake tongue-flicking: transfer mechanics to Jacobson's organ. *Can. J. Zool.* 59: 1651-1657.
- GLINSKI, T.H., & KREKORIAN, C.O'N. (1985): Individual recognition in free-living adult male desert iguanas, *Dipsosaurus dorsalis*. *J. Herp.* 19:541-544.
- GOSLING, L.M. (1982): A reassessment of the function of scent marking in territories. *Z. Tierpsychol.* 60: 89-118.
- GOSLING, L.M. (1990): Scent marking by resource holders: alternative mechanisms for advertising the cost of competition, pp. 315-328, en: MacDonald, D.W., Müller-Schwarze, D. & Natynczuk, S.E. (eds.), *Chemical signals in Vertebrates*. Vol. 5. Oxford University Press, Oxford.
- GRAVES, B.M. & HALPERN, M. (1989): Chemical access to the vomeronasal organs of the lizard *Chalcides ocellatus*. *J. Exp. Zool.* 249: 150-157.
- GREENBERG, B. (1943): Social behavior of the western banded gecko, *Coleonyx variegatus* Baird. *Physiol. Zool.* 16:110-122.
- HALPERN, M. (1992): Nasal chemical senses in reptiles: Structure and function, pp. 423-523, en: Gans, C. & Crews, D. (eds.), *Biology of the Reptilia*. Vol. 18. The University of Chicago Press, Chicago.
- HALPERN, M. & KUBIE, J.L. (1980): Chemical access to the vomeronasal organ of the garter snakes. *Physiol. Behav.* 24: 367-371.
- HUNTINGFORD, F. & TURNER, A. K. (1987): *Animal conflict*. Chapman and Hall, London.
- JAEGER, R.G. (1986): Pheromonal markers as terrestrial advertisement by terrestrial salamanders, pp. 191-203, en: Duvall, D., Müller-Schwarze, D. & Siverstein, R.M. (eds.), *Chemical signals in Vertebrates*. Vol. 4. Plenum Press, New York.
- JOHNSTONE, R.A. (1997): The evolution of animal signals, pp. 155-178, en: Krebs, J.R. & Davies, N.B. (eds.), *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. 4th ed. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- KARLSON, P. & LUSCHER, M. (1959): Pheromones: a new term for a class of biologically active substances. *Nature* 183: 55-56.
- KREBS, J.R. & DAVIES, N.B. (1993): The design of signals: Ecology and Evolution, pp. 349-374, en: Krebs, J.R. & Davies, N.B. (eds.), *An introduction to behavioural ecology*. 3<sup>rd</sup> ed. Blackwell Science Ltd, Oxford.
- LÓPEZ, P. (1993): *Adaptaciones ecológicas a la vida fosorial de la culebrilla ciega (Blanus cinereus)*. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid.
- LÓPEZ, P. & MARTÍN, J. (1994): Responses by amphibiaenian *Blanus cinereus* to chemicals from prey or potentially harmful ant species. *J. Chem. Ecol.* 20: 1113-1119.
- LÓPEZ, P. & SALVADOR, A. (1992): The role of chemosensory cues in discrimination of prey odors by the amphibiaenian *Blanus cinereus*. *J. Chem. Ecol.* 18: 87-93.
- LÓPEZ, P. & SALVADOR, A. (1994): Tongue-flicking prior to prey attack by the amphibiaenian *Blanus cinereus*. *J. Herp.* 28: 502-504.
- LÓPEZ, P. ARAGÓN, P. & MARTÍN, J. (1998): Iberian rock lizards (*Lacerta monticola* cy-

- reni*) assess conspecific information using composite signals from faecal pellets. *Ethology* 104: 809-820.
- LÓPEZ, P. MARTÍN, J. & CUADRADO, M. (en prensa): Pheromone-mediated intrasexual aggression in male lizards, *Podarcis hispanicus*. *Agress. Behav.*
- LÓPEZ, P. SALVADOR, A. & COOPER, W.E. JR. (1997): Discrimination of self from other males by chemosensory cues in the amphibaenian *Blanus cinereus*. *J. Comp. Psychol.* 111: 105-109.
- MACDONALD, D.W. (1980): Patterns of scent marking with urine and faeces amongst carnivore communities. *Symp. Zool. Soc. London* 45: 107-139.
- MARLER, C.A., & MOORE, M.C. (1989): Time and energy costs of aggression in testosterone-implanted free-living male mountain spiny lizards (*Sceloporus jarrovi*). *Physiol. Zool.* 62:1334-1350.
- MARTÍN, J. & LÓPEZ, P. (2000): Chemoreception, symmetry and mate choice in lizards. *Proc. R. Soc. Lond. B* 267: 1265-1269.
- MARTÍN, J., & SALVADOR, A. (1993): Tail loss reduces mating success in the Iberian rock-lizard. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 32:185-189.
- MARTÍN, J., & SALVADOR, A. (1997): Effects of tail loss on the time budgets, movements, and spacing patterns of Iberian rock lizards, *Lacerta monticola*. *Herpetologica* 53: 117-125.
- MASON, R.T. (1992): Reptilian pheromones, pp. 114-228. en: Gans, C. & Crews, D. (eds.), *Biology of the Reptilia*. Vol. 18. The University of Chicago Press, Chicago.
- MASON, R.T. & GUTZKE, W.H.N. (1990): Sex recognition in the leopard gecko, *Eublepharis macularis* (Sauria: Gekkonidae). Possible mediation by skin-derived semiochemicals. *J. Chem. Ecol.* 16:27-36.
- MATHIS, A. (1990): Territorial salamanders assess sexual and competitive information by chemical signals. *Anim. Behav.* 44: 953-962.
- MATHIS, A. & SIMONS, R.R. (1994): Size-dependent responses of resident male red-backed salamanders to chemical stimuli from conspecifics. *Herpetologica*. 50: 335-344.
- MØLLER, A.P. & SWADDLE, J.P. (1997): *Asymmetry, developmental stability and evolution*. Oxford University Press, Oxford.
- MØLLER, A.P. & THORNHILL, R. (1998): Bilateral symmetry and sexual selection: a meta-analysis. *Am. Nat.* 151: 174-192.
- MOORE, P.J., REAGAN-WALLIN, N.L., HAYNES, K.F. & MOORE, A.J. (1997): Odour conveys status on cockroaches. *Nature* 389: 25.
- NOBLE, G.K. (1937): The sense organs involved in the courtship of *Storeria*, *Thamnophis*, and other snakes. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 73: 673-725.
- OLSSON, M. & MADSEN, T. (1995): Female choice on male quantitative traits in lizards-why is it so rare?. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 36: 179-184.
- PENN, D. & POTTS, W.K. (1998): Chemical signals and parasite-mediated sexual selection. *Trends Ecol. Evol.* 13: 391-396.
- RIKOWSKI, A. & GRAMMER, K. (1999): Human body odour, symmetry and attractiveness. *Proc. R. Soc. Lond. B* 266: 869-874.
- SIMON, C.A. (1983): A review of lizard chemoreception, pp. 119-133, en: Huey, R.B., Pianka, E.R. & Schoener, T.W. (eds.), *Lizard Ecology: Studies of a model organism*. Harvard Univ. Press, Cambridge.
- SIMONS, R.R., FELGENHAUER, B.E. & JAEGER, R.G. (1994): Salamander scent marks: site of production and their role in territorial defence. *Anim. Behav.* 48: 97-103.
- STODDART, D.M. (1980): *The ecology of vertebrate olfaction*. London: Chapman & Hall.
- TOKARZ, R.R. (1995): Mate choice in lizards: a review. *Herpetol. Monogr.* 9: 17-40.
- THORNHILL, R. (1992): Female preference for the pheromone of males with low fluctuating asymmetry in the Japanese scorpionfly (*Panorpa japonica*: Mecoptera). *Behav. Ecol.* 3: 277-283.

- VAN VALEN, L. (1962): A study of fluctuating asymmetry. *Evolution* 16: 125-142.
- YOUNG, B.A. (1990): Is there a direct link between the ophidian tongue and jacobson's organ?. *Amphibia-Reptilia* 11: 263-276.
- ZUCKER, N. & MURRAY, I. (1996): Determinants of dominance in the tree lizard *Urosaurus ornatus*: the relative importance of mass, previous experience and coloration. *Ethology*, 102: 812-825.