

Efectos de la experiencia sobre el comportamiento depredador de los reptiles

ESTER DESFILIS & ENRIQUE FONT

Instituto Cavanilles de Biodiversidad y Biología Evolutiva, Universidad de Valencia, Apdo. 2085, 46071 Valencia, España

Resumen: El éxito de un depredador depende de su habilidad para detectar, capturar, manipular e ingerir sus presas. Esta habilidad puede variar en función no sólo de las adaptaciones particulares del depredador y de la presa a la que se enfrenta, sino de factores ontogenéticos como la maduración y la experiencia. Aunque el comportamiento depredador de los reptiles ha sido objeto de numerosos estudios, muy pocos han investigado los efectos de la experiencia y el aprendizaje en el comportamiento depredador de estos animales. Esto puede deberse a que tradicionalmente se ha considerado que los reptiles tenían una capacidad de aprendizaje muy reducida. Investigaciones recientes han puesto de manifiesto la importancia del aprendizaje en distintos aspectos del comportamiento de los reptiles. En este trabajo, revisamos diversos estudios sobre los efectos de la experiencia en el comportamiento depredador de los reptiles y presentamos los resultados de algunos experimentos con lacértidos realizados en nuestro laboratorio.

Summary: Effects of experience on the predatory behavior of reptiles. An animal's success as a predator depends on its ability to detect, capture, manipulate, and ingest prey. This ability may vary as a function of factors other than the adaptations present in both predator and prey, such as experience and maturation. While much research has focused on the predatory behavior of lizards, the role of experiential factors on this behavior remains largely unexplored. This is in part due to the widespread misconception that learning has little importance in the life of reptiles in general. However, recent work has disclosed evidence demonstrating that learning plays an important role in many aspects of reptilian behavior. The present contribution reviews recent studies dealing with the effects of experiential factors on the predatory behavior of reptiles and presents results from experiments with lacertid lizards conducted in our laboratory.

RELACIONES DEPREDADOR/PRESA: COMER Y EVITAR SER COMIDO

Uno de los retos más importantes a los que se enfrenta un ser vivo es el de comer y evitar ser comido: salvo raras excepciones, todos los animales son depredadores y/o presas potenciales. Para alimentarse, los animales deben tomar decisiones sobre qué y cuándo comer, dónde buscar o esperar el alimento, cómo evitar o vencer las defensas que exhiben sus presas, etc. Una vez localizada una presa, el depredador tiene que ser capaz de capturarla, manipularla y finalmente ingerirla superando los mecanismos de defensa que ésta exhibe. Esto ha llevado en muchos casos a una auténtica "carrera de armamentos" en la que los depredadores han desarrollado mecanismos

cada vez más sofisticados para capturar a sus presas de forma eficiente y éstas a su vez medios cada vez más complejos para evitar ser capturadas (DAWKINS & KREBS, 1979). Mientras que los mecanismos antidepredadores han despertado gran interés entre los investigadores y han sido objeto de numerosos estudios (revisados en CLOUDSLEY-THOMPSON, 1994; CURIO, 1976; EDMUNDS, 1974, ENDLER, 1986, 1991; GREENE, 1987), los estudios de los comportamientos que los depredadores ponen en juego durante un acto de depredación son mucho más escasos (CURIO, 1976).

Muchos de los aspectos importantes en el contexto de la depredación son inherentemente impredecibles en la escala de tiempo evolutiva, aunque relativamente constantes durante

la vida de un individuo. En estas condiciones, la selección natural puede favorecer a aquellos individuos capaces de ajustar su comportamiento por medio del aprendizaje a las circunstancias concretas en que les ha tocado vivir (SHETTLEWORTH, 1998; STEPHENS, 1991). En principio, un animal podría beneficiarse de la experiencia para mejorar su eficacia en cualquiera de las fases de las que consta un acto de depredación, desde la localización y reconocimiento de la presa hasta la manipulación e ingestión de la misma. De hecho, diversos estudios han demostrado que las habilidades de forrajeo, fundamentalmente la detección y manipulación de la presa, mejoran con la experiencia tanto en vertebrados (*e.g.*, peces, CROY & HUGHES, 1991a,b; aves, SULLIVAN, 1988, YOERG, 1994; anfibios, BRZOSKA & SCHNEIDER, 1978), como en invertebrados (*e.g.*, cangrejos, CUNNINGHAM & HUGHES, 1984; insectos, KRAL, 1998; arañas, MORSE, 2000).

Tradicionalmente, el estudio de los problemas con los que se enfrenta un depredador para obtener el alimento se ha abordado desde la perspectiva de la teoría del forrajeo óptimo (*optimal foraging theory*). Esta teoría, enunciada hace más de tres décadas por MACARTHUR & PIANKA (1966), intenta explicar el comportamiento de alimentación de los animales en base a los costes y beneficios asociados a distintas actividades relacionadas con el forrajeo. La teoría se basa en la premisa de que la selección natural ha “diseñado” animales cuyo comportamiento de forrajeo maximiza u optimiza alguna variable (*e.g.*, tasa neta de adquisición de recursos, eficacia en el forrajeo) que en último término se relaciona con la eficacia biológica (STEPHENS & KREBS, 1986). Los trabajos sobre forrajeo óptimo proliferaron especialmente durante las décadas de los años 1970 y 1980, y éste ha sido el enfoque dominante en los estudios sobre la alimentación en lagartos (PERRY & PIANKA, 1997). Los primeros modelos de forrajeo óptimo asumían que la abundancia y el valor energético de las

presas eran los únicos factores relevantes y no se planteaban la importancia de otros factores que pueden afectar al comportamiento de alimentación o forrajeo. De hecho, en los últimos años la teoría del forrajeo óptimo ha perdido popularidad debido en gran parte a un mayor conocimiento de la complejidad inherente a un acto de depredación (PERRY & PIANKA, 1997). Los modelos originales de la teoría del forrajeo óptimo han sido gradualmente substituidos por modelos dinámicos, que son más flexibles e incorporan premisas más realistas relativas a cuestiones como las necesidades de nutrientes, el riesgo de depredación y las limitaciones que imponen las capacidades sensoriales. Con estos modelos se obtienen predicciones que se ajustan mejor a los resultados de la investigación empírica utilizando animales reales (GRANTHAM *et al.*, 1995; LIMA & DILL, 1990; SIH, 1992). Recientemente también se han incorporado a los modelos aspectos como los factores ontogenéticos (HUGHES, 1979; YOERG, 1994) y las limitaciones que imponen la psicología del depredador y de sus presas potenciales (revisado en SHETTLEWORTH, 1998). Pero el principal problema de estos modelos es que cuanto mayor es la complejidad que incorporan mayores son las dificultades para ponerlos a prueba (KREBS & KACELNIK, 1991). Estas dificultades ponen de relieve la importancia que tiene el estudio de los mecanismos del comportamiento (incluyendo el aprendizaje) para identificar limitaciones que pueden afectar a las decisiones del depredador (SHETTLEWORTH, 1984, 1988). Otro factor importante a considerar en estos estudios es la inercia filogenética que puede afectar directamente a las decisiones de forrajeo de los animales (*e.g.*, preferencias dietarias, CADLE & GREENE, 1993; CALDWELL, 1996; TOFT, 1995), pero también puede influir indirectamente a través de las capacidades sensoriales y de la morfología (COOPER, 1994a, b; PERRY, 1995; SCHWENK, 1993, 1995) (Fig. 1).

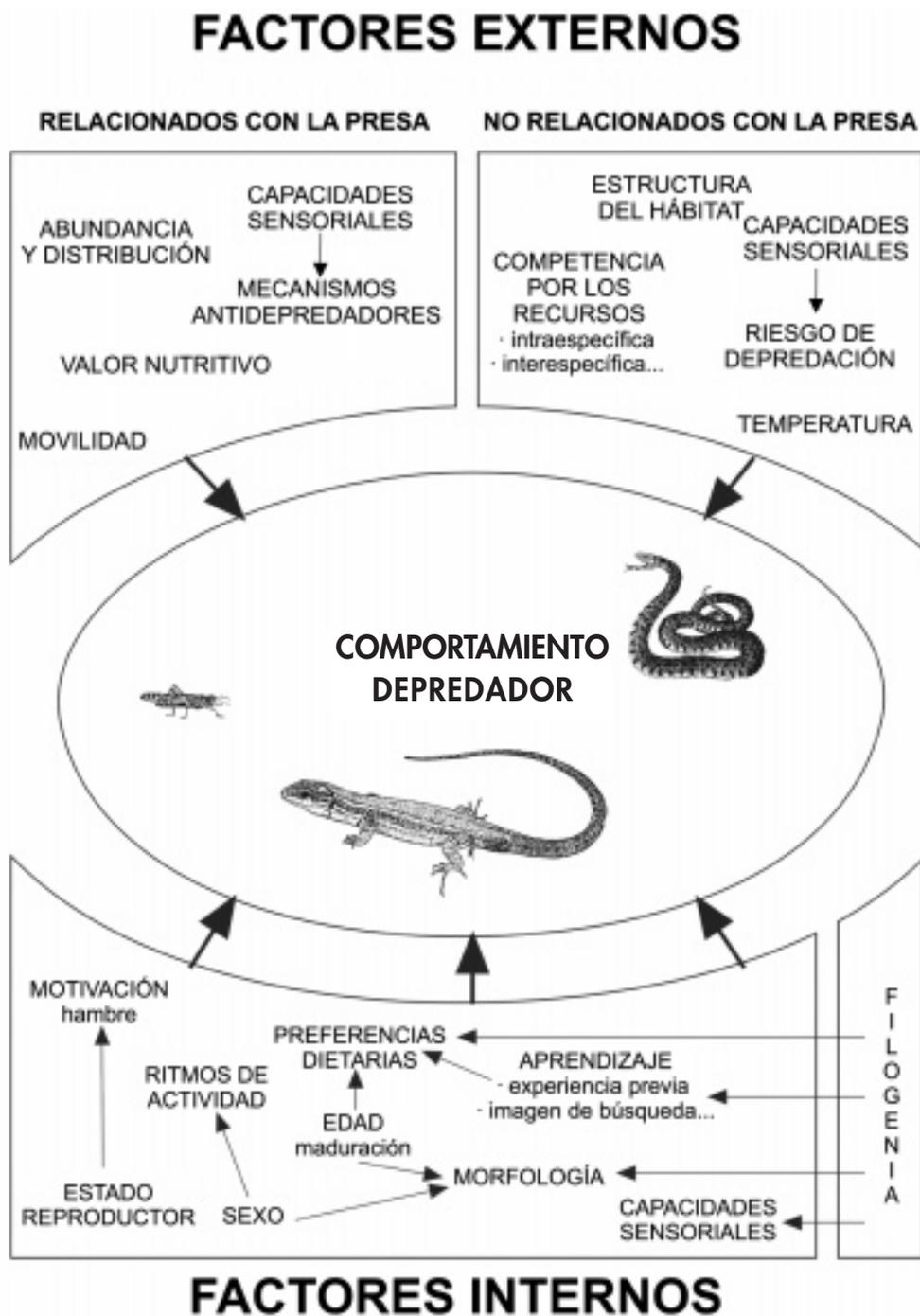


Figura 1 - Distintos factores que afectan al comportamiento depredador de los lagartos. Las flechas indican interrelaciones entre algunos de estos factores.

**ESTUDIOS SOBRE LOS EFECTOS
DE LA EXPERIENCIA EN
EL COMPORTAMIENTO DE PREDADOR
DE LOS REPTILES: UNA REVISIÓN**

Basándose fundamentalmente en la posición que ocupan los reptiles en una supuesta escala filogenética, en observaciones anecdóticas de su comportamiento y en un profundo desconocimiento de su historia natural, los científicos han cuestionado durante mucho tiempo la inteligencia de los reptiles y su capacidad para aprender y beneficiarse de la experiencia. Los reptiles han sido considerados como animales con repertorios de comportamiento reducidos, que responden ante los estímulos de forma estereotipada y que tienen una capacidad de aprendizaje muy limitada (HODOS & CAMPBELL, 1969; BURGHARDT, 1977). Actualmente existen numerosos trabajos que demuestran lo erróneo de esta visión (revisados en BURGHARDT, 1977; MACPHAIL, 1982; SUBOSKI, 1992). Como concluye BURGHARDT: “los reptiles pueden aprender a resolver problemas de considerable complejidad y no hay evidencia de ninguna separación absoluta entre reptiles y aves o mamíferos por una parte y anfibios o peces por la otra. Es decir, no hay un tipo de problema que puedan aprender todas las aves y mamíferos y que este más allá de la capacidad de todos los reptiles” (1977, pp. 664-665). Pese a ello, son muy pocos los herpetólogos que incluyen el aprendizaje y la experiencia como factores a considerar en sus investigaciones. Concretamente, el papel modulador de la experiencia sobre el comportamiento depredador de los reptiles ha sido objeto de muy pocos estudios (BURGHARDT, 1978).

La mayoría de los reptiles son especies precoces o nidífugas, en las que la alimentación parental es virtualmente inexistente por lo que deben encontrar su propia comida desde el momento del nacimiento. En consecuencia, es de esperar que el reconocimiento inicial de la comida ocurra rápidamente, al poco tiempo

de nacer, y en ausencia de experiencia previa, de forma “innata” (SUBOSKI, 1992). Las serpientes recién nacidas de la familia Colubridae exhiben una preferencia por extractos de las presas que constituyen la dieta habitual de su especie (ARNOLD, 1992; BURGHARDT, 1967, 1969, 1970b; revisado en BURGHARDT, 1990 y 1993). No obstante, estas preferencias congénitas son, dentro de ciertos límites, susceptibles de modificación por la experiencia. La respuesta a los compuestos químicos de presa puede modificarse por la experiencia previa con extractos de presa (BURGHARDT, 1969, 1970b), habituación (BURGHARDT, 1977; CZAPLICKI, 1975), dieta (BURGHARDT, 1990; FUCHS & BURGHARDT, 1971; LYMAN-HENLEY & BURGHARDT, 1995; LOOP, 1970) y por aprendizaje de aversión por el alimento (BURGHARDT *et al.*, 1973; CZAPLICKI *et al.*, 1975; TERRICK *et al.*, 1995).

En contraste con la abundante información disponible para un gran número de especies de serpientes, los estudios sobre la ontogenia de la discriminación de presas en lagartos son muy escasos (BROCKHUSEN-HOLZER & CURIO, 1990; BURGHARDT, 1973; LOOP & SCOVILLE, 1972). Los pocos trabajos que han estudiado la respuesta de lagartos recién nacidos a los estímulos químicos de presas han obtenido resultados contradictorios. Los lagartos recién nacidos de la especie *Eumeces fasciatus* realizan más lengüetazos ante extractos acuosos de dos de sus presas (gusanos de la harina y ratones) que ante extractos de lombrices o agua (BURGHARDT, 1973). Este resultado sugiere que esta especie de lagarto podría poseer preferencias químicas “innatas” similares a las de las serpientes, ya que tanto en lagartos como en serpientes el lengüetazo se ha relacionado funcionalmente con la quimiorrecepción, concretamente con la vomerolfacción (BURGHARDT, 1970A; HALPERN, 1992; SCHWENK, 1995; FONT, 1996). Sin embargo, en el experimento con *E. fasciatus* muy pocos lagartos atacaron al hisopo impregnado con olor de presa que el investigador les presentaba, mien-

tras que en los experimentos con serpientes los ataques al hisopo son muy frecuentes. Por otra parte, con un diseño experimental similar y utilizando recién nacidos de otra especie del mismo género, *Eumeces inexpectatus*, LOOP & SCOVILLE (1972) no encontraron diferencias en el número de lengüetazos emitidos en presencia de extractos de distintas presas respecto del control. Además, los lagartos no atacaron en ninguna presentación. LOOP & SCOVILLE (1972) sugieren que estímulos visuales tales como el movimiento de la presa podrían ser necesarios para desencadenar el ataque de predador en estos lagartos recién nacidos. Experimentos con lagartos recién nacidos de otra especie, *Sceloporus malachiticus*, apoyan la importancia de los estímulos visuales en el reconocimiento de las presas en neonatos. Estos lagartos distinguen de forma "innata" entre distintos tipos de presa en base a la coloración y a alguna otra característica (probablemente estímulos químicos) y evitan atacar insectos aposemáticos la primera vez que se encuentran con ellos (REZNICK *et al.*, 1981).

Las preferencias químicas "innatas" podrían ser valiosas en el caso de lagartos con especializaciones dietarias, pero no tanto en el caso de lagartos generalistas, como es el caso de muchos lacértidos. Es difícil que exista un patrón químico común a la gran variedad de artrópodos que forman parte de la dieta de muchos lagartos. Sin embargo, estas presas comparten una serie de características que pueden formar parte de un patrón visual de presa, como pueden ser un rango de tamaños limitado, una forma más o menos alargada o un determinado tipo de locomoción. Probablemente, para muchos lagartos que depredan sobre una gran variedad de especies de invertebrados cualquier objeto móvil de pequeño tamaño puede corresponder a una presa potencial y desencadenar el ataque de predador. Tras el ataque el lagarto puede ingerir o soltar la presa en función de su sabor y asociar los estímulos visuales con los estímulos químicos de esa presa. Esta información adicional podría ser

útil, en encuentros posteriores, para detectar, localizar y/o discriminar otros ejemplares de ese mismo tipo de presa.

En las tortugas recién nacidas, la primera experiencia con un tipo de alimento determina las preferencias alimenticias del animal en el futuro (BURGHARDT & HESS, 1966). Esta primacía de la experiencia alimenticia temprana sobre la elección futura del alimento ha recibido el nombre de "impronta" o "troquelado" del alimento (*food imprinting*). La dieta que reciben los reptiles en el laboratorio puede también alterar sus preferencias relativas por distintos estímulos químicos de presas (FUCHS & BURGHARDT, 1971; GOVE & BURGHARDT, 1975; LOOP, 1970). En algunos casos, la experiencia con una determinada presa incrementa la respuesta a los estímulos químicos de dicha presa. Así, serpientes de la especie *Thamnophis radix* mantenidas desde el nacimiento con una dieta exclusiva de lombrices o de peces muestran al cabo de varios meses una preferencia por los estímulos químicos de la presa que han comido y responden a diluciones menos concentradas de extractos de dichas presas (BURGHARDT, 1990; FUCHS & BURGHARDT, 1971). Un incremento similar de la respuesta a los estímulos químicos de la presa con la que son alimentadas se ha observado en serpientes de la especie *Elaphe obsoleta* (LOOP, 1970). Sin embargo, este efecto de la dieta sobre las preferencias químicas no es universal. *Thamnophis radix* es una especie generalista, pero especies congéneres que se especializan en un solo tipo de presa (*e.g.*, peces, *T. melanogaster*; lombrices, *T. butleri*) no exhiben un incremento en la sensibilidad a los extractos de presas no preferidas, aún cuando se les fuerce a ingerirlas en el laboratorio (FORD & BURGHARDT, 1993). Experimentos con serpientes de los géneros *Natrix* y *Nerodia* tampoco encuentran ningún efecto de la dieta sobre las preferencias por estímulos químicos de determinadas presas (DUNBAR, 1979; MUSHINSKY & LOTZ, 1980). En lagartos, los resultados del único estudio sobre el

efecto de la dieta en la discriminación de olores de presa son contradictorios. CRUZ-NETO & ANDRADE (1993) estudiaron el efecto de la dieta sobre la respuesta de lagartos juveniles de la especie *Tupinambis teguixin* a extractos de distintas presas. Los lagartos alimentados con grillos respondieron más al extracto de grillo que a los de las otras presas. Sin embargo, los lagartos alimentados con carne de vacuno o de pollo respondieron indistintamente a los extractos de las tres presas. Este resultado es difícil de interpretar porque la carne de vacuno o de pollo no forma parte de la dieta natural de estos lagartos.

Un tipo de aprendizaje que puede modificar de forma drástica la respuesta de un depredador frente a un tipo de presa es el aprendizaje de aversión por el alimento. Este tipo de aprendizaje se estudió por primera vez en ratas (GARCIA & KOELLING, 1966), pero se ha descrito también en aves (e.g., WILCOXON *et al.*, 1971). En este tipo de estudios se expone a un animal a un alimento nuevo y a continuación se le induce un malestar gástrico por medio de una inyección de emético o exponiendo al animal a dosis de radiación elevadas. El animal asocia el malestar con el nuevo alimento y se produce una aversión hacia ese alimento basada en alguno de los estímulos asociados al mismo (sabor, olor, patrón de coloración). En el caso de los reptiles este tipo de condicionamiento sólo se ha estudiado en serpientes del género *Thamnophis* (*T. sirtalis*, BURGHARDT *et al.*, 1973; *T. radix*, TERRICK *et al.*, 1995). Los resultados de estos experimentos demuestran claramente que estas serpientes aprenden en una sola prueba a rechazar una "presa nociva" en base fundamentalmente a estímulos químicos de la misma (BURGHARDT *et al.*, 1973) y que este aprendizaje es más marcado si la presa está asociada a una coloración aposemática (TERRICK *et al.*, 1995). Experimentos preliminares con lacértidos realizados en nuestro laboratorio indican que también son capaces de este tipo de aprendizaje, lo que sugiere que el aprendizaje de

aversión por el alimento probablemente esté muy extendido entre los reptiles y entre los vertebrados en general. Esto no es sorprendente, ya que para un depredador tiene un indudable valor adaptativo aprender rápidamente a rechazar aquellas presas que son tóxicas y que podrían llegar a causarle la muerte por la acumulación de sus toxinas. Algunos experimentos han demostrado que los lagartos evitan ingerir presas con coloraciones aposemáticas (SEXTON, 1964; BOYDEN, 1976). Aunque el rechazo a las presas aposemáticas puede ser "innato" (e.g., REZNICK *et al.*, 1981), muchos animales tienen que aprender a asociar las características aposemáticas con la toxicidad de los animales que las exhiben.

La habilidad para manipular y consumir la presa es otro aspecto del comportamiento depredador que puede beneficiarse de la experiencia. Estudios con serpientes de los géneros *Thamnophis*, *Nerodia* y *Elaphe* han demostrado que la experiencia juega un papel crucial en el desarrollo de la habilidad para capturar y manipular eficazmente las presas, especialmente en serpientes generalistas (BURGHARDT, 1978; BURGHARDT & KRAUSE, 1999; DE QUEIROZ & DE QUEIROZ, 1987; HALLOY & BURGHARDT, 1990; KRAUSE & BURGHARDT, 2001; MORI, 1993, 1996; SAVITZKY & BURGHARDT, 2000).

EL COMPORTAMIENTO DEPREDAADOR DE LOS LACÉRTIDOS: IMPORTANCIA DE LA EXPERIENCIA

La mayoría de los miembros de la familia Lacertidae son lagartos de pequeño o mediano tamaño con bajas necesidades de energía y suelen ser generalistas que se alimentan de una amplia variedad de pequeños artrópodos, sin especializaciones dietarias definidas (PIANKA, 1986). Esta falta de especialización dietaria hace difícil que los lacértidos hayan desarrollado el tipo de adaptaciones etológicas, morfológicas, sensoriales y fi-

siológicas que a menudo poseen los animales con dietas especializadas para localizar, capturar, ingerir y digerir sus presas, y sugiere una mayor flexibilidad en su comportamiento depredador. Esto hace de los lacértidos sujetos particularmente interesantes a la hora de estudiar el papel de la experiencia en el contexto de la depredación. De hecho los estudios con serpientes han demostrado una gran flexibilidad en el comportamiento depredador especialmente en especies generalistas, con un incremento en las habilidades depredadoras con la edad y la experiencia (BURGHARDT, 1978, 1993; BURGHARDT & KRAUSE, 1999; HALLOY & BURGHARDT, 1990; MORI, 1993,1996). A continuación describimos los resultados de algunos experimentos realizados en nuestro laboratorio que ponen de manifiesto la importancia de la experiencia en el comportamiento depredador de la lagartija ibérica, *Podarcis hispanica*.

Influencia de la experiencia en la eficacia del ataque depredador

Los primeros indicios de la importancia de la experiencia sobre el comportamiento depredador de las lagartijas de la especie *Podarcis hispanica* surgieron de la observación detallada de su comportamiento cuando se enfrentaban con diferentes tipos de presa. Concretamente, la latencia al primer mordisco (*i.e.*, tiempo transcurrido desde que dejábamos caer la presa hasta que la lagartija la mordía) y el número de lengüetazos que la lagartija dirigía a la presa parecían verse afectados por el tipo de presa y por la experiencia previa de la lagartija con ese tipo de presa (DESFILIS *et al.*, 1993). El ataque sobre una presa "familiar" era muy rápido y sin lengüetazos previos, mientras que en el caso de presas no habituales en la dieta del animal (*e.g.* gusanos de seda) el ataque fue lento y, además, en algunas ocasiones las lagartijas dirigieron lengüetazos a la presa antes de morderla.

La posibilidad de que las lagartijas ajusten su comportamiento depredador en función de las características propias de distintas presas y utilicen la experiencia previa con una presa para realizar un ataque más efectivo sobre otras presas del mismo tipo tiene un interés indudable para el animal. Para determinar si la experiencia con la presa incrementaba la eficacia del ataque depredador de las lagartijas estudiamos su comportamiento en encuentros sucesivos con un mismo tipo de presa (la larva de *Tenebrio molitor*). Las pruebas se realizaron a intervalos de 1 a 3 días, dejando caer una presa en el interior del terrario de la lagartija. Registramos la latencia al ataque y el número de lengüetazos que la lagartija dirigía a la presa antes de atacarla. Tanto las latencias al ataque como el número de lengüetazos disminuyeron progresivamente conforme aumentaba la experiencia de las lagartijas con la presa (Fig. 2); es decir, la experiencia con la presa incrementa la eficacia del ataque depredador. Esta mejora es específica para un tipo concreto de presa, ya que si ofrecemos a la lagartija una presa con la que no está familiarizada de nuevo aumenta la latencia al ataque.

Los resultados de este experimento sugieren además que las modalidades sensoriales que intervienen en el reconocimiento y captura de la presa pueden variar en función de la experiencia previa de la lagartija con la presa. Las lagartijas sólo realizaron lengüetazos dirigidos a la presa en los primeros encuentros con ese tipo de presa. Por tanto, nuestros resultados indican que los estímulos químicos podrían ser importantes en los primeros encuentros de la lagartija con un tipo de presa, pero perderían relevancia frente a otro tipo de estímulos (probablemente visuales) a medida que el animal se va familiarizando con el tipo de presa. Este resultado coincide con observaciones de otros autores que afirman que los lagartos que llevan mucho tiempo en el laboratorio atacan inmediatamente a las presas con las que se les alimenta habitualmente, sin investigación quimiosensorial previa (*Chalcides*

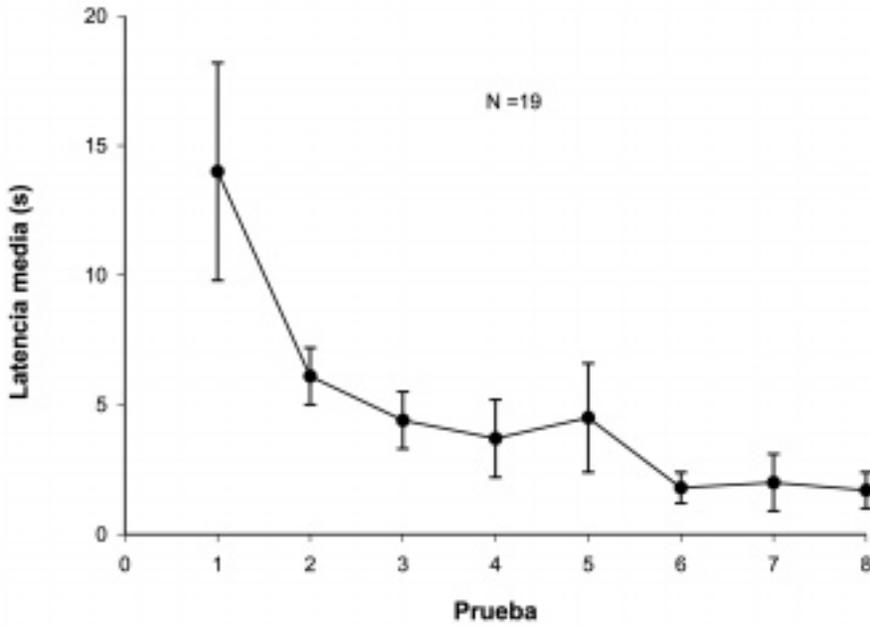


Figura 2. - Latencias al ataque de un grupo de 19 lagartijas las ocho primeras veces que comieron larva de *Tenebrio molitor* en el laboratorio.

ocellatus, GRAVES & HALPERN, 1990; *Eumeces laticeps*, VITT & COOPER, 1986; *Eumeces okadae*, HASEGAWA & TANIGUCHI, 1993). Al detectar visualmente la presencia de una presa, un ataque rápido sin confirmación quimio-sensorial previa beneficia al depredador porque disminuye la probabilidad de escape de la presa y supone un ahorro de tiempo que el depredador puede invertir en buscar más presas. Nuestros resultados indican que la experiencia con una presa hace que las lagartijas capturen de forma cada vez más eficaz otros ejemplares de ese mismo tipo de presa. Esto sugiere que las lagartijas aprenden algunas características propias de la presa las primeras veces que se encuentran con ella, lo que les permite reconocerla rápidamente en encuentros sucesivos. Este aprendizaje con respecto al tipo de presa posee algunos puntos en común con el concepto de imagen de búsqueda propuesto por VON UEXKÜLL (1934) y desa-

rollado posteriormente por TINBERGEN (1960). Según esta hipótesis, durante el encuentro con una presa los animales aprenden ciertos estímulos signo de esa presa y forman una imagen de búsqueda específica para ese tipo de presa, lo que aumenta la probabilidad de que sean capaces de detectar presas similares en el futuro. El concepto de imagen de búsqueda es atractivo, pero hay autores que consideran que es una hipótesis difícil de probar porque los resultados que la apoyan generalmente se pueden explicar por otros mecanismos (GUILFORD & DAWKINS, 1987). En la naturaleza es frecuente que los individuos de algunas especies de artrópodos se encuentren agrupados en el espacio (por ser localmente abundantes, gregarios, ocupar hábitats restringidos, etc.) o en el tiempo (especies estacionales). Estas situaciones, en las que la probabilidad de encuentros repetidos con un tipo concreto de presa es alta, son las que permitirían a las la-

gartijas obtener el máximo beneficio de su capacidad para mejorar el ataque aprovechando la experiencia previa con otros individuos de ese tipo de presa.

Papel de la experiencia previa en la importancia relativa de los estímulos que controlan el ataque depredador

Con el fin de investigar los efectos de la experiencia previa con la presa en relación a los estímulos que controlan el comportamiento depredador, estudiamos la respuesta de distintos grupos de lagartijas que diferían en su experiencia previa con las presas ante distintas combinaciones de estímulos químicos y visuales de presa (DESFILIS, 1999). Los resultados de estos experimentos demuestran que la experiencia previa del animal modifica la respuesta a los estímulos químicos de la presa: en ausencia de estímulos visuales de la presa, las lagartijas con más experiencia no respondieron a estímulos químicos de la presa que comían habitualmente. Esta disminución de la respuesta a los estímulos químicos no parece deberse al tiempo en cautividad, puesto que lagartijas que llevaban el mismo tiempo en cautividad respondieron a los estímulos químicos de una presa diferente a la que comían habitualmente. Una posible interpretación de estos resultados sería que, ante una presa familiar, los estímulos químicos pierden relevancia en relación a los estímulos visuales de esa presa. Como hemos indicado anteriormente, las lagartijas exploran quimiosensorialmente por medio de lengüetazos las primeras veces que se encuentran con un tipo de presa, pero a medida que se familiarizan con ese tipo de presa el ataque se desencadena por estímulos visuales sin investigación quimiosensorial previa. La falta de respuesta a los estímulos químicos en ausencia de estímulos visuales podría deberse a un proceso de aprendizaje del tipo que algunos autores denominan "holgazanería aprendida" (*learned laziness*, ENGBERG *et al.*, 1972) o "irrelevancia apren-

didada" (*learned irrelevance*, SHETTLEWORTH, 1998). Con el tiempo se podrían ir acumulando en el terrario de la lagartija compuestos químicos de la presa que come habitualmente, de tal forma que el olor de esa presa no indicaría su presencia en el terrario. Las búsquedas infructuosas podrían llevar a la lagartija a descartar los estímulos químicos como indicadores fiables de la presencia de la presa. Las lagartijas podrían haber aprendido a no responder con exploración ante estímulos químicos de la presa que comen habitualmente si no hay una presa a la vista debido a una falta de refuerzo en la exploración desencadenada por los estímulos químicos. Algunos resultados experimentales de otros autores parecen apoyar esta hipótesis. BURGHARDT (1992) mantuvo durante varios días serpientes recién nacidas de la especie generalista *Thamnophis sirtalis* expuestas a un ambiente con estímulos químicos de peces o lombrices. Las presas estaban dentro de un recipiente opaco, cubierto con una tapa de plástico perforada de tal forma que las serpientes podían olerlas pero no podían capturarlas y comerlas. Después de un día de permanencia en un terrario sin estímulos químicos de presa, el autor investigó las respuestas de los dos grupos de serpientes a hisopos impregnados con extractos de las distintas presas. Las serpientes respondieron menos a los extractos de la presa a cuyos estímulos químicos habían sido expuestas. De forma similar a nuestros resultados, el extracto de la presa a la que las serpientes habían sido expuestas no desencadenó ni exploración quimiosensorial ni ataques. Estos resultados tienen importantes implicaciones para el diseño e interpretación de los experimentos sobre las respuestas de los animales a estímulos químicos de presas y al alimento en general. La escasa respuesta al estímulo químico observada en algunos experimentos con lagartos podría deberse a la experiencia previa de los animales con ese tipo particular de presa o a la mera exposición a olores de esa presa presentes en el laboratorio.

Influencia de la experiencia en la selección de presas

La mayoría de los lacértidos poseen dietas generalistas y algunos autores los consideran depredadores oportunistas en los que la variación en la composición de sus dietas es el resultado de la disponibilidad de las presas y de las constricciones impuestas por el tamaño de cada animal (ARNOLD, 1987; AVERY, 1966). Sin embargo, trabajos recientes que estudian contenidos estomacales y los comparan con la abundancia de las distintas presas en el ambiente han puesto de manifiesto que muchas especies de lacértidos son selectivas, al menos con respecto al tamaño de las presas que ingieren (CARRETERO, 1993; DÍAZ, 1995; DÍAZ & CARRASCAL, 1990, 1993; PÉREZ-MELLADO *et al.*, 1991; DOMÍNGUEZ & SALVADOR, 1990). Los resultados de estudios de dieta y de experimentos de selección de presa indican que la mayoría de los lagartos prefieren presas de tamaño grande (BURGHARDT, 1964; CARRETERO, 1993; DÍAZ, 1995; DÍAZ & CARRASCAL, 1990, 1993; DOMÍNGUEZ & SALVADOR, 1990; KAUFMAN *et al.*, 1996; POLLO & PÉREZ-MELLADO, 1988; VITT & COOPER, 1986). En el laboratorio, lagartos de la especie *Eumeces fasciatus* llegan al extremo de atacar presas tan grandes que son incapaces de ingerirlas (BURGHARDT, 1964). En principio, la teoría del forrajeo óptimo asume que los animales seleccionarán aquel tamaño de presa que les proporcione la máxima energía con el mínimo coste. Si esto fuera así, ¿cómo sabe un lagarto cuál es el tamaño idóneo de presa? ¿necesita aprenderlo o lo conoce de forma "innata"? Para intentar contestar a estas preguntas realizamos varios experimentos de selección de presas con lagartijas de la especie *Podarcis hispanica*. En estos experimentos ofrecíamos a cada lagartija de forma simultánea tres presas de morfología similar (larvas de *Tenebrio monitor* y *Zophoba morio*) que diferían en tamaño (10mm, 20mm y 40mm) y anotábamos cuál atacaba primero. Curiosamente, siete de las ocho lagartijas que participaron en el ex-

perimento atacaron en primer lugar la presa más grande (larva de *Zophoba morio*), pese a que no podían ingerirla (¡aunque lo intentaron!). En vista de lo poco adecuada que parecía la elección, nos planteamos investigar la capacidad de las lagartijas para beneficiarse de la experiencia y hacer una elección más apropiada. Para ello, introducíamos en el terrario de cada lagartija una larva de *Zophoba morio* y durante 10 minutos dejábamos que la lagartija interaccionara libremente con la larva. Pasado este tiempo la larva era retirada del terrario. Estas pruebas se realizaron varias veces antes de repetir el experimento de elección de presas y durante las mismas observamos un incremento progresivo en la latencia al ataque a la larva de *Zophoba* (Fig. 3). Posteriormente, repetimos el experimento de selección de presa con las lagartijas que tenían experiencia con la larva de *Zophoba*. En este segundo experimento, ocho de las nueve lagartijas utilizadas atacaron primero a la presa de tamaño intermedio y sólo una atacó a la presa más grande. Los resultados de estos experimentos demuestran que, al menos en el laboratorio, las lagartijas prefieren presas grandes aunque su tamaño exceda los límites que son capaces de ingerir y con la experiencia aprenden a elegir un tamaño más ajustado a sus posibilidades. Para una lagartija y en general un reptil, con un periodo de crecimiento muy prolongado, puede ser difícil conocer de antemano el tamaño máximo de presa que es capaz de ingerir. Por ello, a la larga podría ser provechoso atacar presas relativamente grandes y ajustar por medio del aprendizaje su respuesta de ataque en función del éxito o fracaso de los encuentros.

CONCLUSIONES

Esta revisión pone de manifiesto la importancia de la experiencia en el comportamiento depredador de los reptiles. Los resultados de estudios muy diversos utilizando distintas especies de reptiles muestran que la experiencia

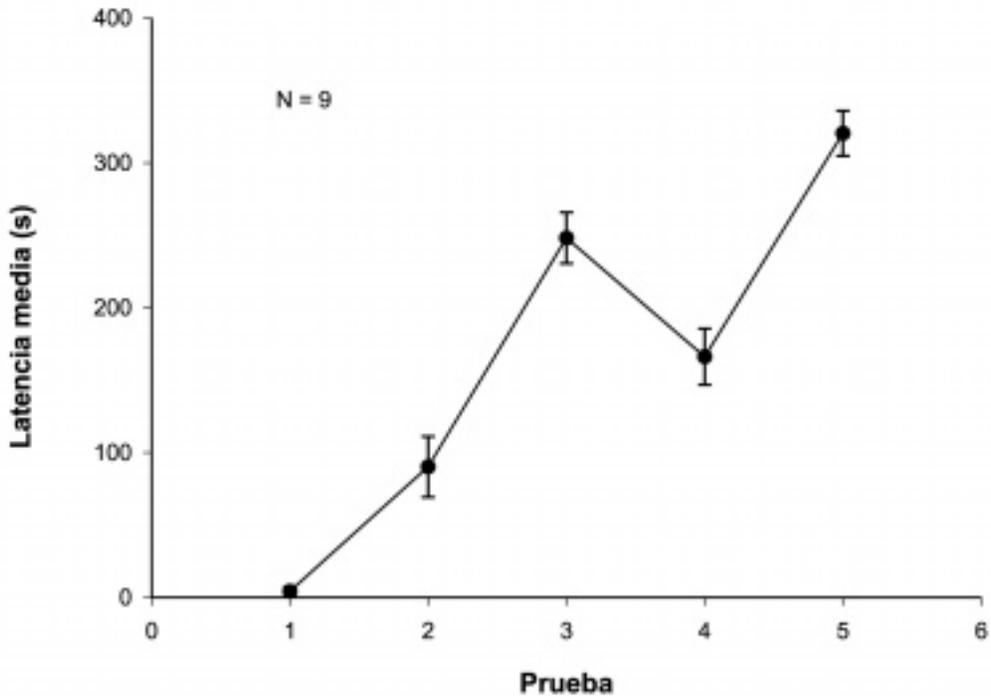


Figura 3.- Latencias al ataque de un grupo de 9 lagartijas en 5 presentaciones sucesivas de larva de *Zophoba morio* en el laboratorio.

previa del animal puede afectar a muchos aspectos del comportamiento depredador, desde la selección de las presas o la eficacia del ataque depredador, hasta las modalidades sensoriales implicadas en la detección y reconocimiento de la presa. En contraste con lo que sugieren algunos trabajos, que consideran a las lagartijas como “autómatas” con comportamientos muy estereotipados que consumen indiscriminadamente todas aquellas presas con las que se van encontrando, la evidencia recogida en esta revisión indica que el comportamiento depredador de estos animales puede ser ampliamente modelado por la experiencia.

Agradecimientos

El presente trabajo ha sido parcialmente financiado por el proyecto PB98/1450 de la

DGICYT. El experimento de selección de presas fue realizado en nuestro laboratorio por Demelza North.

REFERENCIAS

- ARNOLD, E.N. (1987): Resource partition among lacertid lizards in southern Europe. *Journal of Zoology, London*, **1**, 739-782.
- ARNOLD, S.J. (1992): Behavioural variation in natural populations .6. Prey responses by 2 species of garter snakes in 3 regions of sympatry. *Animal Behaviour*, **44**, 705-719.
- AVERY, R.A. (1966): Food and feeding habits of the common lizard (*Lacerta vivipara*) in the west of England. *Journal of Zoology, London*, **149**, 115-121.
- BOYDEN, T. C. (1976): Butterfly palatability and mimicry: Experiments with *Ameiva* lizards. *Evolution*, **30**, 73-81.

- BROCKHUSEN-HOLZER, F. VON, & CURIO, E. (1990): Ethotypic variation of prey recognition in juvenile *Anolis lineatopus* (Reptilia: Iguanidae). *Ethology*, **86**, 19-32.
- BURZOSKA, J., & SCHNEIDER, H. (1978): Modification of prey-catching behavior by learning in the common toad (*Bufo b. bufo* [L], Anura, Amphibia): Changes in responses to visual objects and effects of auditory stimuli. *Behavioural Processes*, **3**, 125-136.
- BURGHARDT, G.M. (1964): Effects of prey size and movement on the feeding behavior of the lizards *Anolis carolinensis* and *Eumeces fasciatus*. *Copeia*, **3**, 576-578.
- BURGHARDT, G.M. (1967): Chemical-cue preferences of inexperienced snakes: Comparative aspects. *Science*, **157**, 718-721.
- BURGHARDT, G.M. (1969): Comparative prey-attack studies in newborn snakes of the genus *Thamnophis*. *Behaviour*, **33**, 77-114.
- BURGHARDT, G.M. (1970a): Chemical perception in reptiles. En J. W. Johnston, Jr., D.G. Moulton & A. Turk (Eds.), *Communication by Chemical Signals* (pp. 241-308). New York: Appleton-Century-Crofts.
- BURGHARDT, G.M. (1970b): Intraspecific geographical variation in chemical food cue preferences of newborn garter snakes (*Thamnophis sirtalis*). *Behaviour*, **36**, 246-257.
- BURGHARDT, G.M. (1973): Chemical release of prey attack: Extension to newly hatched lizards, *Eumeces fasciatus*. *Copeia*, **1973**, 178-181.
- BURGHARDT, G.M. (1977): Learning processes in reptiles. En C. Gans & D. Tinkle (Eds.), *Biology of the Reptilia*, vol.7 (pp. 555-681). New York: Academic Press.
- BURGHARDT, G.M. (1978): Behavioral ontogeny in reptiles: Whence, whither, and why? En G.M. Burghardt & M. Bekoff (Eds.), *The Development of Behavior: Comparative and Evolutionary Aspects* (pp. 149-174). New York: Garland STPM Press.
- BURGHARDT, G.M. (1990): Chemically mediated predation in vertebrates: Diversity, ontogeny, and information. En D.W. MacDonald, D. Müller-Schwarze & S.E. Natynczuk (Eds.), *Chemical Signals in Vertebrates*, vol. 5 (pp. 475-499). Oxford: Oxford University Press.
- BURGHARDT, G.M. (1992): Prior exposure to prey cues influences chemical prey preference and prey choice in neonatal garter snakes. *Animal Behaviour*, **44**, 787-789.
- BURGHARDT, G.M. (1993): The comparative imperative: Genetics and ontogeny of chemoreceptive prey responses in natricine snakes. *Brain, Behavior and Evolution*, **41**, 138-146.
- BURGHARDT, G.M., & HESS, E.H. (1966): Food imprinting in the snapping turtle, *Chelydra serpentina*. *Science*, **151**, 108-109.
- BURGHARDT, G. M. & KRAUSE, M. A. (1999): Plasticity of foraging behavior in garter snakes (*Thamnophis sirtalis*) reared on different diets. *Journal of Comparative Psychology* **113**, 277-285.
- BURGHARDT, G.M., WILCOXON, H.C., & CZAPLICKI, J.A. (1973): Conditioning in garter snakes: Aversion to palatable prey induced by delayed illness. *Animal Learning and Behavior*, **1**, 317-320.
- CADLE, J.E., & GREENE, H.W. (1993): Phylogenetic patterns, biogeography, and the ecological structure of Neotropical snake assemblages. En R.E. Ricklefs & D. Schluter (Eds.), *Species Diversity in Ecological Communities* (pp. 281-293). Chicago: The University of Chicago Press.
- CALDWELL, J.P. (1996): The evolution of myrmecophagy and its correlates in poison frogs (Family Dendrobatidae). *Journal of Zoology, London*, **240**, 75-101.
- CARRETERO, M.A. (1993): *Ecología de los lacértidos en arenales costeros del Noroeste ibérico*. Tesis Doctoral, Universidad de Barcelona, Barcelona.
- CLOUDSLEY-THOMPSON, J.L. (1994): *Predation and Defence amongst Reptiles*. Tauton, Somerset, England: R & A.

- COOPER, W.E., Jr. (1994a): Chemical discrimination by tongue-flicking in lizards: A review with hypotheses on its origin and its ecological and phylogenetic relationships. *Journal of Chemical Ecology*, **20**, 439-487.
- COOPER, W.E., Jr. (1994b): Prey chemical discrimination, foraging mode, and phylogeny. En L.J. Vitt & E.R. Pianka (Eds.), *Lizard Ecology: Historical and Experimental Perspectives* (pp. 95-116). Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- CROY, M. I. & HUGHES, R. N. (1991a): The role of learning and memory in the feeding behaviour of the 15-spined stickleback, *Spinachia spinachia* L. *Animal Behaviour*, **41**, 149-159.
- CROY, M. I. & HUGHES, R. N. (1991b): The influence of hunger on feeding behaviour and on the acquisition of learned foraging skills by the 15-spined stickleback, *Spinachia spinachia* L. *Animal Behaviour*, **41**, 161-170.
- CRUZ-NETO, A.P., & ANDRADE, D.V. (1993): The effect of recent diet on prey odor discrimination by juvenile tegu lizard, *Tupinambis teguixin* (Sauria, Teiidae). *Zool. Anz.*, **230**, 123-129.
- CUNNINGHAM, P.N., & HUGHES, R.N. (1984): Learning of predatory skills by shorecrabs, *Carcinus maenas*, feeding on mussels and dogwhelks. *Marine Ecology Program Series*, **16**, 21-26.
- CURIO, E. (1976): *The Ethology of Predation*. New York: Springer-Verlag.
- CZAPLICKI, J. (1975): Habituation of the chemically elicited prey-attack response in the diamond-backed water snake, *Natrix rhombifera rhombifera*. *Herpetologica*, **31**, 403-409.
- CZAPLICKI, J.A., PORTER, R.H., & WILCOXON, H.C. (1975): Olfactory mimicry involving garter snakes and artificial models and mimics. *Behaviour*, **54**, 60-71.
- DAWKINS, R., & KREBS, J.R. (1979): Arms races between and within species. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **205**, 489-511.
- DE QUEIROZ, A., & DE QUEIROZ, K. (1987): Prey handling behavior of *Eumeces gilberti* with comments on headfirst ingestion in Squamates. *Journal of Herpetology*, **21**, 57-63.
- DEFILIS, E. (1999): *Neuroetología del comportamiento depredador de la lagartija ibérica, Podarcis hispanica* (Sauria, Lacertidae). Tesis Doctoral, Universidad de Valencia, Valencia.
- DEFILIS, E., FONT, E., & GÓMEZ, A. (1993): An ethological study of feeding in the lizard, *Podarcis hispanica*. En E.D. Valakos, W. Böme, V. Pérez-Mellado, & P. Maragou (Eds.), *Lacertids of the Mediterranean Basin* (pp. 183-198). Athens: Hellenic Zoological Society.
- DÍAZ, J.A. (1994): Effects of body temperature on the predatory behaviour of the lizard *Psammmodromus algirus* hunting winged and wingless prey. *Herpetological Journal*, **4**, 145-150.
- DÍAZ, J.A. (1995): Prey selection by lacertid lizards: A short review. *Herpetological Journal*, **5**, 245-251.
- DÍAZ, J.A., & CARRASCAL, L.M. (1990): Prey size and food selection of *Psammmodromus algirus* (Lacertidae). *Journal of Herpetology*, **24**, 342-347.
- DÍAZ, J.A., & CARRASCAL, L.M. (1993): Variation in the effect of profitability on prey size selection by the lacertid lizard *Psammmodromus algirus*. *Oecologia*, **94**, 23-29.
- DOMÍNGUEZ, J.F., & SALVADOR, A. (1990): Disponibilidad y uso de recursos tróficos por *Lacerta schreiberi* y *Podarcis bocagei* en simpatria en una localidad de la Cordillera Cantábrica, España. *Amphibia-Reptilia*, **11**, 237-246.
- DUNBAR, G.L. (1979): Effects of early feeding experience on chemical preference of the northern water snake, *Natrix s. sipedon* (Reptilia, Serpentes, Colubridae). *Journal of Herpetology*, **13**, 165-169.
- EDMUNDS, M. (1974): *Defence in Animals*. Burnt Mill: Longman.

- ENDLER, J.A. (1986): Defense against predators. En M.E. Feder & G.V. Lauder (Eds.), *Predator-Prey Relationships: Perspectives and Approaches from the Study of Lower Vertebrates* (pp. 109-134). Chicago: The University of Chicago Press.
- ENDLER, J.A. (1991): Interactions between predators and prey. En J.R. Krebs & N.B. Davies (Eds.), *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*, 3rd ed. (pp. 169-196). Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- ENGBERG, L.A., HANSEN, G., WELKER, R.L., & THOMAS, D.R. (1972): Acquisition of key-pecking via autoshaping as a function of prior experience: "Learned laziness"? *Science*, **178**, 1002-1004.
- FONT, E. (1996): Los sentidos químicos de los reptiles: Un enfoque etológico. En F. Colmenares (Ed.), *Etología, Psicología Comparada y Comportamiento Animal* (pp. 197-259). Madrid: Editorial Síntesis.
- FORD, N.B., & BURGHARDT, G.M. (1993): Perceptual mechanisms and the behavioral ecology of snakes. En R.A. Seigel & J.T. Collins (Eds.), *Snakes: Ecology and Behavior* (pp. 117-164). New York: McGraw-Hill.
- FUCHS, J., & BURGHARDT, G.M. (1971): Effects of early feeding experience on the responses of garter snakes to food chemicals. *Learning and Motivation*, **2**, 271-279.
- GARCIA, J., & KOELLING, R.A. (1966): Relation of cue to consequence in avoidance learning. *Psychonomic Science*, **4**, 123-124.
- GOVE, D., & BURGHARDT, G.M. (1975): Responses of ecologically dissimilar populations of the water snake, *Natrix s. sipedon*, to chemical cues from prey. *Journal of Chemical Ecology*, **1**, 25-40.
- GRANTHAM, Ö.K., MOORHEAD, D.L., WILLIG, M.R. (1995): Foraging strategy of the giant rams-horn snail, *Marisa cornuarietis*: An interpretive model. *Oikos*, **72**, 333-342.
- GRAVES, B.M., & HALPERN, M. (1990): Roles of vomeronasal organ chemoreception in tongue flicking, exploratory and feeding behaviour of the lizard, *Chalcides ocellatus*. *Animal Behaviour*, **39**, 692-698.
- GREENE, H.W. (1987): Antipredator mechanisms in reptiles. En C. Gans, & R.B. Huey (Eds.), *Biology of the Reptilia, vol.16: Defense and Life History* (pp. 1-152). New York: Alan R. Liss.
- GUILFORD, T., & DAWKINS, M.S. (1987): Search images not proven: A reappraisal of recent evidence. *Animal Behaviour*, **35**, 1838-1845.
- HALLOY, M. & BURGHARDT, G. M. (1990): Ontogeny of fish capture and ingestion in four species of garter snakes (Thamnophis). *Behaviour* **112**, 299-318.
- HALPERN, M. (1992): Nasal chemical senses in reptiles: Structure and function. En C. Gans & D. Crews (Eds.), *Biology of the Reptilia, vol. 18: Hormones, Brain, and Behavior* (pp. 423-523). Chicago: University of Chicago Press.
- HASEGAWA, M., & TANIGUCHI, Y. (1993): Visual prey discrimination of queen and worker ants by a generalist lizard. *Journal of Ethology*, **11**, 55-62.
- HODOS, W. & CAMPBELL, C. B. G. (1990): Evolutionary scales and comparative studies of animal cognition. En R. P. Kesner & D. S. Olton (Eds.), *Neurobiology of Comparative Cognition* (pp. 1-20). Hillsdale, Nueva Jersey: Lawrence Erlbaum Associates.
- HUGHES, R.N. (1979): Optimal diets under energy maximisation premise: The effects of recognition time and learning. *American Naturalist*, **113**, 209-221.
- KAUFMAN, J.D., BURGHARDT, G.M., & PHILLIPS, J. A. (1996): Sensory cues and foraging decisions in a large carnivorous lizard, *Varanus albigularis*. *Animal Behaviour*, **52**, 727-736.
- KRAL, K. (1998): Spatial vision in the course of an insect's life. *Brain, Behavior and Evolution*, **52**, 1-6.
- KRAUSE, M.A., & BURGHARDT, G.M. (2001):

- Neonatal plasticity and adult foraging behavior in garter snakes (*Thamnophis sirtalis*) from two nearby, but ecologically dissimilar, habitats. *Herpetological Monographs*, **15**, 100-123.
- KREBS, J.R., & KACELNICK, A. (1991): Decision-making. En J.R. Krebs & N.B. Davies (Eds.), *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*, 3rd ed. (pp. 105-136). Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- LIMA, S.L., & DILL, L.M. (1990): Behavioral decisions made under the risk of predation: A review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, **68**, 619-640.
- LOOP, M.S. (1970): The effects of feeding experience on the response to prey-object extracts in rat snakes. *Psychonomic Science*, **21**, 189-190.
- LOOP, M.S., & SCOVILLE, S.A. (1972): Response of newborn *Eumeces inexpectatus* to prey-object extracts. *Herpetologica*, **28**, 254-256.
- LYMAN-HEALEY, L.P., & BURGHARDT, G.M. (1995): Diet, litter, and sex effects on chemical prey preference, growth, and site selection in two sympatric species of *Thamnophis*. *Herpetological Monographs*, **9**, 140-160.
- MACARTHUR, R.H., & PIANKA, E. (1966): On the optimal use of a patchy environment. *American Naturalist*, **100**, 603-609.
- MACPHAIL, E.M. (1982): *Brain and Intelligence in Vertebrates*. Oxford: Clarendon Press.
- MORI, A. (1993): Does feeding experience with different size of prey influence the subsequent prey-handling behavior in *Elaphe climacophora*. *Journal of Ethology*, **11**, 153-156.
- MORI, A. (1996): A comparative study of the development of prey handling behavior in young rat snakes, *Elaphe quadrivirgata* and *E. climacophora*. *Herpetologica*, **52**, 313-322.
- MORSE, D. (1980): *Behavioral Mechanisms in Ecology*. Cambridge: Cambridge University Press.
- MORSE, D. (2000): The effect of experience on the hunting success of newly emerged spiderlings. *Animal Behaviour*, **60**, 827-835.
- MUSHINSKY, H.R., & LOTZ, K.H. (1980): Responses to two sympatric water snakes to extracts of commonly ingested prey species: Ontogenetic and ecological considerations. *Journal of Chemical Ecology*, **6**, 523-535.
- PÉREZ-MELLADO, V., BAUWENS, D., GIL, M., GUERRERO, F., LIZANA, M., & CIUDAD, M.J. (1991): Diet composition and prey selection in the lizard *Lacerta monticola*. *Canadian Journal of Zoology*, **69**, 1728-1735.
- PERRY, G. (1995): *The Evolutionary Ecology of Lizard Foraging: A Comparative Study*. Doctoral dissertation, The University of Texas, Austin. (University Microfilms No. 9603938)
- PERRY, G., & PIANKA, E.R. (1997): Animal foraging: Past, present and future. *Trends in Ecology and Evolution*, **12**, 360-364.
- PIANKA, E.R. (1986): *Ecology and Natural History of Desert Lizards*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- POLLO, C.J., & PÉREZ-MELLADO, V. (1988): Trophic ecology of a taxocenosis of mediterranean Lacertidae. *Ecol. Mediterranea, Marseille*, **14**, 131-147.
- REZNICK, D., SEXTON, O.J., & MANTIS, C. (1981): Initial prey preferences in the lizard *Sceloporus malachiticus*. *Copeia*, **1981**, 681-686.
- SAVITZKY, B.A., & BURGHARDT, G.M. (2000): Ontogeny of predatory behavior in the aquatic specialist snake, *Nerodia rhombifer*, during the first year of life. *Herpetological Monographs*, **14**, 401-419.
- SCHWENK, K. (1993): The evolution of chemoreception in squamate reptiles: A phylogenetic approach. *Brain, Behavior and Evolution*, **41**, 124-137.
- SCHWENK, K. (1995): Of tongues and noses: Chemoreception in lizards and snakes. *Trends in Ecology and Evolution*, **10**, 7-12.
- SEXTON, O.J. (1964): Differential predation by the lizard, *Anolis carolinensis*, upon uni-

- coloured and polycoloured insects after an interval of no contact. *Animal Behaviour*, **12**, 101-110.
- SHETTLEWORTH, S.J. (1984): Learning and behavioral ecology. En J.R. Krebs & N.B. Davies (Eds.), *Behavioural Ecology*, 2nd ed. (pp. 170-194). Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- SHETTLEWORTH, S.J. (1988): Foraging as operant behavior and operant behavior as foraging: what have we learned? *Psychology of Learning and Motivation*, **22**, 1-49.
- SHETTLEWORTH, S.J. (1998): *Cognition, Evolution, and Behavior*. Oxford: Oxford University Press.
- SIH, A. (1992): Prey uncertainty and the balancing of antipredator and feeding needs. *American Naturalist*, **139**, 1052-1069.
- STEPHENS, D.W. (1991): Change, regularity, and value in the evolution of animal learning. *Behavioral Ecology*, **2**, 77-89.
- STEPHENS, D.W., & KREBS, J.R. (1986): *Foraging Theory*. Princeton: Princeton University Press.
- SUBOSKI, M.D. (1992): Releaser-induced recognition learning by amphibians and reptiles. *Animal Learning & Behavior*, **20**, 63-82.
- SULLIVAN, K.A. (1988): Age-specific profitability and prey choice. *Animal Behaviour*, **36**, 613-615.
- TERRICK, T.D., MUMME, R.L., & BURGHARDT, G.M. (1995): Aposematic coloration enhances chemosensory recognition of noxious prey in the garter snake *Thamnophis radix*. *Animal Behaviour*, **49**, 857-866.
- TINBERGEN, L. (1960): The natural control of insects in pinewoods. I. Factors influencing the intensity of predation by song birds. *Arch. Neerl. Zool.*, **13**, 265-243.
- TOFT, C.A. (1995): Evolution of diet specialization in poisondart frogs (Dendrobatidae). *Herpetologica*, **51**, 202-216.
- UEXKÜLL, J.V. (1934/1957): A stroll through the worlds of animals and men. En C.H. Schiller (Ed.), *Instinctive Behavior: The Development of a Modern Concept* (pp. 5-80). New York: International Universities Press.
- VITT, L.J., & COOPER, W.E. (1986): Foraging and diet of a diurnal predator (*Eumeces laticeps*) feeding on hidden prey. *Journal of Herpetology*, **20**, 408-415.
- WILCOXON, H., DRAGOIN, W.B., & KRAL, P.A. (1971). Illness induced aversions in rat and quail: Relative salience of visual and gustatory cues. *Science*, **171**, 826-828.
- YOERG, S.I. (1994). Development of foraging behaviour in the Eurasian dipper, *Cinclus cinclus*, from fledging until dispersal. *Animal Behaviour*, **47**, 577-588.