

Lagarto ocelado – *Timon lepidus* (Daudin, 1802)

José A. Mateo

Centro de Recuperación del Lagarto Gigante de La Gomera
Apartado 7, 38870 Valle Gran Rey, La Gomera, Santa Cruz de Tenerife

Versión 23-09-2009

Versiones anteriores: 22-09-2004; 11-01-2006; 5-12-2006; 2-04-2007; 23-01-2008; 5-08-2009



Ejemplar de Navacerrada (Madrid). © A. Salvador.

Nombres vernáculos

Castellano: *Lagarto ocelado*.

Catalán: *Llangardaix Ocel-lat*.

Gallego: *Lagarto Arnal*.

Vasco: *Gardatxoa*.

Italiano: *Lucertola ocellata*.

Francés: *Lézard ocellé*.

Occitano: *Rassado*.

Portugués: *Sardão, Lagarto*.

Inglés: *Ocellated Lizard, Eyed Lizard*.

Alemán: *Perleideschse*.

Sistemática y taxonomía

Antes de la publicación de la obra *Sistema Naturae* de Linneo (1758), los lagartos ocelados habían sido ya descritos bajo nomenclatura polinomial en varias ocasiones, como las realizadas por Petiver (1702) o Edwards (1751). Habría que esperar, sin embargo, hasta el siglo XIX para que Daudin (1802) describiera la especie *Lacerta lepida* en el tercer volumen de su monumental obra *Histoire Naturelle Générale et Particulière des Reptiles*. El mismo autor y en la misma obra describiría otras dos veces esta misma especie, con los nombres de *Lacerta ocellata* y *Lacerta jamaicensis*.

La combinación *Lacerta ocellata*, correspondiente a la primera de las tres descripciones, fue ampliamente utilizada durante más de un siglo en los trabajos científicos para designar a los lagartos ocelados. Sin embargo, este nombre había sido ya usado en 1775 por Forskål en la descripción de la especie actualmente conocida como *Chalcides ocellatus* (Véase Mertens y Wermuth, 1960), por lo que Schinz (1833) acabó por considerarla una combinación no válida para designar a los lagartos ocelados.

Lacerta jamaicensis sería la segunda de las combinaciones utilizadas por Daudin (1802) para designar lagartos ocelados. El autor francés pretendía describir entonces al lagarto que aparecía dibujado en una lámina del trabajo de Edwards (1751) y que suponía procedente de la caribeña isla de Jamaica (de allí eran las aves que daban título al libro). El origen real del reptil era el sur de la Península Ibérica y reunía algunas de las características que definen a la subespecie *Lacerta lepida nevadensis* (ver apartado sobre Variabilidad Geográfica). El mismo Daudin (1802) lo asimilaba ya al *Lacertus major gibraltariensis* descrito de manera polinomial por Petiver (1702).

La tercera descripción hecha por Daudin (1802) correspondía a la de un juvenil de lagarto ocelado procedente de los alrededores de Montpellier y que le había sido enviado por su amigo Marcel Serre. Daudin describe al animal como "*Lacerta lepida; Corpore suprà cæruleus virescente, tañéis 9 aut 10 transversis nigris albo, ocellatis; abdomine albescente; caudâ*

verticillatá, paulo longiere" e incluye un dibujo que actualmente se considera Holotipo, por haberse perdido el ejemplar en cuestión (véase Brigoo, 1988).

El epíteto *lepida* tiene su origen en el calificativo latino *lepidus-a-um*, que puede ser traducido por gracioso, amable o delicado (según el propio Daudin la elección del epíteto se debía a la forma y los agradables colores que adornan todo el dorso de su cuerpo).

Lacerta lepida sería más tarde el binomio elegido como válido por Mertens y Muller (1928) después de que éstos aceptaran las alegaciones realizadas por Schinz (1833) sobre el nombre *Lacerta ocellata*. Desde entonces *Lacerta lepida* es el nombre latino más usado para referirse a la especie (véase por ejemplo, Mateo, 2002).

En los últimos años, sin embargo, son cada vez más numerosos los autores que consideran que lagartos ocelados europeos (*Lacerta lepida*), noroceanos (*L. pater* y *L. tangitana*) y lagartos kurdos (*L. princeps*) deben quedar encuadrados en un género diferente a *Lacerta* (véase por ejemplo Rikena y Nettman, 1986; o Mayer y Bischoff, 1996). Se basan para ello en las similitudes morfológicas y cariológicas (Arnold, 1989; Odierna *et al.*, 1987), así como en un parentesco filogenético puesto de manifiesto mediante diferentes técnicas bioquímicas (Mayer y Bischoff, 1996). Estos autores sugieren que el término genérico común para todas esas especies debe ser *Timon*, nombre que había sido previamente propuesto por Tschudi (1839) para el subgénero que incluía a los lagartos ocelados europeos (Boscá, 1880, y otros autores lo escriben erróneamente *Thimon*).

Según Arnold *et al.* (2007), pertenece al género *Timon* Tschudi, 1836, y debe denominarse *Timon lepidus* (Daudin, 1802).¹

La consideración de los lagartos ocelados en un género diferente a *Lacerta* debe ser valorada con reservas ya que, aunque parece claro que *Lacerta lepida*, *L. pater*, *L. tangitana* y *L. princeps* están estrechamente relacionadas entre sí, a día de hoy no existen modelos filogenéticos suficientemente robustos que justifiquen una determinada reordenación del género *Lacerta* (véase Harris *et al.*, 1998; Fu, 2000; y Paulo, 2001).

Otros nombres utilizados para designar a esta especie han sido *Lacerta occitanica* Hermann, 1804, *Lacerta margaritata* Schinz, 1833, *Lacerta senegalensis* Gray, 1838, *Chrisolamprus lepidus* (Fitzinger, 1843), y *Lacerta ruscinensis* Depéret, 1890 (véase Mertens y Wermuth, 1960; o Mateo, 1988).

Morfología externa

Biometría y folidosis

Lagarto robusto, generalmente muy vistoso y de gran tamaño, que en ocasiones llega a superar pesos de 345 g. Su longitud de hocico a cloaca varía entre los escasos 40 mm que presentan los recién nacidos y los 242 mm que pueden llegar a alcanzar algunos machos del litoral mediterráneo y de otras zonas de la mitad meridional de la península Ibérica (véase Mateo, 1988; Mateo y Castroviejo, 1990). Se han llegado a describir tamaños superiores a 260 mm entre el hocico y la cloaca, aunque estas mediciones deben ser tomadas con cautela.

Su morfología externa ha sido bien descrita por Boulenger (1920), Mertens (1925), Salvador (1974, 1985), Mateo (1988), Mateo y Castroviejo (1990), Pérez Mellado (1998), Barbadillo *et al.* (1999) y Salvador y Pleguezuelos (2003).

La cabeza es robusta, especialmente en los machos, que es mucho más larga y voluminosa que en las hembras. En los machos su longitud supone entre el 22 y el 33% de la longitud entre el hocico y la cloaca, mientras que en las hembras se reduce hasta un rango situado entre 18 y

el 27%. Como ocurre con otros lacértidos, la cabeza está bien diferenciada del resto del cuerpo y se encuentra recubierta de placas cefálicas fácilmente distinguibles de las escamas del dorso y del cuello; en ocasiones, sin embargo, las placas cefálicas pueden quedar deformadas, especialmente en los machos de más edad.

Por su gran tamaño y anchura la placa occipital resulta especialmente bien diferenciada, y su tamaño relativo resulta ser mayor que en otras especies de lacértidos de la región. La anchura de esta placa es generalmente mayor que la de la frontal. Cada orificio nasal está en contacto con 5 escamas diferentes, esto es, con la rostral, con la nasal, con la primera labial y con 2 postnasales. Presenta 4 escamas labiales por delante de la subocular, 4 supraoculares a cada lado y dos grandes placas temporales a los lados de las parietales. Entre el ojo y el oído no hay escamas o placas diferenciadas (sólo de forma ocasional la timpánica resulta distinguible).

La región gular está cubierta de escamas granulares, presenta un pliegue gular poco marcado y se encuentra bien separada del vientre por un collar aserrado de escamas amplias y planas, cuyo número varía entre 10 y 17. El número de escamas gulares localizadas entre la sínfisis mandibular y el collar varía entre 26 y 42.

El dorso es convexo y está recubierto de escamas de aspecto granular, no imbricadas, ligeramente carenadas, y de mucho menor tamaño que las escamas caudales y ventrales. Su número en la zona media del cuerpo varía entre 58 y 88 (aunque más del 99% de los ejemplares estudiados por Mateo, 1989, presentan entre 65 y 81 escamas). Estas escamas dorsales se encuentran rodeadas de otras de menor tamaño, sólo perceptibles a la lupa.

El vientre presenta escamas imbricadas más anchas que largas, alineadas en series longitudinales (en la parte media del cuerpo el número de series es de 8 ó 10), y transversales. El número de series transversales de escamas ventrales varía entre sexos, siendo mayor en las hembras (entre 30 y 39 series) que en los machos (entre 27 y 35 series). La longitud relativa del cuerpo en las hembras también es mayor que en los machos. La escama preanal es relativamente grande y está rodeada de 5 a 9 escamas más pequeñas.

Sus cuatro extremidades son fuertes y bien desarrolladas y dotadas de cinco dedos terminados en garra robusta. El tamaño relativo varía entre clases de edad, aunque en los adultos la longitud de la extremidad posterior se acerca por lo general al 45% de la longitud entre el hocico y la cloaca.

Los dedos presentan sección más o menos circular y carecen de denticulos laterales. El 4º dedo de la extremidad posterior es mucho más largo que los demás, y está dotado de 21 a 28 escamas alargadas y no carenadas en su parte inferior.

En la región ventral de los muslos se disponen sendas series de poros femorales, cuyas secreciones de tipo céreo resultan ser muy evidente en los machos en celo, y bastante más discretas en las hembras; su número varía entre 11 y 18 por extremidad, aunque éste es un carácter que, como veremos más tarde, presenta una fuerte variación geográfica. La función de estos poros parece ser, como en otros lacértidos, la emisión de rastros químicos mediante los cuales marcan territorios.

En los recién nacidos la cola puede llegar a ser más de dos veces más larga que la longitud entre el hocico y la cloaca, aunque en los adultos esta proporción se reduce considerablemente, ya que los jóvenes suelen perder espontáneamente parte de los anillos terminales en los primeros meses de vida. También es muy frecuente que los adultos hayan perdido parte de la cola por autotomía, y que después de un proceso de regeneración ésta no alcance el tamaño de la original.

Las escamas de la cola son alargadas y fuertemente carenadas en dirección longitudinal y se disponen en verticilos o anillos.

Diseño y colorido

La coloración y el diseño varían con la edad y la procedencia geográfica. Los adultos presentan tonalidades de fondo que van desde el pardo grisáceo sin escamas negras, hasta el verde intenso salpicado de escamas muy oscuras, pasando por tonalidades más amarillentas salpicadas de escamas negras (véase apartado sobre la variación geográfica de la especie). Por lo general, suelen presentar ocelos dorsales más o menos nítidos, de ahí su nombre vernáculo castellano, aunque éstos pueden faltar en los individuos de mayor tamaño y edad. En los laterales presentan manchas azules que le dan un hermoso porte y justifican su nombre latino; estas manchas pueden estar rodeadas de escamas más oscuras que el fondo. La cabeza suele presentar coloraciones pardas oscuras homogéneas. El diseño del dorso puede extenderse hasta el borde posterior del píleo, especialmente en los individuos procedentes del noroeste ibérico, aunque lo normal es que presenten una coloración grisácea sin dibujo bien diferenciada de la del resto del dorso y la de la cabeza. La región gular y el vientre son blanquecinos y sin manchas, y carecen de los brillantes colores que pueden presentar otros lacértidos ibéricos. La cola suele ser parda más o menos clara, salpicada de manchas algo más oscuras (las zonas regeneradas presentan coloración homogénea).

Los machos más grandes tienen los ocelos azules de mayor tamaño. Los ocelos azules de los costados y de las ventrales externas muestran reflectancia en el rango ultravioleta del espectro. Los valores de reflectancia ultravioleta son mayores en machos que en hembras (Font et al., 2009).²

Al nacer presentan ocelos dorsales muy nítidos, que en ocasiones (especialmente en el sureste de la Península Ibérica) están claramente alineados en dos bandas dorsales longitudinales, que pueden incluso hacerse visibles en el píleo. Los recién nacidos ya tienen las manchas azules en los flancos, que siempre suelen estar rodeadas de escamas más oscuras que el resto. A medida que los jóvenes van creciendo, los ocelos dorsales pueden llegar a encadenarse formando bandas transversales (especialmente en el noroeste ibérico). Los jóvenes también se caracterizan por presentar un diseño bandeado en la región peribucal, que progresivamente desaparece cuando el animal crece. Las extremidades también presentan ocelos nítidos.

Morfología del esqueleto

El tamaño del esqueleto de los lagartos ocelados determina que los huesos de adultos sean difícilmente confundibles con los de otros lacértidos ibéricos, lo que determina que su presencia sea fácilmente detectada en yacimientos fosilíferos (véase por ejemplo, Delfino y Bailón, 2000).

En la cabeza, el hueso premaxilar presenta un proceso posterodorsal característico por estar ensanchado en su zona media. El maxilar se caracteriza por la presencia de un proceso prefrontal triangular bien desarrollado, con una serie de forámenes labiales, cuyo número varía entre 5 y 9 (Mateo, 1988; Bailón, 1991). El pterigoides, a diferencia de otras especies de la familia, dispone de una escotadura poco pronunciada (Barahona, 1996). El neurocráneo está formado por los huesos basisfenoides, basioccipital, dos proóticos, un complejo opistoótico-oxoccipital y un supraoccipital (Bailón, 1991).

El esqueleto axial dispone de 27 ó 28 vértebras presacras (8 cervicales, 5 esternales y entre 14 y 16 dorsales) y entre 49 y 57 caudales de las que 5 ó 6 carecen de plano intervertebral de fractura, por lo que el mecanismo de autotomía no puede activarse cerca de la base de la cola (Barbadillo y Sanz, 1983; Barbadillo, 1989).

La cintura escapular resulta de la soldadura de la supraescápula, la escápula, el coracoides y el epicoracoides, aunque sólo el segundo y el tercero quedan osificados en los adultos (Bailón, 1991).

Como en otros reptiles, las líneas de detención de crecimiento reveladas mediante tinción en fémures, humeros o falanges permiten estimas de edad (Castanet, 1978; Cheylan, 1984; Castilla, 1989; Mateo y Castanet, 1994).

La dentición del lagarto ocelado ha sido estudiada por Mateo (1988), Mateo y López Jurado (1997) y Castroviejo y Mateo (1998). También se hacen referencias a las características dentarias de *Lacerta lepidus* en los trabajos de Cooper (1963), Edmund (1969) o Estes y Williams (1984). En esta especie los huesos pterigoides, dentario, maxila y premaxila están dotados de dientes.

En ambos pterigoides los dientes se alinean de forma más o menos paralela al eje principal del cuerpo y su número es variable (faltan en los individuos más jóvenes y pueden llegar a ser 13 en algunos adultos); estos dientes se encuentran directamente cimentados a la superficie del hueso (acrodoncia) y son monocúspides. En el maxilar y en el dentario los dientes presentan una cimentación pleurodonta, y son tricúspides (véase Mateo y López Jurado, 1997). Las tres cúspides son especialmente nítidas en los juveniles; pero a medida que los lagartos crecen, las dos cúspides laterales van reduciendo su tamaño, y en algunos casos llegan a hacerse imperceptibles (por eso algunos autores como Bailón, 1991, han descrito con razón los dientes de los adultos como monocúspides o bicúspides).

El número de dientes y de posiciones dentarias varía con la edad, siendo muy bajo en los individuos recién nacidos (alrededor de 11 en maxilar y 14 en el dentario) y mayor en los adultos (hasta 19 en el maxilar y 26 en el dentario; véase Mateo, 1988, Mateo y López Jurado, 1997). En estos últimos se han observado grandes diferencias geográficas (véase apartado correspondiente).

Los adultos de esta especie presentan una diversidad morfológica importante (Estes y Williams, 1984; Mateo, 1988; Mateo y López Jurado, 1997). Según Mateo y López Jurado (1997) los dientes caninomorfos presentes en la región anterior de las maxilas están asociados a una alimentación durófaga (especializada en la ingestión de presas duras). También se han descrito casos de amblidondia, con la presencia de dientes molariformes en maxilares y dentarios de los adultos procedentes de las regiones más áridas de su distribución (Mateo, 1988).

El premaxilar presenta entre 5 y 11 dientes pleurodontos monocúspides, aunque la inmensa mayoría de los adultos presentan 9 dientes (Mateo y López Jurado, 1997). En los recién nacidos este mismo hueso alberga al diente de huevo (Cooper, 1963).

La morfología dentaria de *Timon lepidus* y la de otros grandes lacértidos extinguidos a lo largo del Pleistoceno en Malta, Sicilia, Córcega e Italia continental (véase Kotsakis, 1977; Böhme y Zammit-Maempel, 1982; Salotti *et al.*, 1996; Delfino y Bailón, 2000), presentan coincidencias significativas que han sugerido a Mateo *et al.* (2002) estrechas relaciones filogenéticas entre todas ellas.

Otras características morfológicas

Los machos adultos presentan dos hemipenes reversibles, que se hacen visibles por los laterales de la cloaca. Cada hemipene presenta una serie de microornamentaciones diferenciadas de las de otras especies del género (Böhme, 1971; Arnold, 1973).

La lengua es bífida, como en los demás lacértidos. El recto, o cualquier otra parte del intestino, carece de ciegos como los que presentan otras especies herbívoras de la familia. Tampoco se han descrito válvulas cólicas ni glándulas de sal, como en otros saurios de gran tamaño con tendencias herbívoras.

Dimorfismo sexual

Ya se ha hecho referencia en apartados anteriores de muchas de las diferencias existentes entre machos y hembras, pero vamos a resumir las más evidentes: los machos presentan una longitud de píleo y un volumen de la cabeza considerablemente mayor que en las hembras, un carácter que parece estar relacionado con la selección sexual (Paulo, 1988).

Las hembras presentan, a su vez, una longitud relativa del cuerpo mayor que los machos. Esta diferencia se explica en parte por el menor tamaño de su cabeza, pero también parece determinada por factores relacionados con la biología reproductiva de la especie, y que también se reflejan en el mayor número de series longitudinales de escamas ventrales y de vértebras lumbares (Barahona, 1996).

Los valores medios y máximos de longitud entre el hocico y la cloaca de los machos suelen ser 1,2 veces mayores que los de las hembras en toda el área de distribución. Por ejemplo, en el noroeste Ibérico los machos pueden llegar a alcanzar 195 mm, mientras que las hembras no sobrepasan los 159 mm; en el valle del Guadalquivir estos valores son de 242 mm para los machos y de 203 mm para las hembras (ver Mateo, 1988; y Mateo y Castroviejo, 1990).

También se observan diferencias a primera vista entre machos y hembras de lagartos ocelados en el grado de desarrollo de los poros femorales, en la base de la cola (más ancha en los machos por dar cobijo a los dos hemipenes), en el desarrollo de los músculos masetéricos (que da un aspecto más masivo a la cabeza de los machos) y en el diseño y la coloración (ver Mateo, 1988; y Mateo y Castroviejo, 1990).

Aunque, como hemos visto, el diseño y la coloración son caracteres que sufren una fuerte variación regional, siempre suelen mantenerse importantes diferencias significativas entre sexos sea cual sea la zona. En general sería correcto decir que las hembras se parecen a los individuos subadultos, presentando más contraste en los colores y ocelos dorsales mejor definidos que los machos adultos (Mateo y Castroviejo, 1990).

No existe heteromorfismo cromosómico asociado al sexo (Mateo, 1988).

Características cariológicas

Descrito por primera vez por Matthey (1938), el cariotipo de *Timon lepidus* se caracteriza por la presencia de 36 cromosomas ($2n = 36$), de los que los dos mayores son metacéntricos, 32 son acrocéntricos y 2 más se consideran microcromosomas. Esta composición cariológica ha podido ser también verificada por otros autores (Matthey, 1939; Giménez y Abián, 1957; de Smet, 1976; Mateo, 1988; Odierna *et al.*, 1990; Olmo *et al.*, 1991; Castroviejo y Mateo, 1998; Mateo *et al.*, 1999), aunque también se conocen casos de individuos procedentes del sureste de la Península Ibérica que presentaban cromosomas adicionales (Redondo, 1986; Mateo, 1988).

La composición cromosómica característica de los lagartos ocelados difiere del patrón más común entre los lacértidos paleárticos, que suelen presentar 36 cromosomas acrocéntricos y dos microcromosomas. El número fundamental, sin embargo, es idéntico ($NF = 38$), ya que se considera que el par de cromosomas metacéntricos tiene su origen en la fusión robertsoniana de dos pares acrocéntricos (Matthey, 1939). Según Mateo (1988) los lagartos ocelados carecen de heteromorfismo sexual cromosómico, aunque el mismo autor describe casos aislados de pares heteromórficos no relacionados con el sexo.

Además del que ha sido descrito para *Timon lepidus*, se han señalado cromosomas metacéntricos en otras especies de lacértidos (véase por ejemplo Olmo *et al.*, 1991). Las especies *Lacerta princeps*, *L. pater* y *L. tangitana* presentan este tipo de fusión, pero además

coinciden con *T. lepidus* en el número fundamental, lo que ha sugerido una estrecha relación filogenética entre ellas (Rikena y Nettmann, 1986; Mateo, 1988; Olmo *et al.*, 1991).

Por lo general los lagartos ocelados presentan un único par de organizadores nucleolares por célula, localizado en posición subtelomérica del quinto par cromosómico (Odierna *et al.*, 1987). Sin embargo se han descrito variaciones en su número y posición en individuos procedentes del noroeste de la Península Ibérica (Mateo *et al.*, 1999): algunos de los lagartos de la costa gallega presentaban la disposición y número que acabamos de describir; otros, sin embargo, presentaban un par de organizadores en posición pericentromérica del 11^o par cromosómico; finalmente, un tercer grupo de lagartos presentaban dos pares de organizadores en el 5^o y 11^o par cromosómico. Destaca en ese sentido la población de la isla de Sálvora, en la que todos los ejemplares presentan esta última disposición (Castroviejo y Mateo, 1998).

Variación geográfica

Variación morfológica

Salvador (1974), Mateo (1988) y Mateo y Castroviejo (1990) han puesto de manifiesto un patrón geográfico de variación morfológica en esta especie que tiene sus extremos en el sureste y en el noroeste de la Península Ibérica.

En el sureste los lagartos ocelados presentan una coloración terrosa, salpicada de algunas escamas amarillas en el dorso. Los adultos de esta región no presentan escamas negras o pardo-oscuro en el cuerpo, por ello sus manchas azules laterales nunca están enmarcadas. El patrón de diseño dorsal puede llegar a ser pardo claro e incluso grisáceo casi homogéneo en los machos adultos y algo más contrastado en las hembras. Los jóvenes siempre presentan dos filas longitudinales de ocelos dorsales que salen desde la parte posterior del píleo y que se extienden hasta la cola (este carácter es compartido con los lagartos ocelados africanos). El diseño en la región peribucal en los jóvenes del sureste es más contrastado que los de otros individuos de edad similar procedentes de otras regiones. La cabeza de estos lagartos es, en proporción, más alargada (hasta 33% de la longitud entre hocico y la cloaca, frente al 26% en el centro de la Península Ibérica). Este hecho se refleja en la proporción de algunas placas cefálicas, como la occipital que resulta considerablemente más estrecha que en otras poblaciones, y en el considerable alargamiento de algunos huesos craneanos. El borde posterior del píleo de los lagartos del sureste Ibérico es cóncavo, mientras que los de otras poblaciones es recto. Las extremidades de estos lagartos son proporcionalmente más larga que en otras poblaciones (47,6% de media en el sureste, 45,9% en el centro de España). También presentan diferencias significativas en el número de poros femorales (medias de 15,4 en el sureste de la Península, 13,6 en el centro y sur de Francia, y 13,2 en el noroeste), de escamas en el dorso (medias de 77,3 en el sureste de la Península, 71,5 en el centro y sur de Francia, y 72,1 en el noroeste), y de series de escamas ventrales longitudinales (medias de 8,0 en el sureste de la Península, 8,9 en el centro y sur de Francia, y 9,2 en el noroeste).

Estos lagartos de ambientes áridos también presentan un número de dientes menor (a igual longitud entre hocico y cloaca), y se ha descrito una tendencia a presentar dientes molariformes en la porción terminal de las maxilas, una característica que se encuentra asociada a una dieta durófaga (Mateo, 1988; Mateo y Cuadrado, 2002). Algunas de las características dentarias de los lagartos del sureste coinciden con las que presentaban algunos lagartos extinguidos durante el Pleistoceno y Holoceno en varias islas del Mediterráneo (Kotsakis, 1977; Böhme y Zammit-Maempel, 1982; Salotti *et al.*, 1996).

Tabla 1: Tamaño medio, valores mínimos y máximos (mm) para la longitud entre el hocico y la cloaca de lagartos ocelados en varias regiones de su área de distribución. Datos procedentes de Mateo (1988), Castroviejo y Mateo (1998) y datos inéditos. Datos de Oliva (Valencia) según Font et al. (2009)².

Población	Machos			Hembras		
	Media	Mínimo	Máximo	Media	Mínimo	Máximo
Oliva (Valencia) ²	197,4	176	217	179,7	167	200
Alpujarras	173,8	133,2	228,2	157,4	132,2	192,1
Litoral Almería	174,7	132,8	227,3	154,1	130	186,9
Valle Guadalquivir	183,6	134,6	242,2	163,9	135,7	203
Cuenca Tajo	176,9	135,6	235	155,7	137,2	189,9
Litoral Cataluña	171,9	130	221,7	150,1	132,7	185,8
Litoral Provenza	171,8	130,3	223,5	152,1	133,4	190,2
Cuenca Duero	168,5	132	210	148,6	132,2	177
Sierra Gallegas	143,7	119,7	189,7	131,7	114,2	155,7
Litoral Galicia	148	115,1	188	130,8	115	159,2
Isla Sálvora	156,1	117,7	193	136,7	114	155,9

En el noroeste de la Península Ibérica se encuentran lagartos ocelados de menor tamaño que en otros puntos del área de distribución (Tabla 1) (este carácter viene determinado genéticamente según Mateo y Castanet, 1994), y con algunas características biométricas y folidóticas diferenciadas, tales como el número de ventrales longitudinales (ver más arriba) o el collar. La coloración de estos lagartos resulta mucho más oscura que en el resto del área de distribución, con diseños dorsales en los que resultan muy comunes las bandas transversales de ocelos, que se prolongan hasta el borde posterior del píleo (Mateo y Castroviejo, 1990). La dentición de estos lagartos gallegos se caracteriza por el elevado número de posiciones dentarias y la escasa especialización de los dientes; todo ello se encuentra asociado a una dieta menos durófaga y más diversa que en otros puntos de la distribución (Mateo, 1988; Castroviejo y Mateo, 1998; Mateo y Cuadrado, 2002). Se han descrito diferencias en la disposición de los organizadores nucleolares de estos lagartos del noroeste (Mateo *et al.*, 1999; Castroviejo y Mateo, 1998).

Además de este patrón geográfico amplio, se han descrito variaciones morfológicas concretas asociadas a varias poblaciones insulares de esta especie. Por ejemplo, Vicente (1989) ponen de manifiesto que entre los lagartos de la isla portuguesa de Berlenga el dimorfismo sexual se encuentra atenuado, lo que estos autores relacionan con la menor agresividad de los machos y las elevadas densidades que se daban en esta isla. Castroviejo y Mateo (2001) también observan diferencias morfológicas en los lagartos de la isla de Sálvora, y los describen como una subespecie. Finalmente, en la isla de Las Palomas casi todos los lagartos presentaban ceguera de al menos uno de los ojos (Mateo, 1997).

Morfología comparativa

El análisis cladístico de las variaciones encontradas en numerosos caracteres entre especies de la familia Lacertidae sitúa a los lagartos ocelados morfológicamente cerca de especies tales como *Lacerta agilis*, *L. viridis*, o *L. schreiberi* (grupo *Lacerta Grupo I*, Arnold, 1989). Esta

similitud parece sin embargo corresponder más a analogías ecomorfológicas que a una estrecha relación filogenética (véase recopilación hecha por Barbadillo *et al.*, 1997).

Patrones de variación genética

Los resultados del análisis de isozimas publicado por Mateo *et al.* (1996) se ajustaban bien al modelo de variación morfológica descrito con anterioridad. En ese trabajo se ponía de manifiesto las importantes diferencias genéticas existente entre los lagartos del sureste ibérico y el resto de las poblaciones estudiadas, que resultaban casi del mismo orden de magnitud que las observadas entre cualquiera de las dos y los lagartos africanos *Lacerta pater* y *L. tangitana*. En ese mismo trabajo los lagartos del noroeste ibérico se presentaban como un grupo bien diferenciado de los del centro de Iberia, pero con una separación de menor importancia que la descrita para los del sureste.

Los resultados de un trabajo más reciente basado en la secuenciación de ADN mitocondrial han permitido afinar más en el patrón de variación genética de los lagartos ocelados (Paulo, 2001). En ese trabajo se afirma que la diferencia existente entre los lagartos del sureste y el resto es tan importante que debe ser considerada como una especie diferente (*Timon nevadensis*). Para el resto de las poblaciones estudiadas el autor considera otros dos clados bien diferenciados: el primero presenta una distribución disjunta e incluiría a las poblaciones del noroeste ibérico (incluidas las poblaciones gallegas) y a las del Algarbe; el segundo agruparía al resto de las poblaciones, entre las que se observa un suave gradiente genético de este a oeste con un número de haplotipos muy reducido. Este patrón sugiere una antigua diferenciación para los lagartos del sureste ibérico (probablemente plio-pleistocénica; véase apartado de *Evolución y Especies Próximas*), y un origen más moderno para el grupo de los lagartos de Galicia y el Algarbe, que justificaría su disyunción geográfica en los sucesivos periodos glaciales e interglaciales a los que estuvo sujeta la región durante el cuaternario. Finalmente los lagartos del resto de la distribución, incluidas las poblaciones francesas, parecen formar un grupo genéticamente homogéneo (Paulo, 2001), que coincide a grandes rasgos con el área propuesta para la subespecie nominal (véase apartado de subespecies).

El aislamiento de las poblaciones del sureste respecto de las del resto de la península tuvo lugar hace 4,5 – 15,2 millones de años (Paulo *et al.*, 2008). El aislamiento entre otros subclados de la península Ibérica tuvo lugar hace 1,5 millones de años de media (Paulo *et al.*, 2008).³

También es preciso señalar la existencia de lagartos con características isozimáticas especiales en el interior de la provincia de Valencia. Concretamente, en el trabajo de Mateo (1988) se incluye un lagarto procedente de la localidad de Tuéjar que, aunque determinado con reservas como un *Lacerta lepida nevadensis* de coloración muy oscura y cabeza poco alargada, presenta características que no concuerdan con ninguna de las *Unidades Taxonómicas Operativas* señaladas en el trabajo. Se hace preciso, por tanto, una aclaración de este extremo.

Subespecies

Han sido numerosas las variedades descritas hasta ahora para *Timon lepidus* (o cualquiera de sus sinónimos), algunas de las cuales han sido asociadas a una región geográfica determinada (véase por ejemplo, López Seoane, 1884; Buchholz, 1963; Larue, 1969; Mateo, 1988; o Castroviejo y Mateo, 1998). Las subespecies descritas y aceptadas en esta revisión se detallan a continuación (obviamente no se han incluido las variedades africanas de lagartos ocelados por ser consideradas en la actualidad especies bien diferenciadas de la europea; véase Bischoff, 1982).

-*Timon lepidus lepidus*, Daudin, 1802 (Centro, Suroeste, y Noreste de la Península Ibérica, sur de Francia, Noroeste de Italia). Etimología: del latín *lepida* (bonita, agradable a la vista); *Terra typica*: Montpellier (Herault - Francia).

-*Timon lepidus iberica*, López Seoane, 1884 (Galicia, Norte de Portugal, oeste de León, noroeste de Zamora y Asturias occidental, ¿Algarve?). Etimología: relativo a la Península Ibérica. *Terra typica restricta*: La Coruña (España).

-*Timon lepidus nevadensis*, Buchholz, 1963 (Sureste de la Península Ibérica). Etimología: genitivo referente a la zona de origen de los ejemplares usados en la descripción (Sierra Nevada); *Terra typica*: Ladera norte del Veleta (Granada - España).

-*Timon lepidus oteroi*, Castroviejo y Mateo, 1998 (Isla de Sávora, Galicia). Etimología: taxón dedicado a D. Manuel Otero, Marqués de Revilla y antiguo propietario de la isla de Sálvora; *Terra typica*: Isla de Salvora (La Coruña - España).



Figura 1. Hembra adulta procedente de San Martin de Crau (Bouches du Rhône, Francia), con el dorso en el que se mezclan escamas negras y amarillas formando un dibujo poco definido y con el cuello pardo; estas características son frecuentes en individuos de la subespecie nominal (*Timon lepidus lepidus*). © Philippe Geniez.

Timon lepidus lepidus, Daudin, 1802. La subespecie nominal está restringida al sur de Francia, norte de Italia, Cataluña, Aragón, Castilla-León (con la salvedad del norte de Zamora y el oeste de León), la mitad sur de Navarra y el País Vasco, La Rioja, Madrid, Castilla La Mancha (con la salvedad de la mitad oriental de la provincia de Albacete), Extremadura, el valle del Guadalquivir, el litoral de las provincias de Málaga y Cádiz, y el centro y norte de Portugal (con la salvedad de las zonas próximas al Miño). Los lagartos de esta variedad se caracterizarían por presentar una coloración en la que están presentes las escamas negras, con ocelos dorsales que raramente se disponen en bandas transversales, con la zona del cuello en contacto con el píleo de color pardo sin escamas negras, algunas características foliódicas y biométricas con valores intermedios entre los que presentan los lagartos del sureste y el noroeste de Iberia (ver Mateo, 1988; Mateo y Castroviejo, 1990).



Figura 2. Ejemplares de la subespecie *Lacerta lepida iberica* procedentes de la isla San Martiño de Cíes (Pontevedra); derecha: macho subadulto, izquierda: hembra adulta. © J. A. Mateo.

Timon lepidus iberica, López Seoane, 1884. La primera variedad asociada a una región concreta fue *Lacerta ocellata iberica*, descrita por López Seoane (1884) para poner de manifiesto las supuestas diferencias existentes entre lagartos ocelados españoles y franceses. En realidad, este autor gallego basó casi exclusivamente su descripción en individuos capturados alrededor de su casa, en la localidad coruñesa de Cabañas, por lo que la población con características diferenciadas era en realidad la del litoral gallego. Así lo entendió Buchholz (1963) que restringió la *Terra Typica* de la variedad a la localidad de A Coruña.

Seis décadas más tarde Mateo y Castroviejo (1990) caracterizan al taxón y sugieren un área de distribución que ocupa la región litoral gallega, aunque ya adelantan que los lagartos procedentes de Ancares y O Caurel resultan ser muy similares. Los lagartos incluidos en la subespecie *Timon lepidus iberica* presentarían pequeño tamaño (por ejemplo, los machos de mayor tamaño no sobrepasan los 190 mm de longitud entre el hocico y la cloaca), un diseño muy oscuro que alcanzaría la región posterior del píleo, un elevado número de posiciones dentarias y dientes de morfología homogénea. Más tarde Mateo y Castanet (1994) y Mateo *et al.* (1999) añadirían que los lagartos gallegos presentaban una estrategia reproductiva diferenciada y algunas características cariológicas que no se observan en el resto del área de distribución.

Pérez Mellado (1998), en su trabajo recopilatorio de la especie, no da validez a esta última subespecie, sin ofrecer nuevos datos ni razones concretas. Los resultados de Paulo (2001) sugieren que la distribución de la subespecie debe incluir, además de la costa gallega, las regiones interiores de Galicia, el norte de Portugal y al menos el oeste de León (se hace preciso, además, un estudio pormenorizado de los lagartos ocelados del Algarve).

Se consideran sinónimos de esta variedad los taxones *Lacerta ocellata hispanica* de López Seoane (ver Mateo, 1988), y *Lacerta lepida galaica* de Mateo (1988).



Figura 3. Macho adulto procedente del Cabo de Gata (Almería); el dibujo del dorso, carente por completo de escamas negras, es el característico de la subespecie *Timon lepidus nevadensis*. © Philippe Geniez.

Timon lepidus nevadensis, Buchholz, 1963. Más de 75 años después de la descripción de la subespecie del noroeste ibérico, Buchholz (1963) describe una subespecie caracterizada por la coloración parda sin escamas negras y por algunas otras características foliolíticas y biométricas especiales. Los lagartos usados como tipos procedían de Sierra Nevada, por lo que propone el nombre de *Lacerta lepida nevadensis* para la nueva subespecie. Más tarde pudo comprobarse que la distribución de los lagartos con las características de la subespecie se extendía desde la costa oriental de la provincia de Málaga hasta el sur de Castellón, incluyendo buena parte de las provincias de Granada, Murcia, Albacete y Valencia, y la totalidad de Alicante y Almería (Mateo y López Jurado, 1994). Algunas de las características que definen a la subespecie se observan también en las zonas colindantes al área descrita (norte de Castellón, Cataluña, norte de Granada, litoral de Málaga y Cádiz, y valle del Guadalquivir desde su desembocadura hasta la ciudad de Córdoba). La subespecie se caracteriza, además de la mencionada coloración terrosa, por tener la cabeza alargada, por tener más escamas en el dorso, menos en el vientre, menos dientes, que presentan tendencia a la molarización, y biología bien diferenciada de la de los lagartos de otras poblaciones

(Bischoff *et al.*, 1984; Mateo, 1988; Mateo y Castroviejo, 1990; Mateo y López Jurado, 1994). Estas diferencias morfológicas resultan coherentes con los resultados obtenidos mediante estudios de isozimas y secuenciación de ADN mitocondrial (Mateo *et al.*, 1996; Paulo, 2001).

Paulo (2001) considera además que las diferencias entre lagartos ocelados del sureste y el resto son tan marcadas que deberían ser considerados una especie aparte. Los resultados de Mateo y López Jurado (1994) muestran, sin embargo, la existencia de individuos de morfología híbrida a todo lo largo de la banda de contacto entre lagartos del sureste y *Lacerta lepida lepida*.

Se consideran sinónimos de *Timon lepidus nevadensis* los taxones y combinaciones siguientes: *Lacerta stiegleri* (ver Larue, 1969); *Lacerta lepida stiegleri* (ver Stiegler, 1973); *Lacerta lepida mendizabali* (ver Mateo, 1988) y *Lacerta nevadensis* (ver Paulo, 2001).

Timon lepidus oteroi, Castroviejo y Mateo, 1998. La última subespecie descrita ha sido *Lacerta lepida oteroi*, un taxón exclusivo de la isla de Sálvora (A Coruña), (Castroviejo y Mateo, 1998). Los lagartos de Sálvora se caracterizan por presentar un tamaño mayor que los del litoral continental gallego, menor número de escamas en el collar y poros femorales que cualquier otra población, mayor número de dientes a igualdad de tamaño y algunas características cariológicas especiales.

Evolución y especies próximas

Los resultados obtenidos en algunos estudios comparativos de caracteres morfológicos en lacértidos del Paleártico sugerían que los lagartos ocelados deberían estar estrechamente emparentados con especies tales como *Lacerta agilis*, *L. viridis*, o *L. schreiberi* (Arnold, 1973, 1989). Sin embargo, trabajos más recientes llevados a cabo con técnicas inmunológicas o de electroforesis de proteínas pusieron pronto en duda este presunto parentesco, sugiriendo que el parecido resultaba más un producto de coincidencias debidas a un proceso ecomorfológico de convergencia, que a una estrecha relación filogenética (véase Lutz y Mayer, 1985; Mayer y Lutz, 1989; o Mayer y Benyr, 1994).

Los trabajos más recientes llevados a cabo con secuenciación de ADN mitocondrial, como los de Harris *et al.* (1998), Fu (2000) o Paulo (2001), soportan sin duda la existencia de una estrecha relación entre especies tales como *Timon lepidus*, *L. pater*, *L. tangitana* o *L. princeps*, pero también afirman que las posibles relaciones con otras especies de lacértidos europeos no pueden ser aclaradas con la información de la que se dispone en la actualidad. Todos estos autores afirman además que la falta de robustez de los modelos generados mediante secuenciación de ADN mitochondrial se extiende a otras especies y grupos de especies de lacértidos europeos.

Fu (2000) sugiere además que esta falta de definición en la que se encuentra sumida parte de la familia podría explicarse por un proceso de especiación explosiva, que el autor sitúa en la primera mitad del Mioceno (ver también Lutz *et al.*, 1986; Busack y Maxson, 1987). Esta explosión se produciría tras un periodo de intensos cambios climáticos en el que muchas especies de lacértidos muy especializados se habían extinguido (véase Augé, 1988). Sería en el transcurso del Mioceno cuando los antepasados comunes de los lagartos ocelados europeos y africanos se diferenciarían definitivamente del resto de la familia.

El final del Mioceno, periodo conocido con el nombre de Messiniense, coincide con la colisión de las placas Ibéricas y Norteafricanas. Este fenómeno geológico dio lugar a un levantamiento de la microplaca de Alborán que determinó el cierre de los canales que en ese momento conectaban al Mediterráneo con el océano Atlántico. El Mediterráneo, un mar con escaso aporte hídrico y sometido a una fortísima evaporación, desapareció casi por completo en pocos miles de años, dejando únicamente minúsculos lagos hipersalinos en las zonas más profundas de las cuencas. Este proceso, conocido como Crisis de Salinidad del Messiniense (véase Hsü,

1983, y Barbadillo *et al.*, 1997) facilitó que las regiones que actualmente conforman el sur de Europa, el Magreb y muchas islas mediterráneas fuesen pobladas por los antepasados de los actuales lagartos ocelados.

No existe una opinión unánime sobre si estos primitivos lagartos ocelados habían alcanzado la región a través de la orilla africana o de la europea (véase Pérez Mellado, 1998). Sin embargo, los modelos de parsimonia aplicados a grupos de especies que actualmente presentan distribuciones parecidas a la del lagarto ocelado, como la que presenta el complejo *Chalcides chalcides*, se decantan por el origen africano de estos taxones (S. Carranza., com. pers.). Si esto fuera también aplicable a los lagartos ocelados, entonces éstos habrían llegado hasta la orilla del Atlántico siguiendo un camino meridional desde Oriente Medio, donde actualmente se encuentra su pariente cercano *Lacerta princeps* (véase Paulo, 2001). Esta especie es filogenéticamente muy próxima a *Timon lepidus*, *L. pater* o *L. tangitana* (véase Mayer y Bischoff, 1996, ó Paulo, 2001), y actualmente habita en la cordillera de Zagros y sus estribaciones, que se extiende por el este de Turquía, Irak e Irán.

"Africanos" o "europeos", en cualquier caso, parece claro, según se desprende de los trabajos de Busak (1984, 1985), Mateo *et al.* (1997), Paulo (2001) o Mateo *et al.* (2002), que al final del periodo Miocénico las regiones litorales de lo que actualmente es el sur de Europa Occidental y el Magreb estaban habitadas por lagartos de gran tamaño, antepasados de los actuales lagartos ocelados europeos y africanos.

La Crisis de Salinidad se prolongó poco más de un millón de años y acabó tan rápido como empezó: según Busack (1986) o Barbadillo *et al.* (1997) hace unos 5,3 millones de años el arco Bético-Rifeño sufrió una fractura de este a oeste que dio lugar al Estrecho de Gibraltar, creando una barrera casi infranqueable para muchos vertebrados terrestres como los lagartos.

Paulo (2001) añade que la calibración del reloj molecular a diferentes poblaciones de lagartos ocelados estudiadas a una y otra orilla del Mediterráneo muestra que el proceso de especiación en el seno de los primitivos lagartos ocelados había comenzado antes de la apertura del Estrecho de Gibraltar y de la Crisis de Salinidad. Actualmente se detectan varios núcleos genéticamente diferenciados de lagartos ocelados a los que el autor concede la categoría de especie: *Timon lepidus* en el centro y norte de la Península Ibérica, *Timon nevadensis* en el sureste de Iberia (región Bética), *Lacerta tangitana* en el Rif (Norte de Marruecos), *Lacerta pater* en el Tell argelino y tunecino y *Lacerta "maroccana"* (un taxón aún por describir) en el Atlas Medio y en el Gran Atlas (Marruecos central y meridional). Es posible, como sugieren Mateo *et al.* (2002), que a esta colección de taxones hubiera que añadir otras especies ahora extinguidas en Malta, Sicilia, Córcega y el sur de Italia, y cuyos restos resultan morfológicamente próximos a los de los lagartos ocelados actuales (véase Kotsakis, 1977; Böhme y Zammit–Maempel, 1982; Salotti *et al.*, 1996; Delfino y Bailón, 2000).

El aislamiento entre los lagartos ocelados de la península Ibérica y del norte de África tuvo lugar hace 6,4 – 16,2 millones de años (Paulo *et al.*, 2008).³

Otras contribuciones: 1. Alfredo Salvador. 2-04-2007; 2. Alfredo Salvador. 5-08-2009; 3. Alfredo Salvador. 23-09-2009

Hábitat

Generalidades

En el apartado de distribución se decía que *Timon lepidus* es una especie presente en todas aquellas regiones del suroeste europeo sometidas a clima de tipo mediterráneo. En esas regiones el periodo de temperaturas más elevadas del año coincide también con el más seco, lo que provoca que durante el verano (el periodo teóricamente más apropiado para un homeotermo) el déficit hídrico sea muy importante. Este hecho y la escasa previsibilidad interanual de las lluvias dan lugar en estas áreas a vaivenes importantes de la productividad, y determinan la existencia de una flora y una fauna adaptada a este clima.

La distribución del lagarto ocelado se ajusta tan bien a las condiciones descritas que su límite septentrional ha sido propuesto en ocasiones como frontera definitiva del piso bioclimático mediterráneo (Cheylan, 1995; Mateo y Cheylan, 1997; Cheylan y Grillet, 2005). En estas zonas de contacto entre regiones mediterránea y eurosiberiana, como las de las montañas del Caurel (Lugo), las de Asturias y norte de León, el valle de la Liébana (Cantabria) o la Montagne Noire (Hérault), los lagartos ocelados requieren de unas condiciones de insolación y de cobertura que hacen que sea considerada una especie muy poco ubícuca y localizada (Bas, 1982; Livet, 1982; Braña, 1984; Delibes y Salvador, 1986).

Por el contrario, en el resto del área de distribución este saurio está catalogado como un generalista que puede ser encontrado en hábitats muy diversos (véase Busack y Visnaw, 1989; Pérez Mellado, 1998; o Barbadillo *et al.*, 1999). Por ejemplo, puede presentar densidades relativamente importantes tanto en zonas muy áridas en las que apenas se recogen 150 mm de lluvia anual (por ejemplo, en el Cabo de Gata; véase García *et al.*, 1982), como en áreas en las que las precipitaciones superan los 1.500 mm al año (por ejemplo, en la sierra de Grazalema; véase Blázquez *et al.*, 1995).

Obviamente, las temperaturas demasiado bajas limitan su presencia (Llorente *et al.*, 1995, afirman, por ejemplo, que en el Pirineo se dejan de encontrar lagartos ocelados cuando la temperatura media anual se sitúa por debajo de 6°C), pero la amplitud del rango de temperaturas tampoco afecta gravemente a esta especie. En ese sentido, puede ser tan abundante en el litoral del sur de la Península Ibérica, donde las temperaturas son templadas durante todo el año, como en algunas regiones del centro, donde las temperaturas medias mensuales pueden llegar a diferir en más de 20°C.

Por otro lado, puede vivir sin problemas bajo coberturas arbórea y arbustiva relativamente elevadas (véase por ejemplo, Castilla y Bauwens, 1992; o Galán, 2003), y a la vez ser abundante en áreas desprovistas por completo de árboles, arbustos o matorral, como en la llanura de la Crau (Bouches du Rhône; véase por ejemplo, Cheylan *et al.*, 1990, o Penloup, 1993). Tampoco parecen factores que determinen su presencia la naturaleza química del sustrato o la granulometría del suelo, ya que puede ser común en zonas con suelos calizos, ácidos, en pedregales o arenales (Valverde, 1967; Castilla y Bauwens, 1992; Galán, 1999). También pueden vivir en zonas de pendientes o altitudes variadas (Llorente *et al.*, 1995; Pleguezuelos y Villafranca, 1997; Pleguezuelos y Feriche, 2003), y ni siquiera la presión humana parece limitar por completo su presencia (véase Allen, 1977).

Por todo lo anterior, los lagartos ocelados se encuentran entre los reptiles más polivalentes y plásticos que habitan la Península Ibérica (Escarré y Vericad, 1981; Busack y Visnaw, 1989; Llorente *et al.*, 1995; Pleguezuelos y Feriche, 2003). Esta plasticidad justificaría, por ejemplo, su presencia en lugares tan poco usuales como las dunas móviles de Doñana (véase Valverde, 1967), las zonas intermareales gallegas (Mateo, 1988), o las cumbres pirenaicas (véase Filella, 1983). En realidad estos hábitats son utilizados sólo de forma anecdótica y temporal, pero han sido sobredimensionadas en la bibliografía por su rareza (véase por ejemplo Mateo, 1988; Castilla, 1989; Bischoff *et al.*, 1984; Pérez Mellado, 1998).

Selección de hábitat

Aunque ya hemos adelantado que los lagartos ocelados pueden considerarse generalistas en el uso del espacio, su preferencia por determinados biotopos resulta evidente, y se pone de manifiesto en las diferentes densidades a las que se le puede encontrar en regiones más o menos restringidas. Castilla y Bauwens (1992), por ejemplo, encuentran en la sierra de Madrid densidades más elevadas de lo esperado al azar en hábitats de estructura compleja, en los que coinciden árboles, roquedos y matorral aislado; por el contrario, los mismos autores determinan que las densidades más bajas se dan en los monocultivos cerealistas. A conclusiones similares llegan, por ejemplo, Martín y López (2002).

Llorente *et al.* (1995) y Galán (2003) afirman que la cobertura vegetal no es un factor limitante para esta especie, pero apostillan que en áreas de cobertura elevada su presencia está vinculada a la existencia de claros en los que pueda solearse, buscar su alimento y establecer territorios (véase también Mellado *et al.*, 1975).

Aunque la existencia de una cobertura arbórea y arbustiva importante, o la presencia de rocas facilitan la existencia de densidades elevadas, ninguno de estos factores resulta por sí mismo limitantes. En ese sentido, se han llegado a describir concentraciones importantes de *Timon lepidus* en zonas totalmente desprovistas de árboles y arbustos (véase por ejemplo, García *et al.*, 1982, o Penloup, 1993), o de rocas (véase Valverde, 1967; Seva, 1982).

En un estudio realizado en un robledal de la Sierra de Guadarrama con adultos radiomarcados, los lagartos seleccionaron las rocas como refugio el 96% de las veces y las localizaciones de los lagartos estaban más próximas a las rocas de lo que cabría esperar al azar. Las rocas utilizadas como refugio eran más grandes y tenían más grietas que las disponibles al azar (Díaz *et al.*, 2006).¹

Por el contrario, la disponibilidad de refugio sí puede llegar a ser un factor limitante. Por ejemplo, en la Crau (una llanura de origen aluvial, de suelo poco profundo dispuesto sobre una base de pudinga impenetrable; véase Cheylan *et al.*, 1990) la presencia o ausencia de lagartos ocelados venía determinada por la posibilidad de encontrar una guarida apropiada. En esta región algunas zonas reunían hasta 12 adultos por hectárea, mientras que otras los lagartos faltaban casi por completo. La diferencia entre una y otra radicaba en la presencia de piedras amontonadas y formando montículos cuyo origen había que buscar en la Segunda Guerra Mundial. En esa época el ejército alemán creó estos refugios potenciales de lagartos con objeto de evitar el aterrizaje de planeadores aliados en la región (Penloup, 1993). En las zonas de la Crau en las que no existen estos montículos la presencia de lagartos ocelados se limitaba a sus primeros meses de vida, ya que las piedras sueltas sólo permiten cobijo a individuos de longitud entre el hocico y la cloaca inferior a 75 mm. Actualmente la población de lagartos de la Crau se da casi por extinguida por razones que serán explicadas en el apartado de *Conservación*.

Abundancia

Las mayores densidades descritas para esta especie proceden de medios insulares. Por ejemplo, Galán (2003) encuentra hasta 208 lagartos por hectárea en zonas de roquedos con matorral de la isla del Faro (Islas Cíes, Pontevedra, España), y hasta 136 ind./Ha en muros de la isla de Sálvora (A Coruña, España), mientras que Bischoff *et al.* (1984) sugieren densidades elevadísimas en determinadas zonas de la isla Berlenga (Leiria, Portugal), sin llegar a dar un valor concreto. Obviamente, estas concentraciones sólo se dan en zonas de pequeñas dimensiones, y probablemente propiciado por el comportamiento particular de estos lagartos insulares (Vicente, 1989, y Galán, 2000, describen la escasa agresividad de los machos de Berlenga y las tendencias gregarias de los de Cíes).

Las mayores densidades observadas en áreas continentales se sitúan alrededor de los sesenta individuos por hectárea. Concretamente, se han estimado hasta 67 ind./Ha (hasta 28 individuos adultos/Ha) durante el verano de 1994, en dehesas de encinas con matorral y roquedos de los alrededores de Monroy (Cáceres, España; datos inéditos); hasta 58 ind./Ha en medios de estructura compleja situados en los alrededores de Sintra (Lisboa, Portugal; véase Allen, 1977); hasta 54 ind./Ha en dehesas de encinas con matorral, afloramientos rocosos y ruinas romanas, en los alrededores del Castillo de Mulva (Sevilla, España; datos inéditos); y hasta 52 ind./Ha en dehesas de encina con matorral y roquedos cerca de Fuentes del Rey (Madrid, España; Cano, 1984; Castilla y Bauwens, 1992). Se trata en todos los casos de hábitats de estructura muy compleja que, en el caso de las dehesas, requieren del manejo humano para su mantenimiento.

Se ha estimado la abundancia de adultos en un robledal de la Sierra de Guadarrama mediante captura-recaptura en 3,2 individuos/ha⁻¹. El uso simultáneo de transectos para estimar la abundancia mostró valores muy bajos (0,22 individuos/ha⁻¹), demostrando que los censos visuales son un método poco útil para estimar la abundancia de esta especie (Díaz et al., 2006).¹

Medios insulares

Cuando hablábamos de la distribución decíamos que *Timon lepidus* había sido encontrado en quince islas e islotes del litoral atlántico y mediterráneo.

Las tres que están situadas en el sureste Ibérico (Paloma, Olla y Mitjana), son islotes abruptos con menos de una hectárea, sometidos a un régimen de precipitaciones sahariano, casi carentes de vegetación y que comparten con sólo otro reptil: *Tarentola mauritanica*. Sólo la versatilidad de los lagartos ocelados en general, la adaptación a condiciones de extrema aridez (los tres islotes están poblados por *Timon lepidus nevadensis*) y la relajación de nichos provocada por la ausencia de depredadores y de competidores justifican la presencia de esta especie bajo unas condiciones tan estrictas.

Las islas Berlenga, en el litoral atlántico portugués, y de Ratonneau, en la costa mediterránea francesa, presentaban en el pasado una cobertura arbustiva media y una diversidad de hábitats relativamente pobre (véase Mourgue, 1930, y Vicente, 1989). En la actualidad *Timon lepidus* se considera extinguida en Ratonneau, y casi extinguida en Berlenga. Aunque las causas principales de la desaparición del lagarto ocelado parecen haber sido provocada por el elevado número de gatos y perros introducidos y por el aumento desproporcionado de las gaviotas nidificantes (véase Cheylan y Grillet, 2005), la escasa diversidad de hábitats disponibles podría haber facilitado todo el proceso.

Porquerolles, otra isla del litoral provenzal encuadrada dentro del pequeño archipiélago de Hyères, presenta una cobertura vegetal muy superior a la de las anteriores, a pesar de lo cual los lagartos ocelados también han sufrido un proceso de extinción, probablemente irreversible (Cheylan, 2004, en prensa). En este caso la causa principal habría que buscarla precisamente en el aumento desproporcionado de esta cobertura, que justifica que la especie haya sido sustituida por *Lacerta bilineata*, y que también puede ser interpretada como una simplificación de los sistemas de esta isla. Los casos de Cortegada y La Toja, dos islas situadas en el litoral pontevedrés (España), podrían ser similares al de Porquerolles, aunque en estas islas gallegas la situación de los lagartos no parece tan desesperada (Galán, 2003).

Las islas de Sálvora, Ons, San Martiño, Faro-Monteagudo y Arousa presentan una gran diversidad de hábitats disponibles para un lagarto ocelado (véase Galán, 2003). A las extensas zonas cubiertas por matorral, se unen pequeñas extensiones de bosque, roquedos, muros y construcciones (muchas de ellas abandonadas), arenales, y en general un gran número de refugios. En ninguna de estas islas su presencia es homogénea pero, como hemos visto puede llegar a estar en densidades elevadas.

La isla de Olerón (Charente-Maritime, Francia) es, con sus 17.500 Ha, la de mayor tamaño en la que pueden encontrarse lagartos ocelados. Su elevada diversidad de hábitats y su clima tamponado permiten encontrar más especies de reptiles que en las regiones continentales vecinas (Burneleau y Duguy, 1981). En esta isla los lagartos ocelados están restringidos en la actualidad a unas 180 Ha localizadas en la franja litoral del suroeste.

Preferencias altitudinales

Se pueden encontrar lagartos ocelados europeos desde áreas situadas a nivel del mar hasta cotas situadas a 2.400 metros. Sin embargo, el 75% de las observaciones realizadas en la Península Ibérica tienen lugar en la franja situada entre los 400 y los 1.400 metros sobre el nivel del mar (ver Pleguezuelos y Villafranca, 1997). La amplitud de estos rangos apoya esa plasticidad a la que hacíamos referencia antes, especialmente en la mitad meridional del área de distribución.

Sin embargo, y como ya se adelantaba en el apartado de *Distribución*, las cotas máximas y las preferencias altitudinales a la que pueden encontrarse individuos de esta especie cambian con la latitud:

- En Sierra Nevada Pleguezuelos y Feriche (2003) señalan la especie a 2.400 m, mientras que Pleguezuelos (1986) indica que en estas montañas no existe una preferencia altitudinal evidente por debajo de 2.000 m.
- En el Sistema Central, sin embargo, la mayor parte de las observaciones se realizan entre los 400 y los 900 m (Lizana *et al.*, 1988), siendo 1.980 m la mayor altitud a la que ha sido observado (dato inédito).
- En la Cordillera Cantábrica los lagartos ocelados casi siempre se encuentran por debajo de los 1000 m (Bas, 1982; Braña, 1984; Delibes y Salvador, 1986), aunque puntualmente puede alcanzar los 1300m (datos inéditos).
- En el Pirineo, aunque se ha señalado la presencia de lagartos ocelados por encima de los 2.000 metros (según Filella, 1983, se encontró un individuo en la cumbre de la sierra de Aurati), Llorente *et al.* (1995), que lo consideran una especie ubiquista, señalan que la mayoría de las observaciones se hacen alrededor de la cota de los 500 m. En la vertiente francesa de la cordillera la observación realizada a mayor altitud se sitúa en los 1.550 m (Cheylan y Grillet, 2005).
- En los Alpes los lagartos ocelados apenas sobrepasan los 1.200 m y la mayor parte de las observaciones se sitúan por debajo de los 800 metros (Cheylan y Grillet, 2005).

A pesar de las elevadas cotas a las que puede ser encontrado, el lagarto ocelado europeo no debe considerarse un lagarto montano.

Amenazas y conservación

Principales amenazas

Timon lepidus sigue siendo una especie relativamente abundante en buena parte del área que ocupa (ver Pleguezuelos *et al.*, 2002). Sin embargo, se han descrito extinciones locales más o menos rápidas, y un proceso casi generalizado de enrarecimiento. Estas extinciones parciales han sido achacadas a varias causas, entre las que habría que destacar las profundas modificaciones del medio realizadas por el hombre, y que de forma generalizada afectan a toda la fauna y la flora de la región.

El ejemplo más evidente se encuentra en la agresiva transformación del litoral mediterráneo. En Italia, por ejemplo, el lagarto ocelado es, por esta razón, una especie muy amenazada, ya que ha sufrido una fragmentación extrema de sus poblaciones (Ferri *et al.*, 1991). La presión urbanística también se ha dejado sentir en otras regiones como la Costa Azul francesa o en la denominada Costa del Sol española, donde la especie se ha hecho progresivamente más rara (Mateo *et al.*, 2002; Cheylan y Grillet, 2005).

La cultivos intensivos implantados durante el último siglo en amplias zonas propicias para *Timon lepidus* han determinado su práctica desaparición en esas áreas (Corbett, 1989). Cheylan y Grillet (2005) confirman este extremo para el departamento francés de Var, donde los tradicionales olivares y campos de almendros han sido sustituidos casi por completo por explotaciones vinícolas mucho más agresivas. Tampoco parece haberles ido mejor a los grandes lagartos citados por Valverde (1967) en los términos de Roquetas o el Egido (Almería, España), y cuyos territorios se encuentran ahora cubiertos por el plástico de los invernaderos.

Paradójicamente, el abandono paulatino de las tareas agrícolas tradicionales y la reducción de la cabaña ganadera también se han dejado sentir en la abundancia de lagartos ocelados en Francia y en el norte de Cataluña. En estas regiones el progresivo crecimiento de la superficie forestal y, en general, el aumento generalizado de la cobertura arbórea y arbustiva se han traducido en la sustitución de *Lacerta lepida* por *Lacerta bilineata* en buena parte del departamento de Hérault (Cheylan y Grillet, 2005), o en el Aigüesmoll de l'Emporda (Girona, España; A. Montori, *com. pers.*). También hacíamos referencia en el apartado de *Hábitat* a las consecuencias que podría ocasionar para esta especie el abandono de las tareas de manejo de las dehesas, un medio que alberga las densidades más elevadas de lagartos ocelados en áreas continentales.

En la Sierra de Guadarrama, las plantaciones de pinos (*Pinus sylvestris*) en zonas antes ocupadas por robledal han hecho desaparecer al lagarto ocelado (Amo et al., 2007).²

Finalmente, resulta preciso recordar que la adaptación natural de los ecosistemas mediterráneos a los incendios forestales no resulta suficiente para contrarrestar la frecuencia y la virulencia con la que estos se producen en la actualidad, y a cuyos efectos los lagartos ocelados tampoco son inmunes (Corbett, 1989; Llorente *et al.*, 1995).

Además de las amenazas que afectan de forma generalizada a la fauna de las regiones mediterráneas, existen también otras más específicas para los lagartos ocelados. Recordemos algunas de ellas.

Estos lagartos han sido considerado por ciertos grupos de presión como devoradores compulsivos de huevos de perdiz, por lo que han sido objeto de durísimas campañas de erradicación permitidas y auspiciadas desde la administración hasta finales de los años 70 (Salvador, 1974). Aunque esta práctica ha dejado afortunadamente de ser institucional, aún sigue practicándose de forma habitual en cotos de caza de Andalucía, Castilla la Mancha, Castilla-León, Extremadura o Madrid, donde se utilizan métodos tan contundentes como el veneno o el tiro a bocajarro (Corbett, 1989).

Queremos recordar, por poner un ejemplo documentado en varios trabajos de investigación posteriores (véase Salvador, 1974; Mateo y Castanet, 1994; o Mateo y López Jurado, 1997), la campaña llevada a cabo en abril de 1970 en la finca del la Saucedá (Monroy, Cáceres), en la que miles de lagartos ocelados fueron masacrados sin miramientos. Es posible que de forma ocasional algunos lagartos consuman huevos de aves (véase por ejemplo Pleguezuelos *et al.*, 2000), pero también resulta ser bien cierto que este comportamiento ni es habitual, como puede comprobarse en el apartado dedicado a la alimentación, ni justifica campañas tan agresivas como las que todavía hoy se llevan a cabo.

Siempre se ha sospechado que el uso de plaguicidas puede afectar a las poblaciones de esta y de otras especies, y Cheylan y Grillet (2005) ofrecen un ejemplo documentado al que ya hemos hecho referencia: el que explica la extinción de la población de lagartos ocelados en la Crau (Bouches du Rhône, Francia). Los estudios llevados a cabo hasta 1993 revelaban que en esta llanura aluvial y ganadera *Timon lepidus* era una especie abundante, con densidades cercanas a los 15 individuos por hectárea (Bischoff *et al.*, 1984; Cheylan *et al.*, 1990; Mateo, 1993; Penloup, 1993). En 1995 las ovejas de la Crau comenzaron a ser tratadas de forma generalizada con un vermífugo denominado *Ivermectina*; dos años más tarde se detectó la práctica desaparición de los coleópteros coprófagos en algunas parcelas de estudio (recordemos la importancia de los coleópteros en la dieta de *Timon lepidus*); en 1998 sólo se

detectaron 2 lagartos en una parcela en la que cinco años antes se habían contabilizado más de 225 individuos; en la actualidad esta población se considera prácticamente extinguida (véase Cheylan y Grillet, 2005, y datos inéditos).

También se han barajado otras hipótesis para explicar la extinción o el enrarecimiento de la especie en zonas determinadas. Por ejemplo, Valverde (1967) sugiere que la aparición de la mixomatosis entre los conejos de Doñana y sus alrededores explicaría las escasas densidades de lagartos en zonas en las que antes eran relativamente abundantes. Según Valverde (1967) los lagartos habrían pasado a ser, debido a su tamaño, una de las presas principales de los numerosos carnívoros y rapaces del área. El proceso se habría repetido en la zona con la llegada de la neumonía vírica, una nueva enfermedad que afectó a los conejos durante los años 80, y que determinó que los lagartos sean en la actualidad extremadamente escasos en el área de Doñana (Román *et al.*, 1999).

En algunas áreas de Sierra Morena en las que se ha detectado una caída importante de las densidades de lagartos ocelados, se achaca el hecho al desproporcionado aumento de la densidad de un depredador diurno: el meloncillo (*Herpestes ichneumon*, datos inéditos).

Los seguimientos realizados hasta la fecha en las carreteras españolas consideran al lagarto ocelado como el segundo reptil en número de atropellos detectados (SCV, 2002). Sin embargo, y como estos mismos trabajos reconocen, este número está severamente sobrestimado por la fácil detectabilidad de la especie. Al contrario de lo que ocurre con otros reptiles, como el camaleón, las muertes en carretera no se concentran en áreas restringidas, por lo que importancia de esta causa de mortalidad no parece constituir una amenaza grave para la especie (véase también Pleguezuelos y Feriche, 2003). No se han propuesto *puntos negros* ni medidas especiales para evitar los atropellos.

La captura ilegal de individuos de esta especie ha sido uno de los factores más invocados en la bibliografía que hace referencia a la conservación de saurios (Corbett, 1989; Blanco y González, 1992). Se han descrito tres destinos para los lagartos capturados furtivamente: las colecciones científicas, el mercado terrariofilo y el mercado gastronómico (Corbett, 1989).

Hasta los años 70 buena parte de los lagartos capturados tenían como destino las colecciones científicas, en cuyas estanterías se almacenaban miles de individuos (Riva y Mateo, 1992, contabilizan, por ejemplo, más de 1.500 ejemplares de *Timon lepidus* sólo en las de la Estación Biológica de Doñana). En la actualidad la fiebre recolectora parece haber pasado en Europa, y es probable que ahora sean pocos los museos que todavía envíen a sus colectores a capturar individuos de esta especie.

Al contrario que la actividad anterior, la terrariofilia cuenta cada vez con más adeptos (sólo hay que ver el número de revistas especializadas que se publican). Su gran tamaño, sus bellos colores y la facilidad para mantenerlos en cautividad han hecho de los lagartos ocelados uno de los saurios más apreciados por los terrariofilos europeos desde finales del siglo XIX. La firma del Convenio de Berna por todos los estados miembros de la Unión Europea, y la protección que este documento ofrece a *Timon lepidus*, han determinado que en la actualidad la compra-venta legal de lagartos ocelados esté limitada a los que se puedan criar en cautividad. Aún así, son numerosos los aficionados que siguen manteniendo individuos de esta especie de forma irregular.

Queda hablar de la captura y venta de lagartos ocelados europeos con fines culinarios, una actividad geográficamente muy localizada y casi vestigial, que sin embargo ha llegado a escandalizar a algunos especialistas europeos de la conservación de reptiles (véase Corbett, 1989). Esta actividad, probablemente más extendida en otros tiempos, está restringida en la actualidad al norte de Extremadura, donde siempre han sido abundantes, y su consumo se considera tradicional. La captura ilegal de lagartos como cualquier otra forma de furtivismo es sin duda reprobable. Debe tenerse en cuenta, sin embargo, que aunque tradicional, el consumo de esta especie en la región sigue siendo ocasional, y más próximo a la curiosidad folclórica que a la gastronomía propiamente dicha. No supone por tanto una amenaza para una especie

todavía abundante en la zona, y bastaría una vigilancia relajada para que el furtivismo no sobrepasara niveles peligrosos.

Estado actual de la especie

Como ya hemos adelantado, los lagartos ocelados siguen siendo abundantes en buena parte de la Península Ibérica, lo que ha determinado que la especie no se considere amenazada en términos generales (Mateo, 2002). Resulta sin embargo una impresión bastante generalizada que sus densidades han menguado significativamente en las últimas décadas (véase Corbett, 1989; Mateo, 2002; Pleguezuelos y Feriche, 2003). Ya hemos comprobado, por ejemplo, que se ha hecho muy raro en algunas zonas como Doñana o el Aigüesmoll de l'Empordá, y que ha desaparecido de algunas islas e islotes o en las llanuras de la Crau.

En las poblaciones francesas e italianas esta merma ha sido más grave y está convenientemente documentada (Ferri, 1994; Cheylan y Grillet, 2005). Según Cheylan y Grillet (2005) el retroceso detectado en Francia en los últimos 150 años es generalizado, pero es especialmente importante en el margen septentrional del área de distribución (Departamentos de Charente-Maritime, Charente, Haute-Vienne y Gironde). El deterioro del estado de conservación también se pone de manifiesto en la severa fragmentación del área de distribución en Francia (ver apartado de *Distribución*).

El caso de las poblaciones insulares de lagartos resulta, por su fragilidad, más dramático que el de las continentales: ya hemos hecho referencia en otros apartados a la extinción más que probable sufrida en las islas de Ratonneau, Porquerolle, Palomas o Berlenga, y a los severos problemas de conservación a las que se encuentran sometidas las de Olerón, Monteagudo y Ons (ver también Burneleau y Dugui, 1981; Galán, 2003; Cheylan y Grillet, 2005). Los factores que más han afectado a las poblaciones insulares de lagartos ocelados han sido la introducción de gatos y perros (Berlenga, Ratonneau, Ons, Cíes), la introducción de ratas (Palomas), el crecimiento desproporcionado del número de gaviotas nidificantes (Berlenga), el aumento de la cobertura arbórea y arbustiva (Porquerolles, Cortegada), la transformación del terreno en zona agrícola (Olerón, Porquerolles), y en general, el aumento de la presión humana (Olerón, Ratonneau, Porquerolles, Ons y Cíes). Incluso deben incluirse entre las causas de extinción algunas medidas bienintencionadas de conservación: la declaración de Berlenga como reserva integral en los años 80 determinó que se prohibieran actividades humanas que se venían desarrollando desde muy antiguo; una de ellas consistía en la recolección de huevos de la gaviota *Larus michaellis* para su venta posterior a las pastelerías de Peniche; la desaparición de esta actividad dirigida supuestamente a proteger la isla se tradujo en pocos años en un aumento descomunal del número de gaviotas reproductoras, en la práctica desaparición de la vegetación debido a la enorme cantidad de guano depositado, y en la subsiguiente extinción de la fauna no voladora, entre la que se encontraba el lagarto (O. Paulo, com. pers.; ver también Cheylan y Grillet, 2005).

Estatus de conservación

Categoría Mundial IUCN (2008): Casi Amenazado NT (Pleguezuelos et al., 2009).³

La mala fama de animal dañino, que justificó las campañas institucionales de erradicación en los años 70, también causó un injustificado retraso en su protección. Por ejemplo, la ley 1381/1980 y el posterior Decreto 439/1990 consideraban al lagarto ocelado como uno de los pocos reptiles españoles que no merecía protección (únicamente compartía olvido con los dos galápagos, la culebra bastarda, y las tres víboras; véase Corbett, 1989). Habría que esperar a que en 1985 España ratificara el tratado de Berna sobre *Conservación de la vida silvestre y el medio natural en Europa* para que el lagarto ocelado entrara por la puerta trasera a formar parte de las especies españolas protegidas (véase también Convenio de Berna, 1979).

En el *Libro Rojo de los Vertebrados Españoles* (Blanco y González, 1992) el lagarto ocelado era considerado una especie *No Amenazada*. Diez años más tarde el *Libro Rojo de los Anfibios y Reptiles Españoles* (Pleguezuelos *et al.*, 2002), que se ajusta ya a las categorías propuestas por la UICN, la especie queda encuadrada en la categoría de *Preocupación Menor LC*. En este último caso sin embargo ya se señalan algunas poblaciones que presentaban problemas de conservación. Concretamente, se considera que los lagartos de la isla de Sálvora (subespecie *Timon lepidus oteroi*) deben quedar incluidos en la categoría de *Vulnerables* (C1 + D1 + D2), mientras que los del resto de Galicia (*T. lepidus iberica*) y los del sureste Ibérico (*T. lepidus nevadensis*) deben estarlo en la de *Casi Amenazada NT*. Algunos catálogos regionales lo consideran especie de *Interés Especial*.

Los lagartos ocelados también están protegidos por las legislaciones de Francia, y Portugal (véase Anónimo, 1993, Oliveira y Araújo, 1994; Mateo, 2002). En Italia es una especie protegida en virtud de una ley regional (Véase Ferri, 1994).

A pesar de haber sido calificado en ocasiones como una de las especies-bandera de la fauna reptiliana europea (véase Corbett, 1989), el lagarto ocelado se considera una especies no amenazadas en España, Francia y Portugal (Oliveira y Araújo, 1994; Mateo, 2002; Cheylan y Grillet, 2005). La directiva europea *Hábitat* tampoco lo considera en sus anexos 2 y 4, lo que determina que se no puedan realizar acciones dirigidas a su conservación en el marco de esta directiva.

Algunas medidas de conservación sugeridas

La alarma activada por varios autores que afirman que las densidades de lagartos se antojan cada vez menores en amplias zonas de su distribución, justifica que en el *Libro Rojo de los Anfibios y Reptiles de España* se recomiende el diseño de estudios a medio plazo con los que poder seguir de cerca la evolución de sus poblaciones (ver Mateo, 2002). Esta sugerencia es actualmente seguida en algunas áreas puntuales, como la Reserva Biológica de Doñana (A. Andreu, com. pers.; ver también Román *et al.*, 1999), y está siendo planificada en regiones como Andalucía (J.M. Pleguezuelos, com. pers.).

Recientemente se ha propuesto como medida de conservación de esta especie en Extremadura la puesta en funcionamiento de instalaciones de cría en cautividad dirigidas a cubrir la demanda gastronómica, erradicar el furtivismo, saturar el mercado terrariófilo y repoblar áreas en las que la especie haya desaparecido (Blasco *et al.*, 1998). Pero, dada la elevada densidad de lagartos que aún existe en la región, esta medida difícilmente acabará con el furtivismo, ya que sus precios nunca resultarán competitivos. Por la misma razón tampoco tendrán sentido las repoblaciones dentro Extremadura, mientras que el envío de individuos a otros puntos de la geografía ibérica podría acarrear más problemas genéticos que soluciones satisfactorias (véase Paulo, 2001).

La cría en cautividad de lagartos sólo serviría en definitiva para vender lagartos con papeles a tiendas de animales y restaurantes raros, y su fin último, por tanto, no sería la conservación sino el negocio (un negocio, por otra parte, dudoso ya que en el norte de Extremadura siempre resultará más barato un desplazamiento hasta la dehesa más cercana).

En definitiva, para una especie como el lagarto ocelado, con un área de distribución enorme en las que no faltan las zonas con densidades elevadas, las mejores medidas de conservación deben ir preferentemente dirigidas a la conservación de hábitats mediante medidas que mantengan o aumenten su diversidad estructural (Martín y López, 2002). En ese sentido, Galán (2003) sugiere algunas medidas simples encaminadas a la conservación de las poblaciones de lagartos ocelados del Parque Nacional de las Islas Atlánticas de Galicia (estas islas dan cobijo a la subespecie *Timon lepidus oteroi*, un taxón considerado *Vulnerable*), como el aclarado de matorral (especialmente de *Ulex europaeus*), el control de gatos silvestres y caseros, y la restauración de muros.

Distribución geográfica

Especie presente en el noroeste de Italia, en la mitad meridional de Francia y ampliamente extendida por toda la península Ibérica (Bischoff *et al.*, 1984; Mateo y Cheylan, 1997). Se trata de un reptil característico de las regiones europeas occidentales sometidas a climas de tipo mediterráneo (Salvador, 1974; Mateo, 1988; Castilla, 1989; Martínez Rica, 1989; Mateo, 1997a; Mateo, 2002).

En Italia se encuentra sólo en la región de Liguria, en una estrecha franja litoral situada entre los Alpes y el Mediterráneo que llega por el este hasta los alrededores de La Spezia (Bruno, 1986). En esta región el lagarto ocelado está en declive continuado debido a la enorme presión antrópica a la que se ve sometido (Ferri *et al.*, 1991; Ferri, 1994).

En Francia, es una especie que ocupa la mitad meridional del país de forma discontinua (Bischoff *et al.*, 1984; Castanet y Guyetant, 1979; Mateo y Cheylan, 1997). Cheylan y Grillet (en prensa) reconocen tres núcleos de distribución bien diferenciados y aislados unos de otros: un núcleo perimediterráneo (ver también Geniez y Cheylan, 1987), un núcleo central que los autores denominan "Lotois", localizado en las mesetas calizas de Gramat, y, finalmente, el núcleo atlántico, formado por un rosario de poblaciones más o menos aisladas y alineadas a lo largo del litoral de Aquitania, entre Mirepoix (sur) y la isla de Olerón (norte).

El núcleo mediterráneo se prolonga de este a oeste y de forma casi continuada desde la Costa Azul (Departamento de Alpes Maritimes) hasta el Rosellón (Departamento de Pyrenné Oriental), en la región litoral situada junto a la frontera española. Este mismo núcleo sube hacia el norte siguiendo el valle del Ródano hasta los alrededores de Valence, dejando poblaciones más o menos importantes en la vertiente oriental del Macizo Central y en la occidental de los Alpes (Mateo y Cheylan, 1997; Cheylan y Grillet, en prensa). Se interna en los Alpes por el valle de los ríos Durance e Ysère, por donde casi alcanza la localidad de Grenoble.

Entre cada uno de estos tres núcleos se conocen además pequeñas poblaciones que sugieren una reciente distribución continuada. Cheylan y Grillet (en prensa) también ponen de manifiesto un importante declive de las poblaciones francesas en los 150 últimos años, causado por factores tales como el abandono progresivo de las labores agrícolas tradicionales, la urbanización del litoral, o el impacto de nuevos productos fitosanitarios.

En España puede ser encontrado en todas y cada una de las regiones autónomas no insulares, aunque su abundancia varía significativamente de una a otras, y falta en buena parte de la cornisa cantábrica (Mateo, 1988, 1997a, 2002; Martínez Rica, 1989). En el norte de Galicia alcanza la ría de Ferrol por la costa, siendo muy raro en el interior al norte de la ciudad de Lugo (Galán y Fernández Arias, 1995). En Asturias se encuentran algunas poblaciones en el valle del río Navia y en el de su afluente Ibias; en el valle del Narcea alcanza por el norte la localidad de Tineo; y en la región oriental de Asturias pueden verse lagartos ocelados en el valle del río Deva (Braña, 1984; Mateo, 1988; Mateo, 1997a). En Cantabria ha sido citado en el enclave mediterráneo de la Liébana y en algunos puntos del Alto Ebro y del este de la región (Meijide, 1985; Mateo, 1988; Pérez de Ana, 1996). En el País Vasco falta por completo en Guipúzcoa, y es extremadamente raro en Vizcaya, donde sólo es conocido de una localidad limítrofe con Cantabria (Mateo, 2002).

Por su tamaño y sus vistosos colores es una especie que nunca pasa desapercibida en los atlas y catálogos provinciales y regionales, y su presencia está bien documentada en Andalucía (González de la Vega, 1988; Pérez Quintero, 1990; Pleguezuelos y Moreno, 1990; Blanco *et al.*, 1995; Franco y Rodríguez de los Santos, 2001; Mateo *et al.*, 2002; Pleguezuelos y Feriche, 2003; Ceacero *et al.*, 2007¹), Aragón (Falcón, 1982; Martínez Rica, 1983; Falcón y Clavel, 1987; Barrio, 1996) Asturias (Braña, 1984); Cantabria (Pérez de Ana, 1996), Castilla la Mancha (Astudillo *et al.*, 1993; Barberá *et al.*, 1999), Castilla-León (Arribas, 1983; Barbadillo, 1983; Pérez Mellado, 1983; Pollo *et al.*, 1988; García Jiménez y Prieto, 1992; Meijide *et al.*, 1994;

Lizana *et al.*, 1995), Cataluña (Vives Balmaña, 1984; Vives Balmaña *et al.*, 1987; Llorente *et al.*, 1995), Extremadura (Da Silva, 1995), Galicia (Bas, 1983; Balado *et al.*, 1995; Galán y Fernández Arias, 1995; Galán, 1999), Madrid (García París *et al.*, 1989), Murcia (Dicenta *et al.*, 1989; Hernández Gil *et al.*, 1993), Navarra (Bergerandi, 1981; Escala y Jordana, 1982; Gosá y Bergerandi, 1994) País Vasco (Puente Amestoy, 1956; Bea, 1985, 1986), La Rioja (Zaldívar *et al.*, 1988) y Valencia (Escarré y Vericad, 1983; Vento *et al.*, 1992).

En Portugal está presente en todo el territorio continental, desde Valencia do Minho hasta el Algarve, y desde el litoral hasta sobrepasar los 1.800 m en la Serra de Estrela (Malkmus, 1982; Oliveira y Crespo, 1989; Mateo, 1997; Mateo y Cheylan, 1997; Paulo, 2008¹).

En Andorra el lagarto ocelado ha sido citado de los alrededores de Sant Julià de Lòria, una zona de características mediterráneas localizada en el sur del Principado (Amat y Roig, 2003). En Mónaco, donde el terreno se encuentra fuertemente urbanizado, se le considera definitivamente extinguido, aunque aún pueden encontrarse lagartos ocelados no lejos de sus fronteras (M. Cheylan, com. pers.). En Gibraltar el lagarto ocelado era conocido hasta bien entrado el siglo XX en la zona del istmo, sin embargo en la actualidad se le considera una especie extinguida en la colonia inglesa (Cortés, 1982).

Su presencia ha sido detectada en las islas atlánticas de Olerón (Charente Maritime, Francia; Cheylan y Grillet, en prensa), Sálvora (A Coruña; Mateo, 1997b; Castroviejo y Mateo, 1998), Arousa (Pontevedra; Mateo, 1997b), A Toxa (Mateo, 1997b); Cortegada (Mateo, 1997b), Ons (Pontevedra; Mateo, 1997b; Galán, 1999), Monteagudo-Faro (Pontevedra; Mateo, 1989 y 1997; Galán, 1999), San Martiño (Pontevedra; Mateo, 1997b; Galán, 1999) y Berlenga (Leiria, Portugal; Mateo, 1989; Vicente, 1989). También se han citado lagartos ocelados en las islas mediterráneas de las Palomas (Murcia; Mateo, 1997b), Olla (Alicante; Bischoff *et al.*, 1984; Mateo, 1997b), Mitjana (Alicante; Barbadillo *et al.*, 1999), Tabarca (Alicante; Barbadillo *et al.*, 1999); Ratonneau y Porquerolles (Var, Francia; Cheylan y Grillet, en prensa). En la actualidad la población de Ratonneau se ha extinguido con toda seguridad (Cheylan y Grillet, en prensa), y es posible que haya ocurrido lo mismo con las de Porquerolles y las Palomas, donde hace años que no se han visto lagartos ocelados (Cheylan y Grillet, en prensa, y datos inéditos); finalmente, la población de Berlenga ha visto cómo el número de individuos ha pasado de tener cerca de 200 en 1980 (Vicente, 1989), a sólo 2 en el año 2000 (Cheylan y Grillet, en prensa).

Aunque es una especie que puede ser encontrada a nivel del mar en todo su rango latitudinal (se ha descrito incluso su presencia en zonas intermareales de la costa de Galicia –Mateo, 1988-), las altitudes máximas que llega alcanzar varían significativamente entre el norte y el sur de la distribución. Si en Sierra Nevada (alrededor de 37° latitud N) se han llegado a citar poblaciones de lagartos ocelados por encima de los 2.400 m (Pleguezuelos y Feriche, 2003), en la región alpina (alrededor de 44° N) las cotas más elevadas nunca sobrepasan los 1.200 m (Meseta de Caussol; Cheylan y Grillet, en prensa). En los Pirineos se conocen citas cercanas a los 2.000 m (Llorente *et al.*, 1995). En cualquier caso el lagarto ocelado europeo no debe ser considerado un reptil montano, de tal manera que las poblaciones de mayor densidad suelen encontrarse por debajo de los 1.000 m.

Registro fósil

Los restos conocidos más antiguos asignados a la especie *Timon lepidus* corresponden al Plioceno medio. De ese periodo es el neurocráneo encontrado en el yacimiento de las islas Medas (Gerona). Los restos de *Lacerta lepidus* coinciden en ese yacimiento con los de numerosas especies actualmente extinguidas en la región, tales como *Agama* sp., o víboras del grupo *lebetina* (Bailón, 1991). Las características del neurocráneo de lagarto ocelado allí encontrado presenta, según Bailón (1991), una estructura moderadamente roma.

Del Plioceno tardío es el yacimiento del Rosellón (sur de Francia) en el que Depéret (1890) descubrió un dentario considerado por Mateo (1988) como perteneciente a un lagarto ocelado.

Este dentario es además el holotipo de la especie *Lacerta ruscinensis*, considerada actualmente un sinónimo de *Timon lepidus*.

Del Pleistoceno inferior son los fósiles de Lagarto ocelado encontrados en el yacimiento de las Yedras y Cueva del Agua (Granada, sureste de la Península Ibérica; Bailón, 1986).

También han sido datados en el Plioceno temprano los restos encontrados por Delfino y Bailón (2000) en las cuevas de Dell'Erba y Pirro (Apulia – sur de Italia), y determinados como *Timon lepidus*. Es posible, sin embargo, que en realidad estos restos correspondan a un taxón más cercano a los lagartos ocelados tunecinos (*Lacerta pater*), cuya morfología esquelética resulta muy próxima a la de *Timon lepidus*. (véase Mateo, 1988).

Del Pleistoceno medio son los restos determinados como *Lacerta aff. lepida* o *Timon lepidus* encontrados en los yacimientos de Lunel-Viel (Herauld, Sur de Francia, véase Cheylan, 1981), Áridos (Madrid – Iberia Central; Sanz y Sanchiz, 1980), Bize (sur de Francia; véase Estes, 1983), de las Grajas (Granada – sureste de la Península Ibérica, Barbadillo, 1989), y Terra Amata (Alpes Maritimes, sureste de Francia; véase Bailón, 1991).

Se han encontrado restos de asignados a *Timon lepidus* o a *Lacerta cf. lepida* en los siguientes yacimientos del Pleistoceno superior: Cuevas de Horá (Granada - sureste Península Ibérica; Fuentes y Meijides, 1975), de la Yedra (Granada – sureste de la Península Ibérica; Ruiz Bustos, 1978), del Cingle Vermell (Barcelona - noreste de la Península Ibérica; Estévez, 1985), de Lazaret (Niza – sureste de Francia; Bailón, 1991), y de Vanguard (Gibraltar - sur de la Península Ibérica; Gleed-Owen, 2001).

Finalmente, se han descrito numerosos restos holocénicos de lagartos ocelados en numerosos yacimientos localizados dentro del área de distribución actual. Font Juvenal (Neolítico Aude – Sur de Francia; Bailón, 1991), Chateaufort du Rhone (Neolítico Medio, Drôme, Francia; Bailón, 1991), Zambujal (Lisboa – Portugal; Boessneck y Driesch, 1976), Cabezo de San Pedro (Huelva – Sureste de la Península Ibérica (Driesch, 1973), Motilla de Azuer (Driesch y Boessner, 1980), Castellón Alto (Granada, sureste Ibérico; Milz, 1983), Purullena (Granada, sureste Ibérico; Lauk, 1976), y Villena (Alicante, este de la Península Ibérica). Estos últimos presentan características morfológicas típicas de la especie *Lacerta lepida nevadensis* (Mateo, 1988).

Por el contrario, no debe ser tenida en cuenta la cita de *Timon lepidus* del yacimiento pleistocénico de Breitenberg –Alemania- (Brunner, 1957), ya que el dentario encontrado allí y asignado a esta especie, corresponde en realidad a *Lacerta agilis* (véase Mateo, 1988).

Otras contribuciones: 1. Alfredo Salvador. 5-08-2009

Características generales de la dieta

El lagarto ocelado es probablemente el reptil ibérico sobre el que más trabajos relacionados con su dieta se han hecho y publicado hasta la fecha. Por ejemplo, existen descripciones más o menos detalladas de la alimentación de esta especie a lo largo y ancho de su área de distribución en los trabajos realizados por Angel (1946; sur de Francia), Peters (1962; Pirineos Orientales, Francia), Valverde (1967; litoral de Almería, Murcia, Cazorla, área de Doñana, Valladolid), Mellado *et al.* (1975; provincia de Huelva), Escarré y Vericad (1981; provincia de Alicante), Pérez Mellado (1981; Sistema Central), Bas (1982; Lugo), Seva (1982; Alicante), Bischoff *et al.* (1984, Bouches du Rhône, Francia), Braña (1984, Asturias), Mateo (1988, litoral de Galicia, islas de Galicia, Cáceres, Granada, Murcia, Almería), Busack y Visnaw (1989; Cádiz), Castilla (1989, Cáceres, Toledo, Madrid), Castilla *et al.* (1991; Cáceres, Toledo, Madrid), Hernández *et al.* (1991; provincia de León), Ortega (1991; sierras de Madrid), Rosales *et al.* (1992; sureste Ibérico), Galán y Fernández Arias (1993; Galicia), Mateo (1993; Bouches du Rhône, Francia), Hodar *et al.* (1996, Granada), Mateo y López Jurado (1997, Cáceres).

Si hacemos caso a los resultados obtenidos en todos esos trabajos podemos resumir que estamos ante una especie de gran tamaño que busca activamente sus presas, y cuya dieta es eminentemente insectívora; podríamos añadir que los coleópteros y otras presas dotadas de exosqueleto duro y de tamaño comprendido entre los 12 y los 25 mm adoptan un papel muy relevante en la alimentación de este lacértido (véase Peters, 1962; Valverde, 1967; Mellado et al., 1975; Escarré y Vericad, 1981; Pérez Mellado, 1981; Bas, 1982; Seva, 1982; Castilla, 1983; Bischoff et al., 1984; Braña, 1984; Mateo, 1988; Paulo, 1988; Busack y Visnaw, 1989; Castilla, 1989; Castilla et al., 1990; Hernández et al., 1990; Mateo y López Jurado, 1997; Pérez Mellado, 1998).

Esta visión esquemática y simple esconde, sin embargo, una considerable plasticidad trófica que permite en determinadas condiciones dietas que se apartan casi por completo del patrón descrito. Por ejemplo, Mateo (1988) afirma que en la población de la isla de las Palomas (Murcia) los lagartos ocelados consumen artrópodos sólo de forma ocasional, mientras que la ingestión de frutos se hace básica en el mantenimiento de los individuos. Sin llegar a estos extremos, todas las poblaciones estudiadas ofrecen un cierto grado de variabilidad que depende de factores tales como la disponibilidad de recursos, la edad, tamaño y sexo de los lagartos, del periodo del año o incluso de la localización geográfica.

Componente taxonómico de la dieta

Ya se ha adelantado que los coleópteros son, a veces con enorme diferencia, el grupo taxonómico más consumido por los lagartos ocelados, para el que además se ha descrito una selección activa de presa (véase Hernández et al., 1991; Mateo y López Jurado, 1997). Esta tendencia llega a ser tan evidente que han sido varios los autores que consideran a *Timon lepidus* un especialista en el consumo de coleópteros (Castilla et al., 1990; Pérez Mellado, 1998), que presenta claras adaptaciones dirigidas a facilitar su consumo (Mateo, 1988; Mateo y López Jurado, 1997; ver apartado sobre *Tamaño de presas*). Para Mateo y López Jurado (1997) esta especialización justifica los bajos valores de diversidad de presas en los adultos (ver también Mateo, 1988).

Entre los coleópteros no parece haber una preferencia clara por determinadas familias, y las proporciones mayores de una u otra en heces y/o estómagos depende en buena medida de la disponibilidad existente (Hernández et al., 1991). Eso justificaría, por ejemplo, los elevados porcentajes de tenebriónidos consumidos por lagartos que habitan en arenales costeros (Valverde, 1967; Seva, 1982; Mateo, 1988), o de escarabeidos en lagartos procedentes de las dehesas del centro de la Península Ibérica (Castilla et al., 1991).

En un buen número de trabajos publicados se considera a himenópteros y a heterópteros dos tipos de presas relativamente importantes en la dieta de los lagartos ocelados. En el caso de los himenópteros se trata en todo caso de especies aladas, ya que las hormigas sólo son consumidas de forma ocasional entre los juveniles (Castilla et al., 1991; Hernández et al., 1991). Tanto Castilla et al. (1991), como Hernández et al. (1991) consideran que la presencia de himenópteros en los estómagos o las heces de los lagartos ocelados coincide con los picos estacionales de estos insectos, y que su consumo depende directamente de su disponibilidad en el medio, sin que exista una selección activa de la presa.

Los ortópteros aparecen en la dieta de los lagartos de forma muy irregular. Castilla (1983 y 1989), y Castilla et al. (1991) lo achacan en parte a un efecto estacional, de tal manera que en las poblaciones del centro de España, aparecerían preferentemente durante los primeros compases del otoño (en las poblaciones del litoral mediterráneo su presencia se adelantaría al verano). Seva (1982), Castilla (1989) y Hernández et al. (1991) añaden que por lo general los ortópteros son presas de difícil captura para los lagartos ocelados y que aparecen peor representadas en las heces y estómagos de lagartos que en las trampas de caída. Algunos estudios inéditos llevados a cabo en el sur de Francia sugieren además que la presencia de

estos insectos sólo se hace importante en la dieta de *Timon lepidus* cuando su densidad supera los 6 individuos/m².

Los lepidópteros constituyen también un tipo de presas de importancia irregular en la dieta de los lagartos ocelados. Cuando aparecen en estómagos o heces, la inmensa mayoría de los ejemplares detectados son orugas, y su pico de presencia está centrado en los meses de primavera (Castilla, 1989; Hernández *et al.*, 1991).

Los gasterópodos aparecen como una presa importante en poblaciones en las que el déficit hídrico anual es escaso o simplemente no existe. Mateo (1988) pone de manifiesto que en algunas poblaciones de Galicia (Donón, Carnota, islas de Sálvora y San Martiño, y Caurel) esta presa es importante incluso en los meses de verano, y supone para los lagartos un gran aporte en términos de biomasa, que llega a superar incluso al de los coleópteros.

Otros muchos grupos taxonómicos están representados de forma más o menos ocasional en la dieta de los lagartos (para una enumeración completa ver Pérez Mellado, 1998). De entre todos ellos merece la pena hacer referencia a los vertebrados ya que, aunque casi siempre suponen menos del 1% en número de presas, resulta una opinión tan extendida como antigua que son grandes depredadores de mamíferos y aves -y sus huevos- de interés cinegético (Chapman, 1893), lo que les ha valido ser objeto de durísimas campañas de erradicación y un retraso injustificado en su protección (ver apartado sobre *Conservación*).

Es cierto que los vertebrados aportan un elevado porcentaje de la biomasa consumida por los lagartos ocelados (ver Mateo, 1988; Castilla, 1989; Hernández *et al.*, 1991), y que alguna vez se les ha visto comer huevos de aves (Calderón, 1977; De Juana y De Juana, 1982; Pleguezuelos *et al.*, 2000). Sin embargo, no resulta creíble que los lagartos ocelados puedan, con el consumo ocasional de gazapos, pollos o huevos, romper la estabilidad demográfica de estas especies de interés cinegético.

El consumo de vegetales también ha sido exagerado en la bibliografía ya que, por lo general, es poco frecuente en poblaciones continentales. A veces se ha relacionado la ingestión de vegetales con una teórica especialización de la dieta asociada a su gran tamaño (véase Valverde, 1967), e incluso se ha sugerido la importancia de los lagartos ocelados en la dispersión de semillas (Hernández, 1990). En realidad el herbivorismo de *Timon lepidus* se limita en la mayoría de los casos al consumo ocasional de frutos, generalmente carnosos, durante el verano (ver Mateo, 1988; Hodar *et al.*, 1996), y su aparato digestivo carece de cualquiera de los atributos que se consideran propios de los saurios vegetarianos. Por ejemplo, presenta dientes con pocas cúspides, la longitud del intestino es relativamente corta, carece de ciegos intestinales, de válvulas cólicas y de glándulas de sal, y en condiciones normales siempre presenta pocos nematodos en el intestino (ver, por ejemplo Mateo y López Jurado, 1992 y 1997). Sólo en algunas poblaciones insulares, como las de Sálvora, San Martiño, o las Palomas, y en menor medida en algunas continentales (véase Mateo, 1988, Hernández *et al.*, 1991, y Hódar *et al.*, 1996), el consumo de frutos durante el verano adquiere una importancia que merece ser destacada, tanto desde el punto de vista de su número, como del aporte en biomasa que puede llegar a representar en esas poblaciones (véase Mateo, 1988).

Queda por fin hacer referencia al consumo de carroña, que algunos autores, de forma indirecta, consideran relativamente importante (ver Pleguezuelos y Feriche, 2003). Concretamente estos autores se refieren al efecto que tienen sobre las poblaciones de lagartos los cebos envenenados utilizados en algunas campañas de erradicación de vertebrados. En realidad el consumo de animales muertos suele pasar desapercibido en los análisis de heces y estómagos y sólo ocasionalmente la observación directa ha permitido ratificar esta posibilidad, sin que los datos aportados vayan acompañados de una valoración de su importancia (ver Pleguezuelos *et al.*, 2000).

Tamaño y dureza de las presas

Como otras muchas especies, los lagartos ocelados consumen presas cuyo tamaño está determinado por el suyo propio. En ese sentido tenemos que, al disponer de una capacidad muy limitada de trocear sus presas, el tamaño máximo (para presas vivas) está obviamente limitado por el de su propia boca (Mellado *et al.*, 1975).

También es importante en la selección de tamaños la energía neta que cada presa pueda aportarle. Aquellas que están por debajo de un umbral mínimo de tamaño, situado en los adultos alrededor de los 4 mm, son automáticamente desestimadas (ver Castilla, 1989), mientras que las que por su excesivo tamaño puedan requerir en su captura de un esfuerzo demasiado grande u ocasionar lesiones de importancia al lagarto, sólo aparecerán con frecuencias bajísimas (véase por ejemplo, Mateo, 1988).

El rango de tamaños de presas consumidas resulta ser muy amplio en cualquiera de las clases de edad o sexo (Castilla *et al.*, 1991). Por ejemplo, en los machos adultos este recorrido va desde los 3,9 a los 57,6 mm, en las hembras adultas de 5,3 a 47,6 mm, en los juveniles de primer año de 2,3 a 20,0 mm, y en los juveniles de segundo año de 6,7 a 28,7 mm. Mateo (1988) y Mateo y López Jurado (1997) añaden que más del 95% de las presas encontradas en estómagos de lagartos ocelados adultos del centro, sur y este de la Península Ibérica tienen longitudes mayores de 5 mm y menores de 35 mm. Por el contrario en las poblaciones de Galicia, donde los adultos son de menor tamaño (ver apartado de identificación), las presas suelen presentar tamaños menores, y más del 95% está dentro del rango que va desde los 5 a los 25 mm (Mateo, 1988).

Según Castilla *et al.* (1991) el tamaño medio de las presas consumidas por los machos adultos de las poblaciones del centro peninsular es de 21,1 mm ($\pm 11,2$), mientras que el de las hembras es de 18,2 mm ($\pm 8,5$). Los juveniles, sin embargo, suelen consumir presas menores que las descritas, con tamaños medios y recorridos dependientes del tamaño de los lagartos (ver también Mateo y López Jurado, 1997).

Además de poder consumir presas mayores a medida que crecen, los lagartos ocelados también parecen especializar su dieta con la edad. Mateo y López Jurado (1997) muestran cómo, en una población del centro de la Península Ibérica, la variación de la dieta con la edad del lagarto está claramente asociada a los cambios morfológicos que sufre su dentición. En esa población pudo comprobarse que a medida que los lagartos aumentan de tamaño, las presas ingeridas resultan progresivamente más duras (tendencia a la durofagia), a la vez que los dientes anteriores del maxilar son reemplazados por otros de mayor tamaño que pueden actuar como auténticos caninos perforadores (ver también Estes y Williams, 1983).

En las regiones más áridas del área de distribución (sureste y este de la Península Ibérica, coincidente en gran medida con la de la subespecie *Timon lepidus nevadensis*), los lagartos presentan además otras adaptaciones a la ingestión de presas duras, como la reducción del número de posiciones dentarias y la aparición de dientes claramente molariformes (Mateo, 1988). En los saurios la presencia de dientes molariformes ha sido asociada a las dietas ricas en elementos duros (Augé, 1988; Estes y Williams, 1983).

Por el contrario, en las poblaciones de Galicia y Asturias el mayor número posiciones dentarias y la casi total ausencia de dientes diferenciados de los adultos parecen asociados a una dieta más diversa y generalista que en el resto de la distribución de la especie (Mateo, 1988; Castroviejo y Mateo, 1998).

Técnicas de caza

Por lo general, se acepta de forma bastante amplia que los lagartos ocelados capturan sus presas sirviéndose preferentemente de una estrategia basada en su búsqueda activa (Valverde, 1967; Seva, 1982; Mateo, 1988; Castilla, 1989; Hernández *et al.*, 1991). Esta estrategia implica prolongados campeonos en busca de alimento y justifica la selección de invertebrados cuya vida se desarrolla predominantemente en el suelo (Mateo, 1988; Hernández *et al.*, 1991; véase también apartado sobre *Componente taxonómico de la dieta*). También parece ser esta la táctica seguida por los lagartos en la cosecha de frutos, en el consumo de carroña o en el de huevos y pollos de aves (Mateo, 1988; Hernández, 1990; Hernández *et al.*, 1991; Pleguezuelos *et al.*, 2000; Pleguezuelos y Feriche, 2003).

Por el contrario, los himenópteros, un tipo de presa relativamente importante y con un evidente componente estacional, son preferentemente acechados cerca de las flores en las que liban (Valverde, 1967). Otras presas difíciles de capturar de forma activa para un lagarto, como dípteros, imagos de lepidópteros, odonatos u ortópteros (todos muy voladores o grandes saltadores), o la mayor parte de los vertebrados, son también capturados por *Timon lepidus* de forma preferentemente pasiva. Por eso estas presas aparecen siempre de forma muy ocasional e irregular en su dieta (ver las referencias citadas en el apartado sobre *Componente taxonómico de la dieta*), o cerca de los lugares donde son abundantes (caso de los odonatos; ver Hernández *et al.*, 1991), o cuando su densidad se dispara (caso de los ortópteros; ver Seva, 1982, y apartado sobre *Componente taxonómico de la dieta*).

Características generales de la reproducción y fenología

Castilla (1989) resume esquemáticamente el calendario reproductor de los lagartos ocelados en el centro de la Península Ibérica, fijando el periodo de cortejo y apareamiento durante la primavera (abril, mayo y junio), el de gestación y puestas en la primera mitad del verano (segunda quincena de junio, julio y primera quincena de agosto), y el de nacimientos en el primer tercio del otoño (segunda mitad de septiembre y primera de octubre).

En general este esquema se repite en buena parte del área de distribución (véase Pérez Mellado, 1981; Mateo, 1988; Mateo y Castanet, 1994), aunque en algunas zonas se han detectado variaciones que merecen ser comentadas (ver Castilla y Mateo, 1987). Por ejemplo, en el sureste ibérico el periodo de puestas se adelanta al menos dos meses y su duración es mucho más prolongada, lo que viene propiciado por un clima más benigno y, sobre todo como veremos más tarde, por la posibilidad de realizar segundas puestas (Castilla y Bauwens, 1989; Mateo y Castanet, 1994). Por la misma razón los periodos de cortejos y apareamiento y el de eclosión son más prolongados en esta región.

En las poblaciones sometidas a climas más atlánticos, como las del litoral de Galicia, la sierra del Caurel (interior de Galicia; Castilla y Mateo, 1987; Mateo, 1988) o las de Asturias (Braña, 1984), la prolongación del periodo de hibernación hasta bien entrada la primavera determina un retraso considerable en las diferentes etapas del ciclo. Todo lo contrario parece ocurrir en el litoral mediterráneo y en buena parte del sur de la península Ibérica, donde todo el ciclo está desplazado hacia fechas más tempranas (Castilla y Mateo, 1987; Mateo, 1988).

Además de la variación regional en los patrones fenológicos de los lagartos ocelados, también se han detectado avances o retrasos de una temporada a otra en una misma población, dependiendo de las variaciones meteorológicas interanuales (datos inéditos).

El ciclo reproductor de los machos ha sido considerado de tipo mixto (postnupcial + prenupcial), según la terminología propuesta por Saint Girons (1963) (véase Castilla, 1989). En este tipo de ciclo gonadal el volumen testicular empieza a crecer antes de la hibernación (alrededor de septiembre), para alcanzar su máximo durante el periodo de cortejo y cópula (periodo de espermatogénesis). Después, este volumen comienza una disminución acelerada hasta

alcanzar un mínimo alrededor del mes de agosto (Castilla y Mateo, 1987, Mateo, 1988; Castilla, 1989; Castilla y Bauwens, 1989). El máximo testicular suele coincidir con un mínimo en las reservas de grasa acumuladas en los cuerpos grasos inguinales (Mateo, 1988; Castilla, 1989; Castilla y Bauwens, 1990). Esta drástica disminución de las reservas energéticas coincide en el tiempo con un significativo aumento del tamaño del área de campeo de los machos, que tiene como objetivo poder acceder al mayor número posible de hembras (Salvador *et al.*, 2004). El alejamiento de sus refugios habituales y el mayor tiempo de exposición a los depredadores se traduce durante este periodo de celo en una elevada mortalidad (Salvador *et al.*, 2004).

En el centro de la Península Ibérica las hembras comienzan a presentar óvulos en vitelogénesis a principios del mes de abril; el diámetro de estos óvulos va progresivamente aumentando a medida que avanza la primavera y las primeras semanas de verano (Mateo, 1988; Castilla, 1989; Castilla y Bauwens, 1990). En la segunda mitad de junio y en la primera de julio los huevos paran de crecer y pasan al oviducto donde serán finalmente fecundados y adquirirán su envuelta definitiva (Mateo, 1988; Castilla, 1989; Castilla y Bauwens, 1990).

En el sureste de la Península Ibérica las puestas pueden adelantarse hasta finales del mes de marzo, mientras que en el interior de Galicia se retrasan hasta finales de julio y principios de agosto (Mateo, 1988; Mateo y Castanet, 1994).

Las reservas energéticas acumuladas en los cuerpos grasos inguinales y en el hígado tienen un papel destacado durante la vitelogénesis: si al principio del proceso estos órganos presentan un volumen y un peso máximos, en el momento de la puesta sus reservas están en el punto más bajo, sea cual sea la población (Peters, 1962; Mateo, 1988; Castilla, 1989; Castilla y Bauwens, 1990).

Antes de poner, las hembras excavan una galería cuya longitud no excede los 23 cm (Castilla, 1989), y parecen guardar querencia por determinadas zonas a la hora de elegir el lugar (Bischoff *et al.*, 1984). Por el contrario, no muestran preferencia por un segmento diario para poner, y pueden llevarla a cabo incluso de noche (Castilla, 1989).

Los huevos de lagarto ocelado presentan una forma elipsoidal con volúmenes que, en el momento de la puesta se sitúa entre 1.200 y 2.800 mm³, una longitud que puede variar entre los 16 y los 27 mm, y una anchura de 10 a 14,5 mm (en el sureste ibérico los huevos resultan más alargados que en otras poblaciones; ver Mateo y Castanet, 1994). Presentan gran cantidad de material de reserva y una cáscara poco calcificada y apergaminada. El periodo de incubación se prolonga durante un periodo comprendido entre 70 y 95 días. En cada puesta la eclosión se produce más o menos sincrónica, aunque se han descrito casos de demoras de hasta 5 días entre el primero y último huevo (Castilla, 1989).

Edad

Hasta ahora la estima de edad en lagartos ocelados ha estado basada en el tamaño de los individuos (véase, por ejemplo, Mateo 1988), en la aplicación de técnicas esqueletocronológicas (véase Castanet, 1978), en el seguimiento de individuos concretos (Paulo, 1988; Vicente, 1989) o en la combinación de dos de los métodos anteriores (datos inéditos).

En la especie *Timon lepidus* la estima de la edad a partir del tamaño de los individuos se muestra relativamente fiable para las etapas no reproductoras, ya que las eclosiones en cada población suelen ser sincrónicas, siendo por ello posible diferenciar cohortes hasta que alcanzan la madurez sexual. En lagartos adultos, sin embargo, este método deja de tener fiabilidad (ver Castilla, 1989). Este tipo de estima ha sido utilizado, por ejemplo, para separar adultos y juveniles en trabajos de sistemática, de demografía o de comportamiento (véase Mateo 1988; Paulo, 1988; Castilla, 1989; Mateo y Castroviejo, 1990).

Las estimas esqueletocronológicas están basadas en la existencia de periodos de detención o de ralentización del crecimiento determinados por variaciones cíclicas del entorno, tales como los cambios estacionales de temperatura o de humedad (Castanet, 1978). Estas pausas del crecimiento se reflejan en determinadas estructuras esqueléticas en forma de líneas de detención del crecimiento (LDC). Si se llega a establecer la periodicidad de las LDC, entonces se pueden hacer estimas fiables de la edad sin las limitaciones descritas para el tamaño.

Han sido hasta ahora varias las ocasiones en las que se ha utilizado la esqueletocronología con lagartos ocelados (véase Castanet, 1978; Cheylan, 1984; Castilla y Castanet, 1986; Castilla, 1989; Mateo y Castanet, 1994). Todos los trabajos citados coinciden además en haber usado la tinción con hematoxilina de Ehrlich de cortes ultrafinos realizados en huesos largos previamente decalcificados, y en haber identificado a las LDC con los periodos de inactividad invernal. En la mayor parte de las poblaciones estudiadas se ha podido observar que la línea de nacimiento (LDC que rodea al hueso embrionario), viene inmediatamente seguida de la línea del primer invierno (Castilla, 1989; Mateo y Castanet, 1994), mostrando el escaso crecimiento existente entre la eclosión y la primera pausa. La excepción a este patrón se ha encontrado en algunos lagartos procedentes de poblaciones de baja altitud del sureste Ibérico, en los que se detecta una separación relativamente importante entre estas dos líneas (véase Mateo y Castanet, 1994). Este crecimiento entre el nacimiento y el primer invierno se observa únicamente en aquellos individuos nacidos de las primeras puestas del año, que en el caso del sureste ibérico son muy tempranas.

La separación entre LDC varía entre las diferentes etapas de la vida de los lagartos, de tal forma que durante el periodo juvenil ésta es mucho mayor que las que se producen tras la madurez sexual de los individuos. Esta diferencia muestra el descenso en la tasa de crecimiento que se produce tras la madurez (Castilla, 1989; Mateo y Castanet, 1994).

El seguimiento de individuos concretos es obviamente muy fiable pero requiere de un esfuerzo importante y mantenido. Algunos de estos seguimientos se han traducido en datos casi anecdóticos de longevidad, como los ofrecidos por Flower (1925) para lagartos ocelados cautivos. Otras veces este seguimiento permite aproximaciones bastante buenas a la tasa de crecimiento, a la edad de madurez o la tasa de mortalidad en una población determinada. Ese es el caso de los resultados expuestos en Paulo (1988) o los obtenidos en la población de la dehesa cercana a Monroy (Cáceres; datos inéditos).

En general, podría afirmarse que *Timon lepidus* es un lacértido medianamente longevo, para el que se han señalado edades superiores a 14 años en cautividad (Decaux, 1897) y hasta 11 en libertad (Cheylan, 1984; Castilla y Castanet, 1986). Por término medio, sin embargo, los lagartos ocelados raramente sobrepasan los 5 años, y siempre suelen ser machos los individuos de más edad. Por ejemplo, el seguimiento de la población de una dehesa de Monroy (Cáceres) entre los años 1994 y 1997 permitió comprobar que sólo 18 de los 389 individuos controlados presentaron una edad superior a 5 años (datos inéditos). Además, de esos 18 lagartos sólo 3 eran hembras, y ninguna de ellas superaba los 6 años. El individuo de mayor edad era un macho con una edad estimada en 127 meses (10 años y medio).

Se sabe además que las hembras del sur de Francia alcanzan edades máximas de al menos de 6 años (Cheylan, 1984), que las del centro de Península Ibérica llegan a los 10 años (Castilla, 1989), que en el sureste Ibérico sobrepasan los 7 años de vida (subespecie *T. lepidus nevadensis*; Mateo y Castanet, 1994) y que las pequeñas hembras del noroeste ibérico sobreviven hasta 65 meses (algo más de 5 años) (subespecie *Timon lepidus iberica*; Mateo y Castanet, 1994).

Crecimiento

En la especie *Timon lepidus* la tasa de crecimiento puede sufrir variaciones significativas dependiendo de la edad de los lagartos y de la disponibilidad de recursos (Castilla, 1989; Mateo, 1993; Mateo y Castanet, 1994; datos inéditos).

A lo largo de la vida de los lagartos ocelados el crecimiento se ralentiza progresivamente, aunque no existe constancia de que acabe deteniéndose (Cheylan, 1984; Castilla y Castanet, 1986; Castilla, 1989; Mateo y Castanet, 1994). En el caso de los adultos, se ha estimado que su tasa de crecimiento casi se reduce a la mitad del valor observado en los juveniles de primer año (Castilla, 1989).

El seguimiento pormenorizado durante tres años de la población de una dehesa cercana a Monroy (Cáceres) permite establecer que la tasa media de crecimiento de la longitud entre el hocico y la cloaca es, durante el primer año de vida de los lagartos, de 0,159 mm/día. Este valor se reduce hasta 0,120 mm/día en el segundo año de vida (sin diferencias significativas entre sexos). Durante el tercero ya se observan diferencias significativas entre sexos, siendo de 0,079 mm/día en los machos, y de 0,044 mm/día en las hembras (datos inéditos).

Mateo y Castanet (1994) no señalan diferencias significativas durante el periodo juvenil en las tasas de crecimiento de los lagartos procedentes de las poblaciones del sureste, centro y noroeste de la Península Ibérica. En el sur de Francia, como veremos en el apartado correspondiente a *Madurez Sexual*, sí se han llegado a observar tasas anuales de crecimiento considerablemente mayores a las observadas en otras poblaciones (0,274 mm/día, según Mateo, 1993). También se han señalado crecimientos de más de 0,200 mm/día en el litoral alicantino (Seva, 1982), aunque en este caso no se facilitaba el periodo del año durante el que tenía lugar esta tasa tan elevada, ni su duración.

Madurez sexual

El tamaño y la edad a la que los lagartos ocelados empiezan a reproducirse son dos factores demográficos de considerable importancia. El primero parece tener un componente genético importante (Mateo y Castanet, 1994), mientras que el segundo depende en buena medida de los recursos disponibles (Mateo, 1993; datos inéditos).

Por lo general, los lagartos ocelados europeos suelen alcanzar su madurez sexual después del tercer invierno de vida, cuando tienen una edad de unos 32 ó 33 meses y su tamaño es de unos 140-145 mm entre el hocico y la cloaca. Eso es al menos lo que ocurre mayoritariamente en todas las poblaciones estudiadas hasta ahora en el sur, en el sureste, en el centro, y en el norte de España, en la de la isla Berlenga (Portugal), o en algunas del sur de Francia (Cheylan, 1984; Castilla y Castanet, 1986; Castilla y Mateo, 1987; Mateo, 1988; Paulo, 1988, Castilla, 1989; Mateo y Castanet, 1994; datos inéditos). En esas mismas poblaciones se han descrito, sin embargo, algunos casos particulares de individuos que maduran con un tamaño menor (hasta 120 mm en el centro de la península Ibérica, ver Castilla, 1989), o con más edad (hasta 43 meses en hembras de Cáceres, datos inéditos).

En otras poblaciones del noroeste de la Península Ibérica y del sur de Francia, sin embargo, la mayor parte de los individuos alcanzan la madurez sexual con menos edad que la descrita (Mateo, 1993; Mateo y Castanet, 1994).

Ya se ha hecho referencia en el apartado de *Crecimiento* al hecho de que Mateo y Castanet (1994) no encontraran diferencias significativas en la tasa de crecimiento del primer año de vida de las poblaciones del sureste, centro y noroeste de la Península Ibérica. Según estos mismos autores, el menor tamaño de los adultos del noroeste se debería a que la madurez sexual se alcanza a tamaños menores, un hecho que parece estar genéticamente determinado.

Al tener una tasa de crecimiento similar y un tamaño mínimo de reproducción menor, los lagartos ocelados de la costa de Galicia empiezan a reproducirse un año antes que la mayoría de las poblaciones. En esa población la mayor parte de los individuos alcanzan su madurez cuando apenas han cumplido los 21 meses, y su longitud entre hocico y cloaca apenas sobrepasa 115 mm.

La disponibilidad de recursos también puede afectar a la tasa de crecimiento de los lagartos ocelados. Así parecen confirmarlo los resultados del seguimiento de una población francesa durante 1992 y 1993: los lagartos ocelados de la Crau (Bouches du Rhône, Francia) adquieren su madurez sexual con tamaños similares a los del centro de la península ibérica, pero un año antes que éstos, ya que la tasa media de crecimiento durante el primer año se sitúa en 0,274 mm/día, con valores extremos durante los meses de verano de hasta 0,526 mm/día (Mateo, 1993). Esta elevada tasa se justifica en la enorme disponibilidad de ortópteros existente en esa zona durante los meses de julio, agosto y septiembre (Chemseddine, 1982).

Estructura de poblaciones y mortalidad

Se ha podido comprobar en una población cercana a Monroy (Cáceres) que la razón de sexos entre lagartos ocelados que aún no se habían reproducido era prácticamente igual a la unidad (162 machos, frente a 169 hembras en abril de 1970; datos inéditos). Sin embargo, en la misma población el número de machos que sí habían alcanzado su madurez sexual casi duplicaba al de hembras (37 machos, por 21 hembras). Además, como ya se ha adelantado en el apartado de *Edad*, esta diferencia resultaba especialmente importante entre los lagartos de más edad (ninguna hembra sobrepasaba los 6 años de edad).

Un patrón parecido, aunque menos evidente, ha podido observarse en el seguimiento de la población de la Crau (Bouches du Rhône, Francia), en la que a partir de su madurez el número relativo de hembras se hace menor (Mateo, 1993). Una lectura atenta de los resultados obtenidos en los trabajos de estima esqueletocronológica de la edad, también puede llevarnos a conclusiones parecidas en otras poblaciones de lagartos ocelado, ya que en los resultados de estos trabajos también son siempre los machos los individuos más longevos (véase, Cheylan, 1984; Castilla y Castanet, 1986; Castilla, 1989; Mateo, 1993; Mateo y Castanet, 1994; datos inéditos acerca de las poblaciones del sureste y noroeste ibéricos).

Parece, por tanto, que las hembras presentan una tasa anual de mortalidad más elevada que los machos en cada población, a pesar de que en determinados periodos del año esta tendencia pueda invertirse (ver Salvador *et al.*, 2004). Esta mayor tasa anual de las hembras podría estar relacionada con el gran esfuerzo reproductor que realizan (ver apartado de *Inversión Parental*).

Además de las determinadas por el sexo, se han observado también diferencias importantes en las tasas de mortalidad dependiendo de otros factores, tales como la clase de edad, o la cobertura arbórea. Por ejemplo, en dehesas con arbustos como la de Monroy (Cáceres) la mortalidad resulta muy elevada durante el primer año de vida de los lagartos (alrededor del 75% de los individuos), reduciéndose considerablemente durante el segundo año (alrededor del 50%); entre los machos adultos la tasa interanual de mortalidad se acerca a 21%, mientras que en las hembras este valor sube hasta el 40% (datos inéditos). En los berrocales desarbolados de Trujillo la mortalidad detectada es mayor en todas y cada unas de las clases de edad y sexo: 83% durante el primer año, 59% durante el segundo, casi el 41% en los machos adultos y 45% en las hembras adultas (datos inéditos).

Inversión parental

En los lacértidos la inversión parental se reduce casi exclusivamente al esfuerzo de puesta de las hembras y a la construcción de una pequeña galería, donde las hembras entierran sus huevos. Ni siquiera se han descrito comportamientos de vigilancia del lugar de puesta, y obviamente tampoco existe cuidado de la prole después de la eclosión (véase Bischoff *et al.*, 1984; o Castilla, 1989).

En el sur, centro, y norte de la Península Ibérica, así como en el sur de Francia la inmensa mayoría de las hembras pone, como mucho, una sola vez al año (Castilla y Mateo, 1987; Castilla y Bauwens, 1989; Mateo y Castanet, 1994). En el sureste Ibérico (subespecie *Timon lepidus nevadensis*), sin embargo, son frecuentes las segundas puestas, que dependen en buena medida de la disponibilidad de recursos del lugar y de las lluvias caídas durante el año (Castilla y Bauwens, 1989; Mateo y Castanet, 1994). Cuando ocurren segundas puestas el número de huevos siempre resulta menor que en la primera (Mateo y Castanet, 1994).

Salvador *et al.* (2004) sugieren que no todas las hembras de una población se reproducen cada año, y que la probabilidad de hacerlo dependerá de las condiciones climáticas y meteorológicas del lugar.

El tamaño de la puesta dentro de una población depende en gran medida del tamaño de la hembra (a mayor tamaño de ésta, mayor número de huevos; véase Castilla y Mateo, 1987; Castilla y Bauwens, 1989; Mateo y Castanet, 1994). Las hembras más pequeñas (Longitud hocico-cloaca menor de 145 mm), y generalmente más jóvenes, hacen puestas pequeñas de entre 5 y 12 huevos, mientras que las de mayor tamaño (más de 175 mm de longitud hocico-cloaca) pueden poner incluso más de 20 huevos (Castilla y Mateo, 1987; Castilla y Bauwens, 1989; Mateo y Castanet, 1994).

El menor tamaño medio de las hembras del noroeste de la Península Ibérica (véase apartado de *Identificación*) determina por tanto que los valores medios del tamaño de las puestas en esta población se mantengan siempre muy por debajo del de otras poblaciones (Castilla y Mateo, 1987; Mateo y Castanet, 1994).

El tamaño de los huevos inmediatamente después de la puesta parece depender también del tamaño de la hembra, siendo mayores en las hembras de mayor tamaño (Mateo y Castanet, 1994). Debe aclararse, sin embargo, que la cáscara de estos huevos es muy permeable a los gases y a los líquidos, por lo que la puesta puede sufrir variaciones importantes de volumen y peso a lo largo del periodo de incubación.

En general el esfuerzo realizado en cada puesta por las hembras de *Timon lepidus* resulta muy elevado, comparado con el de otros lacértidos (Bauwens y Díaz Uriarte, 1997). Además, se han descrito diferencias regionales importantes en este esfuerzo (Castilla y Mateo, 1987; Castilla y Bauwens, 1989; Mateo y Castanet, 1994). Concretamente, en el centro y noroeste de la península Ibérica el peso relativo de la puesta (peso de la puesta / peso de la hembra después de la puesta x 100) se sitúa alrededor del 40%, mientras que en el sureste Ibérico este valor se sitúa por debajo del 30%. Esta menor inversión ha sido interpretada por Mateo y Castanet (1994) como parte de una estrategia para reducir riesgo en una población que vive en una zona de lluvias (y de disponibilidad de recursos) escasas y poco previsibles.

Estrategias reproductivas

Mateo y Castanet (1994) proponen la existencia de al menos tres estrategias fijadas genéticamente en las poblaciones de lagartos ocelados:

-La que se observa en la mayor parte de las poblaciones del centro, sur, suroeste y noreste de la península Ibérica y en el sur de Francia (coincidente con la subespecie nominal), con hembras adultas de gran tamaño (generalmente mayores de 140 mm de longitud entre el hocico y la cloaca), que suelen adquirir tarde su madurez (alrededor de 32 meses de edad), y que hacen una única puesta al año con un gran esfuerzo reproductor (peso relativo de los huevos alrededor del 40% del peso de la hembra sin huevos). Ver Castilla y Mateo (1987), Castilla y Bauwens (1989) y Mateo y Castanet (1994).

-La del este y sureste ibéricos (coincidente con la subespecie *Timon lepidus nevadensis*), que se caracterizan por tener hembras de gran tamaño (generalmente mayores de 140 mm de longitud entre el hocico y la cloaca), que realizan pequeños esfuerzos en cada puesta (peso relativo de los huevos menor al 30% del peso de la hembra sin huevos), con la posibilidad de hacer segundas puestas en años buenos.

-La del noroeste ibérico (coincidente con parte de la distribución de la subespecie *Timon lepidus iberica*), con hembras de pequeño tamaño (madurez a los 115 mm de longitud entre el hocico y la cloaca), que presentan por lo general una madurez temprana (21 meses), con una única puesta anual de pequeño tamaño, pero con un esfuerzo de puesta elevado (alrededor del 40% del peso de la hembra sin huevos).

Las particularidades encontradas en otras poblaciones, podrían ser consideradas variantes de alguna de las tres anteriores. Por ejemplo, en el caso de la población de la Crau (Mateo, 1993) estaríamos ante un caso similar al de la descrita para la subespecie nominal, pero en la que una mayor disponibilidad de recursos determinaría una madurez más temprana. El caso de la población de la sierra del Caurel podría considerarse una variante de la descrita para el litoral de Galicia, pero con la madurez sexual retrasada por las condiciones montaÑeras del hábitat (véase Castilla y Mateo, 1987).

Estrategias antidepredatorias

En *Timon lepidus* la estrategia más habitual para intentar librarse de los depredadores potenciales es la carrera hasta alcanzar un refugio seguro. La distancia a la que los lagartos inician esta huida varía dependiendo de la edad de los lagartos y de las características del hábitat.

En los juveniles la distancia de fuga es considerablemente menor que en los adultos, y va progresivamente aumentando hasta que los lagartos alcanzan aproximadamente los 100 mm de longitud entre el hocico y la cloaca –LHC- (datos inéditos). Así, en los lagartos ocelados de la población de la Crau (Bouches du Rhône, Francia) con LHC situada entre 50 y 75 mm, las distancias de fuga se sitúan entre los 5 y los 20 m; cuando el tamaño de los lagartos se acerca y supera los 100 mm entonces éstas distancias se sitúan entre 15 y 45 m (Mateo, 1993, y datos inéditos).

También se han observado diferencias importantes en estas distancias en lagartos procedentes de poblaciones muy cercanas pero sometidas a coberturas arbóreas muy diferentes: por ejemplo, si en los berrocales graníticos desprovistos de arbolado de los alrededores de Trujillo (Cáceres) la distancia media de fuga de los adultos se sitúa en torno a los 30 metros, en las dehesas de encinas con arbustos de Monroy esta distancia se reduce hasta los 18 metros (datos inéditos). Esta diferencia podría ser interpretada como una respuesta defensiva ante la mayor probabilidad de sufrir un ataque aéreo.

En condiciones de insularidad, donde la presión de depredación es muy baja, se ha descrito una significativa reducción de estas distancias de fuga. Concretamente, en la isla Berlenga (Leiria, Portugal) la distancia de huida de los adultos variaba entre los 10 y los 0,5 m (Paulo, 1988; Vicente, 1989). En la isla de las Palomas (Murcia) se obtuvieron resultados parecidos

(datos inéditos). Tal vez por esta razón, y por la introducción de perros en Berlenga y de ratas en las Palomas ambas poblaciones se consideran actualmente prácticamente extinguidas.

Los refugios utilizados por los lagartos ocelados suelen ser variados, y entre éstos se cuentan huras excavadas por ellos mismos o por otros animales, grietas en roquedos, pedregales, árboles (a los que suben con agilidad), matorral denso o incluso construcciones humanas (véase Pérez Mellado, 1998).

Suelen ser animales veloces, pero su resistencia no es prolongada, por lo que cuando el lagarto considera que no va a poder alcanzar alguno de sus refugios habituales puede revolverse contra su persecuidor con las fauces abiertas (ver Martín y López, 1996). La mordedura de los grandes machos puede llegar a ser muy dolorosa.

En caso de que el lagarto se sienta severamente amenazado puede soltar voluntariamente su cola mediante un mecanismo de autotomía en el que la fractura puede ocurrir a nivel de cualquiera de las vértebras postpigales (Arnold, 1984). Como en otros lacértidos, el trozo escindido queda a merced del depredador, retorciéndose mediante movimientos reflejos. Si la estrategia sale bien, el lagarto aprovechará para escapar, pero sufrirá en contrapartida serias desventajas como un serio desequilibrio locomotor, la pérdida de estatus social, o una merma significativa de sus reservas energéticas (Arnold, 1984). Castilla (1989) afirma también que los lagartos que están regenerando su cola presentan una tasa de crecimiento de la longitud entre el hocico y la cloaca más baja.

Finalmente, Mateo (1988) ofrece un buen ejemplo de la importancia que puede llegar a tener para un lagarto el acúmulo caudal de grasa: el autor describe cómo un individuo de tamaño medio, que había perdido su cola durante el ataque de depredador, volvió una vez pasado el peligro para devorar su propia cola.

Depredadores

Por su considerable tamaño, por la diversidad de hábitats en el que puede encontrarse y por su amplia área de distribución, el lagarto ocelado forma parte de la dieta de la mayor parte de los depredadores ibéricos de mediano y gran tamaño, especialmente si presentan un rango de actividad preferentemente diurno (ver Valverde, 1967; Bischoff *et al.*, 1984; Pérez Mellado, 1998). Es tal su importancia como presa alternativa que, por ejemplo, la llegada de enfermedades como la mixomatosis o la hemorragia vírica que han diezmando las poblaciones de conejos parece haber afectado indirectamente a los lagartos ocelados (Valverde, 1967; Román *et al.*, 1998). En algunas zonas, como el Parque Nacional de Doñana o algunas áreas de Sierra Morena el evidente descenso en la densidad de los lagartos ocelados parece responder precisamente a esta causa (Román *et al.*, 1998).

El lagarto ocelado es una presa habitual en la dieta de los carnívoros, rapaces y ofidios ibéricos, y de ello da cuenta la larga lista de referencias que han aparecido al respecto en las cuatro últimas décadas (ver revisiones de Bischoff *et al.*, 1984; y Pérez Mellado, 1998). El caso de las aves como depredadores de lagartos ocelados está especialmente bien documentado, y la recopilación y análisis ofrecidos en el trabajo de Martín y López (1996) dan buena idea de ello. Según estos autores los principales depredadores de lagartos ocelados serían algunas especies de rapaces diurnas que lo consumen selectivamente como alternativa a una dieta en la que generalmente predominan las aves y los mamíferos. El aguililla calzada (*Hieraaetus pennatus*), para la que el lagarto constituye el 20% de las presas que consume, el águila-azor perdicera (*Hieraaetus fasciatus*), para la que supone más del 14% de las presas capturadas, o para el azor común (*Accipiter gentilis*), que sobrepasa el 12%, serían según Martín y López (1996) sus mayores depredadores.

Se encontraron 73 lagartos ocelados de un total de 1.105 presas en un estudio sobre la dieta del aguililla calzada (*Hieraaetus pennatus*) realizado en la provincia de Ávila (García Dios, 2006).²

Otras rapaces y carnívoros incluyen en su dieta un elevado porcentaje de lagartos ocelados, aunque en estos casos parece que su importancia como presa depende únicamente de su abundancia. Entre las especies que ajustan a este supuesto se encuentran, por ejemplo, los meloncillos (*Herpestes ichneumon*), las águilas reales (*Aquila chrysaetos*) Milanos reales (*Milvus migrans*) o busardos ratoneros (*Buteo buteo*) (Valverde, 1967; Palomares y Delibes, 1991; Martín y López, 1996).

Dos casos que merecen una atención especial son los del águila culebrera (*Cyrcaetus gallicus*) y la del cernícalo común (*Falco tinnunculus*). La especialización herpetófaga de la primera (véase Gil y Pleguezuelos, 2001), y la abundancia de la segunda, un pequeño falconiforme que habitualmente consume jóvenes lagartos ocelados (Cejudo *et al.*, 1999), hacen que ambas puedan llegar a tener una gran importancia en la estabilidad demográfica de las poblaciones de lagartos ocelados.

Para varias especies de ofidios, como *Malpolon monspessulanus* o *Coronella girondica*, los lagartos ocelados constituyen una de las bases de su dieta (véase Valverde, 1967; Galán, 1988; Blázquez, 1993). Sin embargo, el bajo metabolismo de estas especies y las escasas ocasiones en las que se alimentan cada año hacen que su importancia como depredador sea relativamente reducida, especialmente si se comparan con las rapaces diurnas.

Conviene, finalmente, referirnos a la importancia relativa que puede llegar a tener el canibalismo en algunas poblaciones de lagartos: durante los meses de abril de 1992 y 1993, la elevada presencia de restos de jóvenes individuos en heces de lagartos ocelados adultos sugiere que la depredación intraespecífica podía aportar algo más del 5% de la biomasa consumida por éstos durante los primeros días de la primavera (datos inéditos).

Parásitos

Según Roca y Carbonell (1993) las comunidades parásitas de *Timon lepidus* se presumen pobres y poco diversas y, por lo general, se consideran en equilibrio en lagartos que no presenten problemas de inmunodeficiencia. Hasta la fecha tampoco se ha observado en lagartos sanos ninguna patogenicidad causada por parásitos (V. Roca, com. pers.).

En el exiguo listado de parásitos de *Timon lepidus* se han incluido protozoos, trematodos, cestodos, nematodos y algunos artrópodos:

-Protozoos: Álvarez Calvo (1975) cita al protozoo *Lankesterella millani* en individuos adultos de las estribaciones de Sierra Nevada, sin que se describiera su vector de infección ni su patología.

En una población de Campo Azávaro (Segovia-Avila), se han encontrado hemogregarinas en el 71,7% de los adultos. La prevalencia de parásitos se correlacionó positivamente con el tamaño de los adultos (Amo *et al.*, 2005).¹

-Trematodos: Roca y Navarro (1983) y Roca y Lluch (1988) señalan la presencia del trematodo *Plagiorchis molini* en algunos individuos de la especie, aunque Carbonell y Roca (1999) indican que muy probablemente el poder patógeno de estos helmintos en este y otros lacértidos sea escaso o nulo.

-Cestodos: Carbonell y Roca (1999) consideran a *Lacerta lepida* un hospedador intermediario de larvas de cestodos ciclofilídeos del género *Mesocestoides*, un género de tenias parásitas de

carnívoros y rapaces; también se han detectado individuos adultos tenias del género *Nematotaenia* en lagartos ocelados del noroeste de la Península Ibérica (datos inéditos).

-Nematodos: Se han detectado algunos nematodos oxyúridos de los géneros *Parapharyngodon* y *Spauligodon* en el ciego intestinal de lagartos ocelados (Roca y Lluch, 1988; y V. Roca, com.pers.); se trata en ambos casos de helmintos característicos de líneas evolutivas de reptiles carnívoros e insectívoros cuyo poder patógeno es bajo o nulo. Roca *et al.* (1986) también detectan larvas enquistadas de Acuáridos del género *Acuaria* en el mesenterio interior de la cavidad corporal de lagartos ocelados procedentes de Valencia. Los niveles de parasitación de cualquiera de estos nematodos siempre se mantienen bajos en animales sanos (Roca y Lluch, 1988; Busack y Visnaw, 1989), aunque se han observado grandes concentraciones intestinales de oxyúridos en lagartos ocelados con graves infecciones bacterianas.

-Artrópodos: Los ácaros del género *Ophionysus* pueden provocar serios problemas de anemia en este y otros lacértidos, especialmente cuando están en cautividad (Carbonell y Roca, 1999). Además estos ácaros pueden actuar como vector transmisor de algunos protozoos hemogregarínidos. Ocasionalmente los lagartos ocelados pueden presentar garrapatas.

Otras contribuciones: 1: Alfredo Salvador. 11-01-2006; 2: Alfredo Salvador. 5-12-2006

Patrones de actividad

Como todos los lacértidos, los lagartos ocelados presentan un patrón de actividad predominantemente diurno (véase por ejemplo, Pérez Mellado, 1998). En esta especie se ha podido comprobar además que la luz resulta ser el principal factor desencadenante de la actividad diaria incluso, como ya hemos adelantado, cuando las temperaturas son cercanas a los 10°C.

En un experimento realizado a temperatura constante, Gómez *et al.* (1987) pudieron comprobar cómo la actividad locomotora en esta especie tiene lugar preferentemente durante los periodos iluminados. Estos resultados pueden, sin embargo, variar con la temperatura, de tal manera que si a 24°C el 98% de la actividad registrada ocurre durante el periodo de luz, a 32°C este porcentaje se reduce hasta el 85%.

La importancia de la luz como factor iniciador de la actividad diaria se pone de manifiesto con la inversión experimental del ciclo de luz (*jet lag*). Cuando esta tiene lugar, los lagartos ocelados tardan sólo 24 horas en acoplarse por completo al nuevo ciclo de luz-oscuridad (Gómez *et al.*, 1987).

Pero aunque resulten ser animales predominantemente diurnos, también pueden presentar, como hemos visto, cierta actividad nocturna, especialmente cuando las temperaturas son elevadas. De acuerdo con esta observación, Franco y Mellado (1980) describen lagartos ocelados fuera de su refugio y en movimiento durante las noches de verano, en el suroeste de la Península Ibérica. Hodar *et al.* (1996) también sugieren cierta actividad nocturna en lagartos ocelados granadinos al comprobar la presencia de coleópteros exclusivamente nocturnos entre sus presas.

Los resultados de Gómez *et al.* (1985) también mostraban que a temperatura constante la actividad diaria tendía a concentrarse en dos picos, separados aproximadamente por seis horas, especialmente cuando las temperaturas seleccionadas eran elevadas. Bischoff *et al.* (1984) y Busack y Visnaw (1989) señalan ritmos ultradianos similares durante el verano en poblaciones del sur de Francia (Vauvenargues, Bouches du Rhône) y del sur de la Península Ibérica (provincia de Cádiz).

No siempre, sin embargo, la actividad de los lagartos ocelados se ajusta a patrones bimodales claros. Por ejemplo, Pérez Mellado (1981 y 1982), Álvarez *et al.* (1983), Braña (1984) o Galán (2003) señalan un patrón unimodal más o menos continuado durante las horas centrales del

día. Estos resultados aparentemente contradictorios probablemente se expliquen por diferencias geográficas y estacionales, en las que intervienen factores tales como la temperatura, el sexo de los lagartos, su edad, la disponibilidad de recursos o el celo.

También se han descrito diferencias substanciales en el periodo de actividad anual de los lagartos (ver por ejemplo, Pérez Mellado, 1998). Por un lado, lo imprevisible del clima mediterráneo y el carácter ectotermo de los lagartos justifican que se hayan detectado diferencias importantes entre años en una misma población (datos inéditos); por otro lado, la enorme extensión del área de distribución de esta especie determina que los lagartos puedan estar sujetos a diferencias climáticas importantes y a periodos de actividad de duración muy diversa (ver Pérez Mellado, 1998; ver apartado sobre *Distribución*).

También es preciso aclarar que bajo el término *actividad* pueden incluirse conceptos dispares. Por ejemplo, en el sur de Francia o Sierra Morena pueden verse lagartos ocelados soleándose en pleno mes de enero, lo que podría ser interpretado como actividad; sin embargo nunca encontraremos sus heces antes del mes de marzo, lo que también podría interpretarse como todo lo contrario (datos inéditos).

Lo normal es que los lagartos del centro de España estén activos entre marzo y octubre (ver Pérez Mellado, 1982; y Castilla, 1989), pero este periodo puede prolongarse o acortarse dependiendo de las condiciones climáticas que imperan en cada punto de su distribución (véase Busack y Visnaw, 1989, y Pérez Mellado, 1998).

Algunos autores como Valverde (1967) o Seva (1982) afirman que en el litoral del sureste ibérico los lagartos ocelados no hibernan. Mateo y Castanet (1994) describen, sin embargo, líneas invernales de detención del crecimiento en huesos de todos los lagartos de esa procedencia, lo que indica periodos con escasa o nula ingestión de alimentos, y sugiere inactividad. Es posible que la "*actividad*" invernal de los lagartos del sureste esté limitada, como sugieren Saint Girons y Saint Girons (1956) para otros lacértidos, a sesiones de termorregulación asociadas a la maduración temprana de gónadas, sin que exista nutrición. Así quedarían explicados ambos puntos de vista y se justificaría de paso el comienzo extratemprano del periodo de celo y reproducción que Castilla y Bauwens (1989) y Mateo y Castanet (1994) señalan para los lagartos de esta región (ver también apartado de *Reproducción*).

Al contrario de lo que ocurre en el sureste, los lagartos de algunas poblaciones de altitud o del norte de la Península Ibérica presentan una diapausa invernal que puede prolongarse hasta 6 meses por año (Salvador *et al.*, 2004; J.M. Pleguezuelos, com pers., y datos inéditos). En estas poblaciones todo el ciclo se retrasa, incluyendo celo, puestas y eclosiones, y en algunos casos determina que la reproducción no tenga lugar todos los años (Castilla y Mateo, 1987; Mateo y Castanet, 1994; Salvador *et al.*, 2004). Mateo (1988) llega a sugerir por eso que la reducción excesiva del periodo anual de actividad podría ser uno de los factores que determinan con más fuerza el límite del área de distribución de la especie (véase también Saint Girons y Saint Girons, 1956).

La acumulación de observaciones en una época del año suele interpretarse como un indicador de actividad estacional (ver Bischoff *et al.*, 1984; Mateo, 1988; Castilla, 1989, Pérez Mellado, 1998). En las poblaciones en las que se ha llevado a cabo este tipo de estima siempre se repite que el mayor número de observaciones coincide con el periodo de cópulas, mientras que en el verano los avistamientos resultan escasos (ver Bischoff *et al.*, 1984; Mateo, 1988; Castilla, 1989). Este patrón sufre sin embargo variaciones más o menos importantes dependiendo de la región estudiada, que siempre se ajustan de manera congruente con el adelanto o retraso de la actividad reproductora (Castilla y Mateo, 1987; Mateo, 1988; Mateo y Castanet, 1994; véase también capítulo sobre *Reproducción*). De esta manera, si en el litoral de Almería el mayor número de observaciones tiene lugar durante el mes abril (Mateo, 1988, y datos inéditos), en Andalucía occidental el pico tiene lugar durante el mes de mayo (Mateo, 1988), en el sur de Portugal, en el centro de la Península y en Provenza suele retrasarse hasta la primera o segunda quincena de junio (Crespo, 1973; Bischoff *et al.*, 1984; Mateo, 1988; Castilla, 1989; y

datos inéditos), mientras que en el litoral y las montañas de Galicia el mayor número de observaciones suele producirse a final de junio y principios de julio (Mateo, 1988, y datos inéditos).

La disminución del número de observaciones durante el verano puede explicarse, como ya adelantamos, por la finalización del periodo de celo, que hace innecesarios los grandes desplazamientos, los galanteos y la defensa de los territorios, y por las elevadas temperaturas, que hacen inútiles los periodos prolongados de termorregulación. A pesar de la aparente falta de actividad, el verano suele ser un periodo en el que los lagartos no paran de alimentarse (las heces son numerosas durante estos meses) y en el que se dan elevadas tasas de crecimiento (véase apartado correspondiente). Parece evidente por todo ello que los lagartos ocelados no presentan periodo de estivación, ni siquiera en áreas tan calurosas en verano como el valle del Guadalquivir o el sur de Extremadura (datos inéditos).

La actividad de los lagartos ocelados durante el periodo otoñal suele ser bastante variable e irregular. En ocasiones se ha detectado un aumento del número de avistamiento tras el verano, otras veces ocurre lo contrario (ver por ejemplo Mateo, 1988, y Castilla, 1989). Durante ese periodo suele detectarse más movimiento entre los machos (ver por ejemplo, Castilla, 1989), que en esos momentos comienzan a recuperar su actividad espermatogénica (véase apartado sobre *Reproducción*).

Termorregulación

Según Busack y Visnaw (1989), en el sur de la Península Ibérica los lagartos ocelados se mantienen activos cuando sus temperaturas corporales se encuentran entre los 21,2 y los 34,5°C. Por debajo de ese margen muchas de sus funciones vitales, como la maduración de gametos o la digestión, se ralentizan o incluso se detienen (ver Saint Girons y Saint Girons, 1956); por encima, el *shock* térmico puede acabar rápidamente con su vida (se ha registrado la muerte de un adulto de esta especie cuando su temperatura corporal no había superado los 41,5°C; datos inéditos).

Como animales ectotermos que son, su actividad viene determinada por la temperatura ambiental. Sin embargo, su habilidad para controlar su temperatura interna mediante el comportamiento y la exposición a los rayos solares permite a esta especie mantenerse activa aún cuando la temperatura ambiental esté lejos de los valores extremos de temperatura corporal: por ejemplo, Busack y Visnaw (1989) afirman que en el sur de la Península Ibérica se han encontrado lagartos activos cuando la temperatura del aire era tan sólo de 15,6°C o, por el contrario, cuando superaba los 42°C.

Según Bischoff *et al.* (1984) y Paulo (1988), *Lacerta lepida* es una especie preferentemente heliotérmica, en la que el comportamiento específico de exposición directa a los rayos solares tiene una importancia fundamental para llegar a alcanzar una temperatura corporal óptima.

Con la salida de los primeros rayos de sol, el abandono del refugio para comenzar la termorregulación puede ocurrir incluso a temperaturas cercanas a los 10°C (Bischoff *et al.*, 1984). Según los resultados de un experimento expuesto por estos autores, los jóvenes lagartos ocelados prolongarán su exposición a los rayos solares hasta que alcanzan una temperatura de 34°C; a partir de ese momento dejan los baños de sol para iniciar otras actividades (nótese la proximidad entre esta temperatura óptima y la temperatura máxima corporal apuntada por Busack y Visnaw, 1989).

Paulo (1988) describe el comportamiento termorregulador de los lagartos ocelados, en el que diferencia dos fases: la destinada a conseguir un calentamiento rápido del cuerpo hasta alcanzar la temperatura óptima, y otra, con varias pautas bien diferenciadas, que tiene por objeto el mantenimiento del calor corporal. Dentro del primer grupo describe una serie de pautas que tienen en común el ejecutarse sin movimiento (*Quieto*, según la terminología

utilizada por Paulo, 1988). De entre todas ellas destaca la importancia de la posición *Quieto-Adherido* (cola, cuerpo, extremidades y cabeza pegados al suelo; cuerpo relajado y expandido hacia los laterales para aumentar la superficie de exposición y, en ocasiones, párpados cerrados), con la que generalmente da comienzo el proceso de calentamiento tras el abandono del refugio. Esta pauta también puede ser adoptada al atardecer (teniendo entonces un doble valor heliotérmico y tigmotérmico por el traspaso de calor desde el sustrato), o durante todo el día en los periodos más fríos. A medida que el animal va entrando en calor su posición va cambiando, adoptando entonces otras menos relajadas y dirigidas a otros menesteres (la secuencia "*Quieto-Adherido - Quieto-Apoyado - Quieto-Bajo - Quieto-Medio - Andar - Correr*" sería, según Paulo, 1988, muy común entre lagartos que pasan del calentamiento a la búsqueda de alimento).

Las posiciones de mantenimiento tienen por objeto ralentizar las pérdidas de calor cuando el animal ha alcanzado una franja de temperatura óptima, o por el contrario, evitar un sobrecalentamiento cuando la temperatura del medio está por encima de esa franja. Paulo (1988) interpreta que la pauta que denomina *Encogido* tiene precisamente como objeto disminuir la superficie de pérdida de calor, y suele venir acompañada de otras tales como *Quieto-Oblicuo* o *Quieto-Medio*. Cuando el calor se considera excesivo los lagartos pueden llevar a cabo ocasionalmente el movimiento que Paulo (1988) denomina de *Vaivén* (idas y venidas del sol a la sombra), o en la mayoría de los casos se retiran a alguno de sus profundos refugios, en esos casos siempre más fresco que el aire. Por lo general esta última estrategia suele tomarse en las horas centrales de los días de más calor, dando lugar al patrón bimodal de actividad estival descrito por Bischoff *et al.* (1984) o Busack & Visnaw (1989).

Paulo (1988) afirma que en los lagartos ocelados las pautas *Levantar Extremidades* o *Abrir Boca* carecen del carácter termorregulador que tienen en otros lagartos.

Dominio vital

El tamaño del dominio vital ha sido examinado en un robledal de la Sierra de Guadarrama mediante la localización de individuos equipados con radiotransmisores (Salvador *et al.*, 2004). Se estimó el tamaño de los dominios vitales según el 50, 75 y 100% de los puntos de localización, calculándose que el número mínimo de puntos para estimar el tamaño de las áreas según el 50, 75 y 100 % de las localizaciones era de 11,3, 24,3 y 41,3 puntos respectivamente.

El tamaño del dominio vital (100% de los puntos) de cuatro hembras cuya longitud de cabeza y cuerpo varió entre 145 y 157 mm era de 2.800 - 5.844 m² (media, 3.750 m²). El tamaño del dominio vital (100% de los puntos) de ocho machos cuya longitud de cabeza y cuerpo varió entre 122 y 175 mm era de 1.424 - 22.106 m² (media, 11.087 m²). El peso de los individuos se correlacionó significativamente con los tres tipos de estimaciones del tamaño del dominio vital, pero el efecto del sexo (mayores áreas en machos) sólo fue significativo para las estimaciones basadas en el 75 y 100% de los puntos. La falta de diferencias entre machos y hembras en el tamaño del dominio vital basado en el 50% de las localizaciones parece indicar que esta área núcleo está relacionada con los requerimientos energéticos. De hecho, el área basada en el 50% de los puntos representaba sólo el 12,6% del área total basada en el 100% de los puntos. Las áreas mayores de los machos parecen estar relacionadas con maximizar el acceso a un mayor número de hembras.

Comportamiento

Las primeras observaciones sobre el comportamiento de lagartos ocelados fueron realizadas en cautividad, y por lo general se centraban en la descripción de la conducta agonística o reproductora de estos saurios (Noble y Bradley, 1933; Weber, 1957). Esas observaciones

serían años más tarde utilizadas por Carpenter y Ferguson (1977) para elaborar un primer esbozo del repertorio etológico de la especie, que sólo comprendía 14 pautas diferenciadas.

Sería en la segunda mitad de los ochenta cuando se dieran a conocer los primeros estudios concienzudos sobre el comportamiento de *Timon lepidus* (Vicente, 1987; Paulo, 1988). El repertorio propuesto por Paulo (1988) estaba formado por 90 pautas y movimientos elementales, a los que el autor reunió en dos grandes grupos de comportamiento: los de carácter social (agonísticos y reproductivos), y los de carácter no social (de termorregulación, de defensa ante depredadores, y de obtención del alimento). El autor añadía un tercer grupo de enlace, en el que reúne las pautas de locomoción, que podrán ser consideradas sociales o no sociales dependiendo del contexto.

En realidad, y como el mismo autor reconoce, son pocos los movimientos y pautas que pueden ser incluidos en uno solo de estos grupos o subgrupos pero, en general, esta clasificación resulta útil para ofrecer una aproximación al comportamiento de esta especie, y a ella vamos a ajustarnos en lo sucesivo. Dejaremos a un lado, sin embargo, la descripción del comportamiento asociado a funciones no sociales, por haber sido tratado de manera más o menos extensa con anterioridad (el de termorregulación acaba de ser presentado en los apartados que preceden a este, el de defensa ante depredadores quedó desarrollado en el apartado dedicado a las *Relaciones con otras Especies*, y el de obtención de alimento quedó expuesto en el apartado de *Alimentación*).

En esta especie el componente social del comportamiento ha sido especialmente estudiado durante el periodo reproductor (desde el comienzo del celo hasta la puesta), ya que es entonces cuando las pautas son más variadas y espectaculares.

El componente agonístico del comportamiento social ha sido bastante bien descrito para los machos en celo de varias poblaciones (Weber, 1957, Bischoff *et al.*, 1984; Paulo, 1988; Vicente, 1989; Galán, 2003). Por el contrario, los estudios del comportamiento realizados con esta especie suelen dar poca importancia a las interacciones agresivas entre hembras, entre machos fuera de la época de celo, o entre cualquier lagarto fuera del periodo reproductor. Esta supuesta falta de interés se debe a la ausencia de pautas espectaculares de amenaza, lucha, o persecuciones prolongadas en estos grupos.

El comportamiento agresivo de los machos durante el periodo reproductor está directamente asociado a los cambios hormonales y de actividad gonadal que sufren. Ya hemos descrito en el apartado de *Reproducción* cómo los testículos presentan un aumento progresivo de volumen que tiene su máximo durante el periodo de cópulas (véase también, Castilla, 1989; y Castilla y Bauwens, 1992). El aumento de la actividad espermatogénica también puede detectarse en el aumento del grosor epitelial del epidídimo e incluso del aumento de tamaño de los riñones (Castilla, 1989).

Los evidentes cambios hormonales se revelan por un aumento de la vistosidad de sus colores (Weber, 1957; Paulo, 1988; Castilla, 1989), por el aumento de las secreciones de sus poros femorales (no hay estudios acerca de las marcas químicas hechas con estas glándulas, aunque éstas deben tener una importancia fundamental en el establecimiento de territorios; ver por ejemplo, Blasco, 1980), por el aumento de las distancias recorridas cada día (Salvador *et al.*, 2004, datos inéditos), por las pérdidas de peso (datos inéditos), y por el aumento de las agresiones que dan lugar a grandes heridas en la cabeza y el cuello, y las frecuentes pérdida de cola (Bischoff *et al.*, 1984; Paulo, 1988).

Weber (1957) sugiere a partir de sus observaciones en terrarios que la agresión únicamente tiene lugar entre machos de tamaños similares, ya que la aproximación con amenaza de un gran macho hacia otro de menor tamaño siempre se resuelve con la sumisión disuasiva de éste (véase también Vicente, 1987). Las pautas de disuasión incluyen movimientos más o menos intensos de la cola, cabeceo, giros de las extremidades posteriores o una posición del cuerpo perpendicular al del agresor, pegado al suelo y cerrando los párpados (Weber, 1957; Paulo,

1988). Las pautas descritas coinciden en parte con las que realizan las hembras para rechazar a un macho (Paulo, 1988).

Cuando ninguno de los machos adopta una postura de sumisión, de la posición quietos cara a cara se pasa al de movimientos verticales de la cabeza, y de ahí directamente al mordisco entre bocas (uno muerde la mandíbula inferior, mientras que el otro hace lo propio con la superior; véase Vicente, 1987). Generalmente el combate puede terminar con la huida apresurada de uno de los dos contrincantes; sin embargo, en otros casos más graves, los mordiscos se desplazan de la cabeza al cuello, a los flancos o a la cola, pudiendo provocar serios desgarros, pérdidas de cola, roturas de dientes y otros percances más o menos serios (Vicente, 1987; Paulo, 1988).

En poblaciones insulares se han descrito patrones muy especiales de comportamiento social, en los que las agresiones son raras (Vicente, 1987; Paulo, 1988; Galán, 2003). Vicente (1987, 1989) y Paulo concluyen que en la población de la isla Berlenga (Leiria, Portugal) sólo los machos más grandes se permiten defender territorios, e incluso en esos casos se tolera la presencia de otros machos más pequeños con los que se establece una jerarquía de dominancia. La menor agresividad de los lagartos de Berlenga parece incluso relacionada con una menor musculación de los maseteros (ver Vicente *et al.*, 1987). Según estos autores, la escasa combatividad de estos lagartos se explica por la elevada densidad y la imposibilidad de ocupación de nuevos territorios; de cualquier otra forma, la defensa del territorio y las peleas se harían prácticamente insostenibles por el desgaste continuado que suponen. La permisividad entre machos llegó a sugerir incluso la posibilidad de que, al revés de lo que ocurre en el continente, en la población de Berlenga las hembras fueran territoriales (Vicente y Paulo, 1989).

Durante el verano y el otoño la agresividad de los machos continentales disminuye a la vez que baja el volumen de los testículos: Weber (1957) describe entonces grupos de machos entre los que no existe un comportamiento agresivo como el descrito antes. Este hecho viene acompañado por un considerable recorte de las distancias recorridas en los desplazamientos, por la pérdida de brillo de los colores del animal y por una disminución considerable de las secreciones producidas por los poros femorales (Paulo, 1988; Castilla, 1989; datos inéditos).

El comportamiento reproductor de *Timon lepidus* es muy parecido, aunque algo más ritualizado, al de otras especies de lacértidos de menor tamaño (Carpenter y Ferguson, 1977; Paulo, 1988). Por razones obvias, este tipo de interacciones queda restringido al periodo primaveral. Como ya hemos adelantado, durante esa estación los machos cambian considerablemente su comportamiento, y se afanan en la búsqueda de hembras receptivas con las que copular; las hembras mientras tanto dedican buena parte del tiempo a aumentar sus reservas energéticas para más tarde poder hacer frente al fortísimo desgaste que supone la puesta.

Según Paulo (1988) el galanteo empieza siempre con una aproximación del macho a la hembra, y continúa con una serie de pautas que pueden variar entre individuos (Castilla, 1989, describe la exhibición de las manchas azules de los flancos como parte del acercamiento). Si la hembra no está receptiva puede huir o mostrar rechazo mediante pautas tales como cabeceos, movimientos de cola, rotación de las extremidades posteriores o incluso amenazas con la boca y mordiscos (Paulo, 1988).

Por el contrario, si está receptiva quedará quieta, o incluso defecará para facilitar la cópula (Castilla, 1989). En ese caso el macho dirigirá su hocico hacia la base de la cloaca y proyectará repetidamente su lengua, mordiendo suavemente su cola (Weber, 1957; Vicente, 1987, describe mordiscos más violentos en la cola); después el macho, perpendicular a la hembra, sitúa su cabeza sobre el dorso de ésta; súbitamente dirigirá su boca hacia una de las extremidades posteriores de la hembra hasta morderla; luego soltará la pata para morder el flanco, y se encorvará hasta aplicar su cloaca a la de la hembra. Sólo entonces introducirá uno de sus hemipenes (Weber, 1957; Bischoff *et al.*, 1984; Vicente, 1987; Paulo, 1988).

La cópula dura entre cinco y quince minutos y suele tener lugar en una zona despejada y sin vegetación (Weber, 1957; Castilla, 1989). Sólo después de sacar su hemipene, el macho dejará de morder el flanco de la hembra (en ocasiones la hembra puede desplazarse, llevando consigo al macho enroscado).

Todo el proceso puede venir acompañado por otros movimientos y pautas no ritualizados que hacen de cada cópula un acto único e irrepetible (Paulo, 1988).

Cada hembra puede copular varias veces y con machos diferentes en la misma temporada, quedando entonces señaladas con numerosas marcas en el vientre (Paulo, 1988; datos inéditos). Los machos, a su vez, pueden hacer otro tanto.

Galán (2000 y 2003) describe para la población de la isla de Faro (Archipiélago de Cíes, Galicia) un comportamiento próximo a la formación de harenes, en los que un macho de gran tamaño y hasta cuatro hembras adultas podían permanecer juntos y en contacto físico sin mostrar comportamiento agresivo. En un caso pudo verse un comportamiento complementario, en el que la única hembra adulta estaba acompañada por tres machos. Galán (2000) sugiere que este comportamiento resulta de la relajación o ausencia de territorialidad, lo que supondría una solución diferente a la descrita en Berlenga (véase Vicente y Paulo, 1989), para resolver el problema de compaginar densidades elevadas e insularidad.

Bibliografía

Allen, A. (1977). Changes in population density of the eyed lizard, *Lacerta lepida*, at three localities in Portugal between 1969 and 1975. *British Journal of Herpetology*, 5: 661-662.

Álvarez Calvo, J. A. (1975). Nuevas especies de Hemicoccididos en lacértidos españoles. *Cuadernos de Ciencias Biológicas*, 2-4: 207-222.

Álvarez, F., Braza, F., Azcárate, T., Aguilera, E., Martín, R. (1983). Circadian activity rhythms in a vertebrate community of Doñana National Park. Pp. 379-397. En: Castroviejo, J. (Ed.). *Actas del XV Congreso Internacional de Fauna Cinegética y Silvestre*, Trujillo.

Amat, F., Roig, J. M. (2003). Distribució dels amfibis i rèptils del principat d'Andorra. *Bull. Soc. Cat. Herp.*, 16: 42-72.

Amo, L., Fargallo, J. A., Martínez-Padilla, J., Millán, J., López, P., Martín, J. (2005). Prevalence and intensity of blood and intestinal parasites in a field population of a mediterranean lizard, *Lacerta lepida*. *Parasitology Research*, 96 (6): 413-417.

Amo, L., López, P., Martín, J. (2007). Natural oak forest vs. ancient pine plantations: lizard microhabitat use may explain the effects of ancient reforestations on distribution and conservation of Iberian lizards. *Biodiversity and Conservation*, 16 (12): 3409-3422.

Angel, F. (1946). *Faune de la France: Reptiles et Amphibiens*. Lechevalier, Paris.

Anónimo (1993). Arrêté du 22 juillet 1993 fixant la liste des amphibiens et reptiles protégés sur l'ensemble du territoire. J.O. Numéro 209 du 9 Septembre 1993.

Arnold, E. N. (1973). Relationships of the Palearctic lizards assigned to the genera *Lacerta*, *Podarcis*, *Algyroides* and *Psammotromus* (Reptilia, Lacertidae). *Bulletin of the British Museum of Natural History, (Zoology)*, 25 (8): 291-366.

Arnold, E. N. (1984). Evolutionary aspects of tail shedding in lizards and their relatives. *Journal of Natural History*, 18: 127-169.

Arnold, E. N. (1989). Towards a phylogeny and biogeography of the Lacertidae: relationships within an old world family of lizards derived from morphology. *Bulletin of the British Museum of Natural History, (Zoology)*, 55: 209-257.

Arnold, E. N., Arribas, O., Carranza, S. (2007). Systematics of the Palaeartic and Oriental lizard tribe Lacertini (Squamata: Lacertidae: Lacertinae) with descriptions of eight new genera. *Zootaxa*, 1430: 1-86.

Arribas, O. (1983). Nota preliminar de los anfibios y reptiles de la provincia de Soria en cartografía reticular U.T.M. (Universal Transverse Marcator). *Butlletí de la Societat Catalana d'Ictiologia i Herpetologia*, 4: 8-12.

Astudillo, G., García-París, M., Prieto, J., Rubio, J.L (1993). Primeros datos sobre la distribución de anfibios y reptiles en la provincia de Guadalajara (Castilla-La Mancha, España). *Revista Española de Herpetología*, 7: 75-87.

Augé, M. (1988). Une nouvelle espèce de Lacertidae (Sauria, Lacertilia) de l'Oligocène français: *Lacerta filholi*. Place de cette espèce dans l'histoire des Lacertidae de l'Eocène supérieur au Miocène inférieur. *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.*, 8: 464-478.

Bailón, S. (1986). Los anfibios y los reptiles del yacimiento de Cueva-Horá (Darro, Granada). *Antropología y Paleontología Humana*, 4: 131-155.

Bailón, S. (1989). Les amphibiens et les reptiles du Pliocène supérieur du Balaruc II (Hérault, France). *Palaeovertebrata (Montpellier)*, 19(1): 7-28.

Bailón, S. (1991). *Amphibiens et reptiles du Pliocène et du Quaternaire de France et d'Espagne: mise en place et évolution des faunes*. 2 vol. Thèse Doctorale. Université de Paris VII. Paris. 499 + 89 pp.

Bailón, S. (1992). Anfibios y reptiles del yacimiento de las islas Medas (Plioceno superior, MN16, Cataluña, España). Un ejemplo de la herpetofauna pliocénica en región mediterránea occidental. *Resúmenes de Comunicaciones del II Congreso Luso-Español y IV Congreso Español de Herpetología*, Granada: 45.

Balado, R., Bas, S., Galán, P. (1995). Anfibios e réptiles. Pp. 65-170. En: Consello da Cultura Galega y Sociedade Galega de Historia Natural (Eds.). *Atlas de Vertebrados de Galicia. Tomo 1º: Peixes, Anfibios, Réptiles e Mamíferos*. Agencia Gráfica, S.A. Santiago de Compostela.

Barahona, F. (1996). *Osteología craneal de lacértidos de la Península Ibérica e Islas Canarias: análisis sistemático filogenético*. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma, Madrid.

Barbadillo, L. J. (1983). Sobre la distribución de anfibios y reptiles en la provincia de Burgos. *Butlletí de la Societat Catalana d'Ictiologia i Herpetologia*, 5: 10-17.

Barbadillo, L. J. (1989). Los Reptilia (Sauria y Amphisbaenia) de los yacimientos Pliopleistocénicos de la cuenca Guadix-Baza (sudeste español). Pp. 151-165. En: Alberdi, M.T., Bonadonna, F.P. (Eds.). *Trabajos sobre el Neógeno del Cuaternario*. Museo Nacional de Ciencias Naturales. Madrid.

Barbadillo, L. J., García París, M., Sanchiz, B. (1997). Orígenes y relaciones evolutivas de la Herpetofauna Ibérica. Pp 47-100. En: Pleguezuelos, J. M. (Ed.). *Distribución y Biogeografía de los Anfibios y Reptiles de España y Portugal*. Monografías de Herpetología, 3.

- Barbadillo, L. J., Lacomba, J. I., Pérez Mellado, V., Sancho, V., López Jurado, L. F. (1999). *Anfibios y Reptiles de la Península Ibérica, Baleares y Canarias*. Geoplaneta, Barcelona.
- Barbadillo, L. J., Sanz, J. L. (1983). Análisis osteométrico de las regiones sacra y presacra de la columna vertebral de en los lagartos ibéricos *Lacerta viridis*, *Lacerta lepida* y *Lacerta schreiberi*. *Amphibia-Reptilia*, 4: 215-239.
- Barrio, C. L. (1996). Aportación al atlas herpetológico de la provincia de Teruel. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 7: 16-18.
- Bas, S. (1983). Atlas provisional de los vertebrados terrestres de Galicia, años 1970-1979. Parte I: Anfibios y Reptiles. *Monografías de la Universidad de Santiago de Compostela*, 73: 1-54.
- Bas, S. L. (1982). La Comunidad herpetológica de Laurel: Biogeografía y Ecología. *Amphibia-Reptilia*, 3: 1-26.
- Bauwens, D., Díaz Uriarte, R. (1997). Covariation of life-history traits in lacertid lizards: a comparative study. *American Naturalist*, 149: 91-111.
- Bea, A. (1985). Atlas de los anfibios y reptiles de Álava, Vizcaya y Guipúzcoa. Pp. 57-99. En: Alvarez, J., Bea, A., Faus, J.-M., Castién, E., Mendiola, I. (Eds.). *Atlas de los vertebrados continentales de Álava, Vizcaya y Guipúzcoa*. Departamento de Política Territorial y Transportes del Gobierno Vasco, Bilbao.
- Bea, A. (1986). Anfibios y Reptiles. Pp. 103-145. En: *Vertebrados continentales de la Comunidad Autónoma del País Vasco*. Viceconsejería del Medio Ambiente, Gobierno Vasco, Vitoria.
- Bergerandi, A. (1981). Estudio herpetológico de Navarra (biometría, distribución y biología de la herpetofauna navarra). *Príncipe de Viana (Suplemento de Ciencias)*, 1: 105-124.
- Bischoff, W., Cheylan, M., Böhme, W. (1984). *Lacerta lepida* Daudin, 1802 - Perleidechse. Pp. 181-210. En: *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*. Band 2/I: *Echsen (Sauria) II (Lacertidae II: Lacerta)*. Böhme, W. (Ed.). Aula-Verlag, Wiesbaden.
- Blanco, J. C., González, J. L. (Eds.) (1992). *Libro Rojo de los Vertebrados de España*. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Colección Técnica. ICONA. Madrid. 714 pp.
- Blanco, J. M., Márquez, A., Sáez Bolaño, J., Sánchez, B., Sánchez, I. (1995). *Los anfibios y reptiles de la provincia de Cádiz*. Consejería de Medio Ambiente. Junta de Andalucía. Cádiz. 113 pp.
- Blasco, M. (1980). *Contribución al conocimiento de los lacértidos de Andalucía*. Tesis Doctoral, Universidad de Málaga.
- Blasco, M., Fernández Alzas, M.D., Palomino, L., Paula, H. J. (1998). *La comercialización de productos alternativos en Extremadura: la tenca, la rana y el lagarto*. Consejería de Agricultura y Comercio, Junta de Extremadura. Mérida.
- Blázquez, C., Mateo, J. A., López Jurado, L. F. (1998). El Parque Natural de la sierra de Grazalema. Pp. 26-28. En: Santos X. *et al.* (Eds.). *Inventario de las Áreas Importantes para los Anfibios y Reptiles de España*. Colección Técnica, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- Blázquez, M. C. (1993). *Ecología de dos especies de Colúbridos Malpolon monspessulanus y Elaphe scalaris en Doñana (Huelva)*. Tesis Doctoral, Universidad de Sevilla.

- Boessneck, J., Driesch, A. (1976). Die fauna von Castro do Zambujal. Milz H. (1986). *Studien über frühe Tierknochenfunde von der Iberischen Halbinsel*, 5: 1-103.
- Bohme, W., Zammit-Maempel, G. (1982). *Lacerta siculimelitensis* sp.n. (Sauria, Lacertidae), a giant lizard from the late Pleistocene of Malta. *Amphibia-Reptilia*, 3: 257-268.
- Boscá, E. (1880). Catalogue des reptiles et amphibiens de la Peninsule Ibérique et des îles Baléares. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 5: 240-287.
- Boulenger, G. A. (1920). *Monograph of the Lacertidae*. British Museum, London.
- Braña, F. (1984). *Biogeografía, biología y estructura de nichos de la taxocenosis de saurios de Asturias*. Tesis Doctoral. Universidad de Oviedo. Oviedo. 436 pp.
- Brigoo, E. R. (1988). Les types de Lacertidae (Reptiles, Sauriens) du Muséum national d'Histoire naturelle – Catalogue critique. *Bull. Mus. Natn. Hist. Nat., Paris (4 ser.)*, 10A : 3-57.
- Brunner, G. (1957). Die Breteinbarghöhle bei Gössweinsteinst / ob. Franken. *Neues Jb. Geol. Paläont.*, Mh: 352-403.
- Bruno, S. (1986). *Guida a Tartarughe e Sauri d'Italia*. Giunti Martello. Firenze. 255 pp.
- Burneleau, G., Duguy, R. (1981). Reptiles et Amphibiens de l'île d'Oleron. *Ann. Soc. Sci. Nat. Charente-Maritime*, 6 : 911-919.
- Busack, S. D. (1986a). Biogeographic analysis of the herpetofauna separated by the formation of the Strait of Gibraltar. *National Geographic Research*, 2(1): 17-36.
- Busack, S. D. (1987). Morphological and biochemical differentiation in Spanish and Moroccan populations of the lizard, *Lacerta lepida*. *Journal of Herpetology*, 21(4): 277-284.
- Busack S., Maxson, L. (1987). Molecular Relationships among Iberian, Moroccan and South African Lacertid Lizards (Reptilia: Lacertidae). *Amphibia-Reptilia*, 8: 383-392.
- Busack, S., Visnaw, J. A. (1989). Observations on the natural history of *Lacerta lepida* in Cádiz province, Spain. *Amphibia-Reptilia*, 10: 201-213.
- Calderón, J. (1977). El papel de la perdiz roja (*Alectoris rufa*) en la dieta de los predadores ibéricos. *Doñana Acta Vertebrata*, 4: 61-126.
- Cano, C. (1984). *La comunidad de lacértidos de un encinar continental; Ciclo de actividad anual*. Tesis de Licenciatura, Universidad Complutense, Madrid.
- Carbonell, E., Roca, V. (1999). La importancia de las enfermedades infecto-contagiosas en el cultivo de anfibios y reptiles. *Pub. Cám. Comerc. & Ind. Cáceres*, 71: 203-240.
- Carpenter, C. C., Ferguson, G. W. (1977). Variation and Evolution of Stereotyped Behavior in Reptiles. En: Gans, C., Tinkle, D. W. (Eds.). *Biology of the Reptilia*, Vol. 7 (Ecology and Behavior). Academic Press, London.
- Castanet, J. (1978). Les marques de croissance osseuse comme indicateurs de l'âge chez les lézards. *Acta Zoologica, Stockholm*, 59(1): 35-48.
- Castanet, J., Guyetant, R. (1979). *Atlas de repartition des Amphibiens et Reptiles de France*. Société Herpétologique de France, Paris.

- Castilla, A. M. (1989). *Autoecología del Lagarto ocelado (Lacerta lepida)*. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Madrid. Madrid. 257 pp.
- Castilla, A. M. (1983). Diet of the Ocellated lizard (*Lacerta lepida*) in South Central Spain. *Abstract II Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica, León*, p. 7.
- Castilla, A. M., Bauwens, D. (1989). Reproductive characteristics of the lacertid lizard *Lacerta lepida*. *Amphibia-Reptilia*, 10: 445-452.
- Castilla, A. M., Bauwens, D. (1990). Reproductive and fat body cycles of the lizard, *Lacerta lepida*, in Central Spain. *Journal of Herpetology*, 24(3): 261-266.
- Castilla, A., Bauwens, D. (1992). Habitat selection by the lizard *Lacerta lepida* in a Mediterranean oak forest. *Herpetological Journal*, 2: 27-30.
- Castilla, A. M., Bauwens, D., Llorente, G. A. (1991). Diet composition of the lizard *Lacerta lepida* in Central Spain. *Journal of Herpetology*, 25: 30-36.
- Castilla, A. M., Castanet, J. (1986). Growth, age and longevity of *Lacerta lepida* assessed by skeletochronology. Pp. 331-336. En: Rocek, Z. (Ed.). *Studies in Herpetology (Proceedings of the Third Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica)*. Charles University, Prague.
- Castilla, A. M., Mateo, J. A. (1987). Comparative study of the reproduction of *Lacerta lepida* (Reptilia: Lacertidae) in different regions of Spain. Pp. 91-94. En: Van Gelder, J.J., Strijbosch, H. y Bergers, P.J.M. (Eds.). *Proceedings of the Fourth Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica*. Societas Europaea Herpetologica, Nijmegen.
- Castroviejo J., Mateo, J. A. (1998). Una nueva subespecie de *Lacerta lepida* para la isla de Sálvora. *Publicaciones de la Asociación de Amigos de Doñana*, 12: 1-21.
- Ceacero, F., García-Muñoz, E., Pedrajas, L., Hidalgo, A., Guerrero, F. (2007). Actualización herpetológica de la provincia de Jaén. Pp. 130-139. En: Gosá, A., Egaña-Callejo, A., Rubio, X. (Eds.). *Herpetología iberiarraren egoera = Estado actual da Herpetología Ibérica = Estado actual de la Herpetología Ibérica : Lehen Herpetologia Kongressua Euskal Herrian, IX Congresso Luso-Espanhol, XIII Congreso Español de Herpetología*. Munibe. Suplemento, nº 25. 303 pp.
- Cejudo, D., Márquez, R., Orrit, N., García-Márquez, M., Romero-Beviá, M., Caetano, A., Mateo, J. A., Pérez-Mellado, V., López Jurado, L. F. (1999). Vulnerabilidad de *Gallotia simonyi* (Sauria, Lacertidae) ante predadores aéreos: influencia del tamaño corporal. Pp. 149-156. En: López Jurado, L. F., Mateo, J. A. (Eds.). *El Lagarto Gigante de El Hierro: bases para su conservación*. *Monografías de Herpetología*, 4.
- Chapman, A., Buck, G. (1893). *Wild Spain*. Gourney & Jackson, London.
- Chemseddine, M. (1982). *Contribution à l'écologie de la Crau: structure et fonctionnement du peuplement des arthropodes terrestres du cousoou*. Tesis Doctoral, Universidad de Aix-Marsella.
- Cheyland, M. (1984). Croissance et détermination de l'âge chez le lézard ocellé (group *Lacerta lepida*, Sauria, Lacertidae) de France et du Maroc à partir de la squelettocronologie. *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle de Marseille*, 44: 29-37.
- Cheyland, M. (1995). *Les reptiles du Paléartique Occidental. Diversité et Conservation*. Tesis Doctoral de la Universidad Montpellier-2.

Cheyilan, M., Grillet, P. (2005). Statut passé et actuel du lézard ocellé (*Lacerta lepida*, Sauriens, Lacertidae) en France. Implication en terme de conservation. *Vie et Milieu*, 55 (1): 15-30.

Convenio de Berna, 1979. *Convention on the conservation of European Wildlife and Natural Habitats*. Secretaría General del Consejo de Europa. Berna.

Cheyilan, G., Megerle, A., Resch, J. (1990). *La Crau, Steppe vivante*. Guide du Naturaliste dans le Désert Provençal, Radolfreuz.

Cooper, S. J. (1963). *The dental anatomy of the genus Lacerta*. Tesis doctoral. Universidad de Bristol.

Corbett, K. (1989). *Conservation of European Amphibians and Reptiles*. Council of Europe and Christopher Helm. London. 274 pp.

Cortés, J. E. (1982). The herpetofauna of Gibraltar, status, recent history and current research. *British Journal of Herpetology*, 6: 273-275.

Crespo, E. G. (1973). Sobre a distribuição e ecologia da herpetofauna portuguesa. *Arq. Museo Bocage* (2ª serie), 4 (11): 247-260.

Da Silva, E. (1995). Contribución al Atlas Herpetológico de Badajoz. II: Reptiles. *Revista Española de Herpetología*, 9: 49-56.

Daudin, F. M. (1802). *Histoire Naturelle Générale et Particulière des Reptiles*. Paris.

De Juana, E., De Juana, F. (1982). Observación de *Lacerta lepida* depredando un nido de *Alectoris rufa*. *Doñana Acta Vertebrata*, 9: 374-375.

Decaux, C. (1897). Un lézard ocellé conservé en captivité depuis 14 ans. *La Nature*, 49: 43-44.

Delfino, M., Bailón, S. (2000). Early Pleistocene herpetofauna from Cava Dell'Erba and Cava Pirro (Abulia, Southern Italy). *Herpetological Journal*, 10: 95-110.

Delibes, A., Salvador, A. (1986). Censos de Lacértidos en la Cordillera Cantábrica. *Revista Española de Herpetología*, 1: 335-361.

Depéret, C. (1890). Les animaux pliocènes du Roussillon. *Mémoires de la Société Géologique de France, Paléontologie*, 3:1-195.

Díaz, J. A., Monasterio, C., Salvador, A. (2006). Abundance, microhabitat selection and conservation of eyed lizards (*Lacerta lepida*): a radiotelemetric study. *Journal of Zoology*, 268 (3): 295-301.

Dicenta, F., Hernández, V., Robledano, F. (1989). Contribución al atlas herpetológico de la región de Murcia. *Treballs de la Societat Catalana d'Ictiologia y Herpetologia*, 1989: 44-62

Driesch, A. (1973). Nahrungreste tierischer Herkunft aus einer Tartessischen und einer spätbronzezeitlichen bis Iberischen Siedlung in Südspanien. *Studien über Frühe Tierknochenfunde von der Iberischen Halbinsel*, 4: 9-31.

Driesch, A., Boessneck, J. (1980). Die Motillas von Azuer und Los Palacios. *Studien über Frühe Tierknochenfunde von der Iberischen Halbinsel*, 3: 1-267.

Edmund, A. G. (1969). Dentition. Pp. 117-200. En: Gans, C., Bellairs, A., Parrow, T. S. (Eds.) *Biology of the Reptilia*. Vol 1. Academic Press, London.

- Edwards, G. (1751). *Histoire Naturelle des oiseaux*. Londres.
- Escala, M. C., Jordana, R. (1982). *Fauna de Navarra. Anfibios y Reptiles*. Ediciones y Libros, S.A. Pamplona. 233 pp.
- Escarré, A., Vericad, J. R. (1981). Fauna alicantina. I. Saurios y ofidios. Cuadernos de la fauna alicantina. *Publicaciones del Instituto de Estudios Alicantinos, serie II*, 15: 1-101.
- Estes, R. (1983). *Sauria Terrestria, Amphisbaenia*. Handuch der Paläoherpetologie, part 10A. Gustav Fischer, Stuttgart.
- Estes, R., Williams, E. E. (1984). Ontogenetic variation in the molariform teeth of lizards. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 4: 96-107.
- Estévez, J. (1985). Análisi faunística. En: *El Cingle Vermell: un assentament de caçadors-recol.lectors del X^o Mil.lenni B.P.* Vila EAC. Barcelona. 5: 45-50.
- Falcón, J. M. (1982). *Los Anfibios y Reptiles de Aragón*. Librería General, Zaragoza.
- Falcón, J. M., Clavel, F. (1987). Nuevas citas de anfibios y reptiles en Aragón. *Revista Española de Herpetología*, 2: 83-130.
- Ferri, V. (1994). *Lucertola ocellata Lacerta lepida* (Daudin, 1802). Pp 84-85. En: Doria, G., Salvadio, S. (Eds.). En *Atlante degli anfibi e rettili della Liguria*, Regione Liguria, Cataloghi dei Beni Naturali, 2.
- Ferri, V., Dell'Acqua, A., Salvadio, S. (1991). Distribuzione dei Rettili nella fascia costiere della Liguria occidentale: I. *Lacerta l. lepida* e *Malpolon m. monspessulanus*. *Supplemento Ricerche Biología della Selva*, 16: 217-220.
- Filella, E. (1983). Nota sobre *Lacerta lepida* Daudin 1802. *Butll. Soc. Cat. Ictio. Herp.*, 5: 18-19.
- Flower, S. S. (1925). Contributions to our knowledge of the duration of life in vertebrate animals. III-Reptiles. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1925: 911-981.
- Font, E., Pérez i de Lanuza, G., Sampedro, C. (2009). Ultraviolet reflectance and cryptic sexual dichromatism in the ocellated lizard, *Lacerta (Timon) lepida* (Squamata: Lacertidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 97 (4): 766-780.
- Franco, A., Mellado, J. (1980). Observaciones sobre la actividad de reptiles en la España mediterránea occidental. *Doñana Acta Vertebrata*, 7: 261-262.
- Franco, A., Rodríguez de los Santos, M. (Eds.) (2001). *Libro Rojo de los Vertebrados de Andalucía*. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, Sevilla.
- Fu, J. (2000). Toward the phylogeny of the family Lacertidae – Why 4708 base pairs of mtDNA sequences cannot draw the picture. *Biological Journal of the Linnean Society*, 71: 203-217.
- Fuentes, C., Meijide, M. (1975). Fauna fósil de la cueva Horá (Granada). *Estudios Geológicos*, 31: 777-784.
- Galán, P. (1988). Segregación ecológica en una comunidad de ofidios. *Doñana Acta Vertebrata*, 15: 59-78.
- Galán, P. (1999). *Conservación de la Herpetofauna Gallega*. Universidade da Coruña, A Coruña.

- Galán, P. (2000). Conducta gregaria del lagarto ocelado, *Lacerta lepida*, en las islas Cíes (Galicia). *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 11: 80-82.
- Galán, P. (2003). *Anfibios y Reptiles del Parque Nacional de las Islas Atlánticas de Galicia*. Naturaleza y Parques Nacionales – Serie Técnica, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- Galán, P., Fernández-Arias, G. (1993). *Anfibios e réptiles de Galicia*. Edicions Xerais de Galicia, Vigo. 501 pp.
- García, L., Castro, L., Miralles, J. M., Castro, H. (1982). *Cabo de Gata; Guía de la Naturaleza. Perfil Ecológico de una Zona Árida*. Everest, León.
- García Dios, I. S. (2006). Dieta del aguililla calzada en el sur de Ávila: Importancia de los paseriformes. *Ardeola*, 53 (1): 39-54.
- García-Jiménez, J. M., Prieto-Martín, J. (1992). Primeros datos para la elaboración del atlas de anfibios y reptiles de la provincia de Avila. *El Cervunal*, 4: 60-67.
- García-París, M., Martín, C., Dorda, J., Esteban, M. (1989). Atlas provisional de los anfibios y reptiles de Madrid. *Revista Española de Herpetología*, 3(2): 237-257.
- Geniez, P., Cheylan, M. (1987). *Atlas de distribution des Reptiles et des Amphibiens du Languedoc-Roussillon*. Laboratoire de Biogéographie et Ecologie des Vertébrés, Montpellier.
- Gil, J. M., Pleguezuelos, J. M. (2001). Prey and prey-size selection by the Short-toed eagle, *Circaetus gallicus*, during the breeding period in Southeastern Spain. *J. Zool. (Lond.)* 255 (1): 131-137.
- Giménez, G., Abián, J. (1957). Meiosis en *Lacerta ocellata* Daud. *Genética Ibérica*, 9 (4): 301-308.
- Gleed-Owen, C. P. (2001). A preliminary report on the late Pleistocene amphibians and reptiles from Gorham's Cave and Vanguard Cave, Gibraltar. *Herpetological Journal*, 11: 167-170.
- Gómez, C., Corrochano, L. M., Rodríguez Barea, C., Villamarín, A., Mateo, J. A. (1987). Light effects on circadian locomotor activity of *Lacerta lepida* under constant temperature. *Doñana Acta Vertebrata*, 14: 131-133.
- González de la Vega, J. P. (1988). *Anfibios y Reptiles de la provincia de Huelva*. Ertisa, Huelva. 238 pp.
- Gosá, A., Bergerandi, A. (1994). Atlas de distribución de los anfibios y reptiles de Navarra. *Munibe*, 46: 109-189.
- Harris, D. J., Arnold, E. N., Thomas R.H. (1998). Relationships of Lacertid lizards (Reptilia: Lacertidae) estimated from mitochondrial DNA sequences and morphology. *Proceeding of Royal Sociey London B*, 265: 1939-1948.
- Hernández, A. (1990). Observaciones sobre el papel del lagarto ocelado (*Lacerta lepida* Daudin), el erizo (*Erinaceus europaeus* L.) y el tejón (*Meles meles* L.) en la dispersión de semillas. *Doñana Acta Vertebrata*, 17: 235-242.
- Hernández, A., Alegre, J., Salgado, J. M. (1991). Ecología trófica de *Lacerta lepida* en la provincia de León, noroeste de España. *Amphibia-Reptilia*, 12: 283-292.

- Hernández, V., Dicenta, F., Robledano, F., García, M., Esteve, M. A., Ramírez, L. (1993). *Anfibios y Reptiles de la región de Murcia. Guía ecológica para su identificación, conocimiento y conservación*. Cuadernos de Ecología y Medio Ambiente, 1. Universidad de Murcia. Murcia. 204 pp.
- Hodar, J. A., Campos, F., Rosales, B. A. (1996). Trophic ecology of the Ocellated lizard *Lacerta lepida* in an arid zone of Southern Spain: relationships with availability and daily activity of prey. *Journal of Arid Environment*, 33: 95-107.
- Howard, C. J. (1985). Notes on breeding the eyed lizard (*Lacerta lepida*). *Herpstile*, 10: 18-28.
- Hsü, K. J. (1983). *The Mediterranean was a Desert*. Princeton University, Princeton.
- Kotsakis, T. (1977). I resti di anfibi e rettili pleistocenici della grotta di Spinagallo (Siracusa, Sicilia). *Geol. Romana*, 16: 216-229.
- Lauk, H. D. (1976). Tierknochenfunde aus bronzetlichen siedlungen bei Monachil und Purullena. *Studien über frühe Tierknochenfunde von der Iberischen Halbinsel*, 6: 1-114.
- Linnaeus, C. (1758). *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Ed. 10, Tomus 1. Laurentii Salvii. Holmiae. 2+ 824 pp.
- Livet, F. (1982). Le peuplement herpetologique d'un massif de Aut.-Languedoc. II. Influences de quelques facteurs sur la répartition des reptiles. *Rev. Ecol. (La Terre et la Vie)*, 36 : 603-620.
- Lizana, M., Ciudad, M. J., Pérez-Mellado, V. (1988). Distribución altitudinal de la herpetofauna en el macizo central de la Sierra de Gredos. *Revista Española de Herpetología*, 3 (1): 55-67.
- Lizana, M., del Arco, C., Morales, J. J., Bosch, J., Cejudo, D., López-González, F. J., Gutiérrez, J., Martín-Sánchez, R. (1995). Atlas provisional de la herpetofauna en el Sistema Central segoviano. *Revista Española de Herpetología*, 9: 113-132.
- Llorente, G. A., Montori, A., Santos, X., Carretero, M. A. (1995). *Atlas de distribució dels Anfibis y Rèptils de Catalunya y Andorra*. El Grau, Figueres. 192 pp.
- Lutz D., Bischoff, W., Mayer, W. (1986). Chemotaxonomische Untersuchungen zur Stellung von *Lacerta jayakari* Boulenger, 1887 sowie der Gattungen *Gallotia* Boulenger und *Psammmodromus* Fitzinger (Sauria; Lacertidae). *Z. f. zool. Systematik u. Evolutionsforschung*, 24: 144-157.
- Lutz, D., Mayer, W. (1984). Albumin-immunologische und proteinelektrophoretische Untersuchung zur systematischen Stellung von *Lacerta lepida* und *Lacerta princeps* (Sauria, Lacertidae). *Zool. Anz., Jena*, 212: 95-104.
- Lutz, D., Mayer, W. (1985). Albumin evolution and its phylogenetic and taxonomic implications in several Lacertid lizards. *Amphibia-Reptilia*, 6: 53-61.
- Malkmus, R. (1982). Beitrag zur Verbreitung der Amphibien und Reptilien in Portugal. *Salamandra*, 18 (3/4): 218-299.
- Martín, J., López, P. (1996). Avian predation on a large lizard (*Lacerta lepida*) found at low population densities in Mediterranean habitats: An análisis of bird diets. *Copeia*, 1996 (3): 722-726.
- Martín, J., López, P. (2002). The effect of Mediterranean dehesa management on lizard distribution and conservation. *Biological Conservation*, 108: 213-219.

- Martínez Rica, J. P. (1983). Atlas Herpetológico del Pirineo. *Munibe*, 35: 51-80.
- Martínez Rica, J. P. (1989). El atlas provisional de los anfibios y reptiles de España y Portugal (APAREP). Presentación y situación actual. *Monografías de Herpetología*, 1: 1-73.
- Mateo, J. A. (1988). *Estudio sistemático y zoogeográfico de los lagartos ocelados, Lacerta lepida Daudin, 1802, y Lacerta pater (Lataste, 1880) (Sauria: Lacertidae)*. Tesis Doctoral. Universidad de Sevilla. Sevilla. 485 pp.
- Mateo, J. A. (1993). *La population de Lézards ocellés (Lacerta lepida, Daudin, 1802) en Crau sèche; Dynamique et conservation*. Informe no publicado, École Pratique des Hautes Études-Université de Montpellier-II, Montpellier.
- Mateo, J. A. (1997a). *Lacerta lepida* Daudin, 1802. Pp. 222-224. En: Pleguezuelos J.M. (Ed.). *Distribución y biogeografía de los anfibios y reptiles en España y Portugal*, Monografías Tierras del Sur, Universidad de Granada, Granada.
- Mateo, J. A. (1997b). Las islas e islotes del litoral Ibérico. Pp. 343-350. En: Pleguezuelos J.M. (Ed.). *Distribución y biogeografía de los anfibios y reptiles en España y Portugal*, Monografías Tierras del Sur, Universidad de Granada, Granada.
- Mateo, J. A. (2002). *Lacerta lepida* Daudin, 1802. Lagarto ocelado. Pp. 225-227. En: Pleguezuelos, J. M., Márquez, R., Lizana, M. (Eds.). *Atlas y Libro Rojo de los Anfibios y Reptiles de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-Asociación Herpetológica Española (2ª Impresión). Madrid. 587 pp.
- Mateo, J. A., Cano, J., Redondo, I. C. (1986). Análisis citogenético comparativo en distintas poblaciones naturales de *Lacerta pater* (Lataste, 1880) y *Lacerta lepida* Daudin, 1802. *Resúmenes del I Congreso Nacional de Herpetología*, Benicàssim: 75.
- Mateo, J. A., Castanet, J. (1994). Reproductive strategies in three Spanish populations of the ocellated lizard, *Lacerta lepida* (Sauria, Lacertidae). *Acta Oecologica*, 15: 215-229.
- Mateo, J. A., Castroviejo, J. (1990). Variation morphologique et révision taxonomique de l'espèce *Lacerta lepida* Daudin, 1802 (Sauria, Lacertidae). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris*, 12(3-4): 691-706.
- Mateo, J. A., Cheylan, M. (1997). *Lacerta lepida* Daudin 1802. Pp. 246-247. En: Gasc, J.P. et al. (Eds.). *Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe*. SEH & Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- Mateo, J. A., López Jurado, L. F. (1992). Study of dentition in lizards from Gran Canaria (Canary Islands) and its ecological and evolutive significance. *Biol. J. Linnean Society* 46: 39-48.
- Mateo, J. A., López Jurado, L. F. (1997). Dental ontogeny in *Lacerta lepida* and its relationship to diet. *Copeia*, 1997 (2): 461-463.
- Mateo, J. A., López Jurado, L. F., Cano, J., Guillaume, C. P. (1999). Intraspecific variability in nucleolar organiser position in *Lacerta (Timon) lepida*. *Amphibia-Reptilia*, 20: 73-77.
- Mateo, J. A., López Jurado, L. F., Guillaume, C. P. (1996). Proteic and morphological variations in ocellated lizards (Lacertidae): a complex of species across the Strait of Gibraltar. *C. R. Acad. A. Paris, Life Sciences*, 319: 737-746.

- Mateo, J. A., Pleguezuelos, J. M., Fahd, S., Geniez, P., Martínez J. (2002). *Los Anfibios, los Reptiles y el Estrecho de Gibraltar. Un ensayo sobre la Herpetofauna de Ceuta y su entorno*. Institutos de Estudios Ceutíes, Ceuta.
- Matthey, R. (1938). La formule chromosomiale du lézard ocellé (*Lacerta ocellata* Daud.) et la loi de Robertson. *Comptes Rendus de la Société de Biologie, Paris*, 128: 934-935.
- Matthey, R. (1939). La loi de Robertson et la formule chromosomiale chez deux Lacertidiens: *Lacerta ocellata* Daud., *Psammmodromus hispanicus* Fitz. *Cytologia*, 10: 32-39.
- Mayer, W., Benyr, G. (1994). Albumin-Evolution und Phylogenese in der Familie Lacertidae. *Annual Naturhistorischer Museum Wien*, 96B: 621-648.
- Mayer, W., Bischoff, W. (1996). Beiträge zur taxonomischen Revision der Gattung *Lacerta* (Reptilia: Lacertidae) Teil 1: *Zootoca*, *Omanosaura*, *Timon* und *Teira* als eigenständige Gattungen. *Salamandra*, 32: 163-170.
- Mayer, W., Lutz, D. (1989). Chemosystematische Untersuchungen zur Phylogenese der Sammelgattung *Lacerta* (Reptilia: Sauria: Lacertidae). *Zeitschrift für Zoologische Systematische und Evolutionforschung*, 27: 338-349.
- Mayer, W., Lutz, D. (1990). Albumin-immunologische Untersuchungen zur Phylogenese der Gattung *Algyroides* und ihrer systematischen position gegenüber der sammelgattung *Lacerta* (Reptilia: Sauria: Lacertidae). *Zoologischer Anzeiger*, 224 (1/2): 99-105.
- Mayer, W., Tiedemann, F. (1982). Chemotaxonomical investigations in the collective genus *Lacerta* (Lacertidae; Sauria) by means of protein electrophoresis. *Amphibia-Reptilia*, 2: 349-355.
- Meijide, M. (1985). Localidades nuevas o poco conocidas de anfibios y reptiles de la España continental. *Doñana Acta Vertebrata*, 12: 318-323.
- Meijide, M., Meijide-Fuentes, M., Arribas, O. (1994). Atlas herpetológico de la provincia de Soria. *Revista Española de Herpetología*, 8: 45-58.
- Mellado, J., Amores, F., Parreño, F., Hiraldo, F. (1975). The structure of a mediterranean lizard community. *Doñana Acta Vertebrata*, 22: 145-160.
- Mertens, R. (1925). Amphibien und Reptilien aus dem nördlichen und östlichen Spanien. *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft*, 39: 27-129.
- Mertens, R., Müller, L. (1928). Liste der Amphibien und Reptilien Europas. *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft*, 41(1): 1-62.
- Mertens, R., Wermuth, H. (1960). *Die Amphibien und Reptilien Europas*. W. Kramer, Frankfurt am Main. 264 pp.
- Milz, H. (1986). Die Tierknochenfunde aus drei argarzeitlichen siedlungen in der provinz Granada (Spanien). *Studien über frühe Tierknochenfunde von der Iberischen Halbinsel*, 10: 1-89.
- Mourgue, M. (1930). Présence de reptiles non signalés dans les îles de Pomègue et Ratonneau. *Bull. Soc. Linn. Lyon*, 9: 75-76.
- Noble, G. K., Bradley, H. T. (1933). The mating behaviour of lizards: its bearing on the theory of sexual selection. *Ann. New York. Acad. Sci.*, 35: 25-100.

- Odierna G., Olmo, E., Capriglione, T., Caputo, V. (1990). Karyological differences between *Lacerta lepida* and *Lacerta pater*. *Journal of Herpetology*, 24: 97-99.
- Odierna G., Olmo, E., Cobror, O. (1987). Taxonomic implications of NOR-localisation in lacertid lizards. *Amphibia-Reptilia*, 8: 373-382.
- Oliveira, M. E., Araújo, P. A. (1994). *Herpetofauna de Portugal*. Instituto da Conservação da Natureza, Lisboa.
- Oliveira, M. E., Crespo, E. G. (1989). *Atlas da Distribuição dos Anfíbios e Répteis de Portugal Continental*. Servicio Nacional de Parques, Reservas e Conservação da Natureza. Lisboa.
- Olmo, E., Odierna, G., Capriglione, T. (1991). A Karyological approach to the systematics of Lacertidae (Reptilia, Sauria). *Revista Española de Herpetología*, 6: 81-90.
- Ortega, A. (1991). Trophic partitioning and community organization in a guild of lizards in Sierra de Guadarrama, Spain. *Ekologia (CSFR)*, 10: 19-30.
- Palomares, F., Delibes, M. (1991). La alimentación del meloncillo *Herpestes ichneumon* y de la gineta *Genetta genetta* en la Reserva Biológica de Doñana, SO de la Península Ibérica. *Doñana, Acta Vertebrata*, 18: 5-20.
- Paulo, O. (1988). *Estudio eco-etológico da população de Lacerta lepida (Daudin 1802) (Sauria, Lacertidae) da ilha da Berlenga*. Tesis de Licenciatura. Universidade de Lisboa. Lisboa. 314 pp.
- Paulo, O. (2001). *The phylogeography of Reptiles of the Iberian Peninsula*. Tesis Doctoral, University of London.
- Paulo, O. S. (2008). *Lacerta lepida* Daudin, 1802. Pp. 144-145. En: Loureiro, A., Ferrand de Almeida, N., Carretero, M. A., Paulo, O. S. (Eds.). *Atlas dos Anfíbios e Répteis de Portugal*. Instituto da Conservação da Natureza e da Biodiversidade, Lisboa. 257 pp.
- Paulo, O. S., Pinheiro, J., Miraldo, A., Bruford, M. W., Jordan, W. C., Nichols, R. A. (2008). The role of vicariance vs. dispersal in shaping genetic patterns in ocellated lizard species in the western Mediterranean. *Molecular Ecology*, 17 (6): 1535-1551.
- Penloup, A. (1993). *Occupation de l'espace par le Lézard ocellé Lacerta lepida daudin 1802 (Sauria, Lacertidae) en Crau*. Mémoire d'Initiation à la Recherche. EPHE, Montpellier.
- Pérez de Ana, J. M. (1996). Observaciones de anfibios y reptiles en el norte de Burgos y el este de Cantabria. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 7: 13.
- Pérez-Mellado, V. (1981). *Los Lacertidae del oeste del Sistema Central*. Tesis Doctoral. Universidad de Salamanca. Salamanca.
- Pérez Mellado, V. (1982). Estructura de una taxocenosis de Lacertidae (Sauria, Reptilia) del Sistema Central. *Mediterránea*, 6: 39-64.
- Pérez Mellado, V. (1983). La herpetofauna de Salamanca: un análisis biogeográfico y ecológico. *Salamanca Revista de Estudios*, 9 y 10: 9-78.
- Pérez Mellado, V. (1998). *Lacerta lepida* Daudin 1802. Pp 198-207. En: Salvador, A. (Ed.). *Fauna Ibérica Vol. 10 (Reptiles)*, Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
- Pérez Quintero, J. C. (1990). Atlas provisional de los Anfíbios y Reptiles de la provincia de Huelva. *Revista Española de Herpetología*, 4: 17-31.

- Peters, G. (1962). Ein Beitrag zur Ökologie der Perleidechse. *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin*, 38 (2): 401-413.
- Petiver, G. (1702). *Gazophylacii Naturae et Artis Decades*. Londres.
- Pleguezuelos, J. M. (1986). Distribución altitudinal de los reptiles en las sierras Béticas orientales. *Rev. Esp. Herpetol.*, 1: 65-83.
- Pleguezuelos, J. M., Feriche, M. (2003). *Anfibios y Reptiles*. Guías de la Naturaleza, Granada.
- Pleguezuelos, J. M., Honrubia, S., Mateo, J. A. (2000). *Lacerta lepida* (Ocellated lizard). Necrophagia and oophagia. *Herpetological Review* 30: 42.
- Pleguezuelos, J. M., Márquez, R., Lizana, M. (Eds.) (2002). *Atlas y Libro Rojo de los Anfibios y Reptiles de España*. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- Pleguezuelos, J. M., Moreno, M. (1990). *Atlas herpetológico de la provincia de Jaén*. Agencia del Medio Ambiente, Junta de Andalucía Sevilla. 79 pp.
- Pleguezuelos, J. M., Sá-Sousa, P., Pérez-Mellado, V., Márquez, R., Cheylan, M., Corti, C., Martínez-Solano, I. (2009). *Timon lepidus*. En: *IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2009.1. <www.iucnredlist.org>.
- Pleguezuelos, J. M., Villafranca, C. (1997). Distribución altitudinal de la herpetofauna ibérica. Pp. 321-341. En: Pleguezuelos, J. M. (Ed.), *Distribución y Biogeografía de los Anfibios y Reptiles en España y Portugal*, Monografías Tierras del Sur, Universidad de Granada, Granada.
- Pollo, C. J., Velasco, J. C., González-Sánchez, N. (1988). Datos sobre la herpetofauna de la provincia de Zamora. *Revista Española de Herpetología*, 3 (1): 121-126.
- Puente Amestoy, F. (1956). Herpetología alavesa. Introducción a su estudio. *Publicaciones del Grupo de Ciencias Naturales Aranzadi - Real Sociedad Vascongada de Amigos del País*, (1956): 3-17.
- Redondo, I. (1986). *Análisis citogenético de ocho especies de Lacértidos (Reptilia: Lacertidae)*. Tesis de Licenciatura. Universidad de Málaga, Málaga. 79 pp.
- Riva, I. de la, Mateo, J. A. (1992). Inventario de la colección herpetológica. Pp. 9-17. En: *Inventario de las colecciones Herpetológica y Ornitológica de la Estación Biológica de Doñana*. Estación Biológica de Doñana-CSIC, Sevilla.
- Roca, V., Carbonell, E. (1993). Los parásitos de Anfibios y Reptiles. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 4: 30-34.
- Roca, V., Lluç, J. (1988). L'helminthofaune des lacertidae (Reptilia) de la zone thermoméditerranéenne de l'est de l'Espagne. Aspects écologiques. *Vie et Milieu*, 38 : 201-205.
- Roca, V., Lluç, J., Navarro, P. (1986). Contribución al conocimiento de la helminthofauna de los herpetos ibéricos. I. Parásitos de Lacertidae: *Lacerta lepida* Daudin, 1802 y *Podarcis hispanica* Steindachner, 1870. *Revista Ibérica de Parasitología*, 46: 129-136.
- Roca, V., Navarro, P. (1983). *Plagiorchis (Metaplagiorchis) molini* Lens et Freitas, 1940 (Digenea: Plagiorchidae) parásito de la lagartija roquera, *Podarcis muralis* Laurenti, 1768 (Reptilia, Lacertidae). *Revista Ibérica de Parasitología*, 43: 325-332.

Román, J., Ruiz Jiménez, G., Delibes, M. (1999). Estatus, distribución y problemas de conservación de los mamíferos carnívoros y otros vertebrados terrestres en los sectores norte y oeste del Parque Natural de Doñana. Informe no publicado.

Rosales, B., Campos, F., Hodar, J. A., Camacho, I. (1992). La alimentación de *Lacerta lepida* en una zona semiárida del sureste peninsular. *Resúmenes del II Congreso Luso- Español de Herpetología, Granada*: p. 78.

Ruiz-Bustos, A. (1978). Edad y estudio faunístico del yacimiento kárstico de las Yedras (sierra de Alfaguara, Granada). *Estudios Geológicos*, 34: 323-330.

Rykena, S., Nettmann, K. (1986). The Karyotype of *Lacerta princeps kurdistanica* and its meaning in Phylogeny. Pp. 193-196. En: Rocek, Z. (Ed.). *Studies in Herpetology*. Charles University, Prague.

S C V (2002). *Mortalidad de Vertebrados en Carreteras*. Documento Técnico de Conservación, 4.

Saint Girons, H. (1963). Spermatogenèse et évolution cyclique des caractères sexuels secondaires chez les Squamata. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, 5: 461-478.

Saint Girons, H., Saint Girons, M. C. (1956). Cycles d'activité et thermorégulation chez les reptiles (lézards et serpents). *Vie et Milieu*, 7 : 133-136.

Salotti, M., Bailón, S., Bonifay, M. F., Courtois, J. Y., Dubois, J. N., Ferrandini, J., La Moniconi, C., Pereira, E., Persiani, C. (1996). Castiglione 3, un nouveau remplissage fossilifère d'âge Pleistocène moyen dans le karst de la région d'Oletta (Haute Corse). *C.R. Acad. Sci. Paris*, 324: 67-74.

Salvador, A. (1974). *Guía de los anfibios y reptiles españoles*. ICONA, Madrid.

Salvador, A. (1985). *Guía de campo de los anfibios y reptiles de la Península Ibérica, Islas Baleares y Canarias*. Santiago García Editor, León.

Salvador, A., Pleguezuelos, J. M. (2002). *Reptiles españoles. Identificación, historia natural y distribución*. Canseco Editores, Talavera de la Reina.

Salvador, A., Veiga, J. P., Esteban, M. (2004). Preliminary data on reproductive ecology of *Lacerta lepida* at a mountain site in Central Spain. *Herpetological Journal*, 14: 47-49.

Sanz, J.L., Sanchiz, F.B. (1980). Nota preliminar sobre los Squamata (Reptilia) del Pleistoceno Medio de Aridos-I (Arganda, Madrid). Pp. 127-138. En: Santonja, M. (Ed.). *Ocupaciones Achelenses en el Valle del Jarama*. Excelentísima Diputación Provincial de Madrid, Madrid.

Schinz, H. R. (1833). *Naturgeschichte und Abbildungen der Reptilien*. Schaffhausen.

Seva, E. (1982). *Taxocenosis de lacértidos en un arenal costero alicantino*. Publicaciones de la Universidad de Alicante. Alicante. 317 pp.

Smet, W. H. (1981). Description of the orcein stained Karyotypes of 36 lizard species (Lacertilia, Reptilia) belonging to the families Teiidae, Scincidae, Lacertidae, Cordylidae and Varanidae. *Acta Zool. Pathol. Antverp.*, 76: 73-118.

Tschudi, J. J. (1839). Über ein neues subgenus von *Lacerta* Cuv. *Isis (Oken)*, 29 : 556-561.

Valverde, J. A. (1967). *Estructura de una comunidad de vertebrados terrestres*. Monografías de la EBD, 219 pp.

Vento, D., Roca, V., Prados, R., Queralt, I., Sánchez, J. (1992). Atlas provisional de los anfibios y reptiles de la Comunidad Valenciana: mitad septentrional. *Revista Española de Herpetología*, [1991], 6: 119-128.

Vicente, L. (1989). *Sobre a história natural dos répteis da ilha Berlenga: a síndrome de insularidade*. Tesis de la Universidad de Lisboa.

Vicente, L. (1989). Novos dados sobre o comportamento de *Lacerta lepida* Daudin, 1802 (Sauria-Lacertidae) uma população Insular- Ilha Berlenga (Portugal). *Treballs de la Societat Catalana d'Ictiologia i Herpetologia*, 2: 232-249.

Vicente, L. A. (1987). Contribuição para o conhecimento do ecograma de uma população insular de *Lacerta lepida* Daudin, 1802 (Sauria, Lacertidae). *Análise Psicológica*, 2: 221-228.

Vicente, L. A., Paulo, O. S. (1989). Behavioral and morphological adaptation in the lizard *Lacerta lepida* to particular environmental constraints. En: Blanchard, R. J. (Ed.). *Ethoexperimental approaches to the study of Behavior*. Kluwer Academic Pub., The Hague.

Vicente, L. A., Vieri de Castro, C., Paulo, O. S. (1987). Eco-etologia de uma população insular de *Lacerta lepida* (Daudin, 1802) – um projecto. *Análise Psicológica*, 2: 281-294.

Vives-Balmaña, M. V. (1984). *Els amfibis i els rèptils de Catalunya*. Ketres, Barcelona. 229 pp.

Vives-Balmaña, M. V. (1987). Rèptils. Pp. 95-202. En: Gosàlbez, J. (Ed.). *Història Natural dels Països Catalans*, vol. 13, *Amfibis, Rèptils i Mamífers*. Enciclopèdia Catalana, Barcelona.

Weber, H. (1957). Vergleichende untersuchungen des Verhalten von *Lacerta viridis*, *L. muralis* und *L. lepida*. *Z. Tierpsychologie*, 14 : 448-472.

Zaldívar, C., Verdú, J., Irastorza, M. T., Fuente, M. E. (1988). Contribución al atlas provisional de anfibios y reptiles de la Comunidad Autónoma de la Rioja. *Revista Española de Herpetología*, 3 (1): 41-53.

Revisiones: 11-01-2006; 5-12-2006; 2-04-2007; 23-01-2008; 5-08-2009; 23-09-2009