

Comportamiento agresivo y selección intrasexual en lagartos. El caso de *Gallotia*

MIGUEL MOLINA BORJA

*Depto. Biología Animal, Fac. Biología,
Univ. La Laguna, Tenerife, Islas Canarias
e-mail: mmolina@ull.es*

Resumen: Se realiza una revisión de las diferentes pautas agonísticas presentes en las secuencias agresivas de las diversas especies de lagartos del género *Gallotia* de las Islas Canarias, argumentándose su relevancia dentro de un contexto comparado y en relación con los datos de otros lacértidos. Por otra parte, se resumen los datos previamente obtenidos sobre los factores morfológicos y de comportamiento que influyen en el desarrollo y resultado de enfrentamientos agresivos entre machos de la especie *G. galloti galloti* de Tenerife, en relación con el modelo teórico de Enquist y Leimar de evaluación secuencial del contendiente. Se argumenta finalmente sobre la utilidad de obtener datos cualitativos y cuantitativos sobre las pautas agresivas para su uso en análisis filogenéticos que permitan deducir la posible evolución de las mismas.

Palabras clave: Pautas agresivas, enfrentamientos entre machos, *Gallotia*

Abstract: A revision of the different agonistic behaviour patterns performed by the several lizard species of the genus *Gallotia* from the Canary Islands is presented. The possible relevance of the corresponding behavioural catalogue is discussed in a comparative context and in relation to data from other lacertids. On the other hand, a summary of the results obtained on the morphological and behavioural traits affecting the development and outcome of contests between males of *G. galloti galloti* from Tenerife is included. These results are interpreted in relation to the sequential assessment game model of Enquist and Leimar. The usefulness of obtaining qualitative and quantitative data of the aggressive patterns to use them in phylogenetic analyses and to deduce their possible evolution is finally argued.

Key words: Aggressive behaviour patterns, male contests, *Gallotia*

INTRODUCCIÓN

Son varias las funciones que se han descrito para el comportamiento agresivo, entre ellas la adquisición de estatus social, la defensa de un territorio o el acceso a recursos alimenticios y parejas (WILSON, 1980; ENQUIST, 1985). Como resultado de un grado distinto de agresividad, determinados individuos pueden tener, comparativamente, acceso preferente o exclusivo a determinados recursos y, por lo tanto, una probabilidad de supervivencia y un éxito reproductivo mayores que los de otros ejemplares. Determinadas características morfológicas y conductuales están relacionadas con la manifestación de la agresividad y pueden haber sido seleccionadas durante la evolución, radicando en ello el interés en el estudio de la relación entre esas ca-

racterísticas y la eficacia biológica de los individuos.

El comportamiento agresivo de saurios ha sido estudiado tanto en el medio natural como en condiciones controladas de cautividad o semicautividad en especies de las familias Scincidae, Iguanidae, Phrynosomatidae y Lacertidae (CARPENTER, 1967; VINEGAR, 1975; CARPENTER & FERGUSON, 1977; GREENBERG, 1977; CAROTHERS, 1981; COOPER & VITT, 1988; EDSMAN, 1990; TOKARZ, 1985; OLSSON, 1992). Los resultados más clarificadores, en cuanto a los factores que determinan cual es el individuo ganador en los encuentros agresivos, se basan en experimentos de enfrentamientos entre machos con características corporales y comportamentales variables. Los individuos se colocan en una situación experimental en la que se les enfrenta a otro ejemplar, cuantifi-

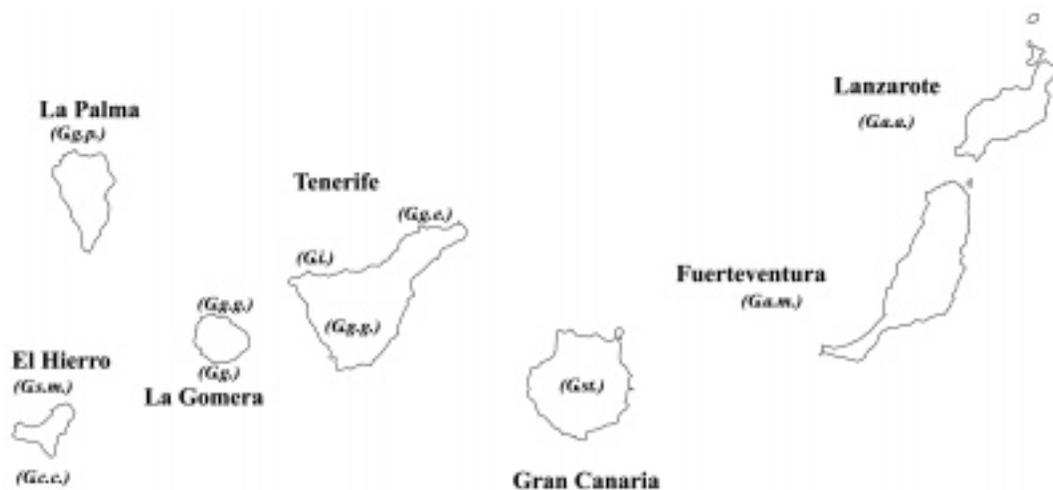


Figura 1.- Distribución de especies de *Gallotia* en las Islas Canarias. G.g.p.: *G. galloti palmae*, G.c.c.: *G. caesaris caesaris*; G.s.m.: *G. simonyi machadoi*; G.c.g.: *G. caesaris gomerae*; G.g.: *G. gomerae*; G.i.: *G. intermedia*; G.g.e.: *G. g. eisentrauti*; G.g.g.: *G. galloti galloti*; G.a.a.: *G. atlantica atlantica*; G.a.m.: *G. atlantica mahoratae*.

cándose las pautas exhibidas durante la pelea por cada uno de ellos. Estos comportamientos, junto con los rasgos biométricos o de coloración, se usan para determinar los factores que influyen en el resultado del enfrentamiento. Usando esta metodología, se ha comprobado por ejemplo que la asimetría (diferencia entre individuos) en el tamaño corporal (talla o peso) es el rasgo que mejor predice el resultado de la pelea (TOKARZ, 1985; OLSSON, 1992; ZUCKER & MURRAY, 1996), junto con otras asimetrías entre los contendientes, como la temperatura corporal (EDSMAN, 1990) o la residencia previa en la zona de lucha (OLSSON, 1992), fenómeno este último que está bien documentado en las relaciones sociales de lagartos en el medio natural (TRIVERS, 1976; EDSMAN, 1990; JENSSEN & NUÑEZ, 1998).

Los lagartos del género *Gallotia* (ARNOLD, 1973) son endémicos de las islas Canarias, estando presente al menos una especie (o subespecie) distinta en cada isla (Fig. 1). Se ha supuesto un origen monofilético para ellos y se considera que colonizaron las islas a partir de ancestros africanos o europeos, siendo *Psammodromus*

algerius la especie actual más cercanamente emparentada (ARNOLD, 1989). En cuanto a su comportamiento, se han estudiado hasta ahora distintos aspectos en las dos variedades de *Gallotia galloti* de Tenerife (MOLINA BORJA, 1981, 1985, 1986, 1987a y b, 1991; MOLINA BORJA et al., 1998), y las pautas generales de comportamiento (CEJUDO et al., 1997) y el comportamiento reproductor en *G. s. machadoi* (RODRÍGUEZ-DOMÍNGUEZ & MOLINA BORJA, 1998).

Para el caso de las pautas agresivas, existen datos cualitativos sobre su presencia en la mayor parte de especies de *Gallotia* (datos no publicados) y, por otra parte, datos cuantitativos sobre sus efectos en los enfrentamientos entre machos para alguna de las especies. En la presente contribución se realiza una revisión de los resultados en ambos apartados.

MATERIAL Y MÉTODOS

Observaciones del comportamiento en el campo

Los datos que se presentan se han obtenido a partir de observaciones del comportamien-

to en diversos periodos entre 1973 y la actualidad, tanto en el medio natural como en condiciones de cautividad, para diversas especies del género *Gallotia*. Las observaciones en el campo se realizaron mediante prismáticos o catalejo desde una distancia de al menos 15 m con respecto a los animales. Los datos se tomaron durante la época de mayor actividad de los ejemplares (abril a julio), registrándose en una grabadora los tipos de comportamientos observados así como las características (sexo, clase de edad) de los ejemplares que los realizaban. En algunas ocasiones, se anotaba también la localización de las pautas presentadas (entre ellas las agresivas) por ejemplares reconocidos con respecto a un sistema de referencia espacial basado en pequeñas estacas situadas en las esquinas de cuadrículas de 2×2 m (ver detalles en MOLINA BORJA, 1985; 1987a). Los lagartos se reconocían inicialmente mediante una marca de color situada en las placas cefálicas y, posteriormente, cuando dicha marca se perdía, por medio de rasgos morfológicos o de coloración peculiares de cada ejemplar.

Experimentos de comportamiento agresivo en el laboratorio

Para este tipo de experimentos se capturaban ejemplares en el campo y eran situados individualmente en terrarios, los cuales estaban colocados a su vez dentro de habitaciones acondicionadas con un ciclo de luz-oscuridad (12:12 h) y una temperatura de 28,5 °C. Después de al menos una semana de habituación a dichas condiciones se elegían parejas de individuos al azar y se les colocaba en un terrario neutral ($1 \times 0.52 \times 0.50$ m). Después de que los dos individuos iniciaban su actividad de locomoción normal, se registraban en vídeo todas las pautas de comportamiento que mostraban ambos lagartos, cuantificándose posteriormente la frecuencia (y/o duración) de las pautas presentadas durante la secuencia agresiva. La duración máxima de los enfrentamientos fué siempre de 30 min., aunque en muchas ocasiones era evidente cual individuo resultaba ser el

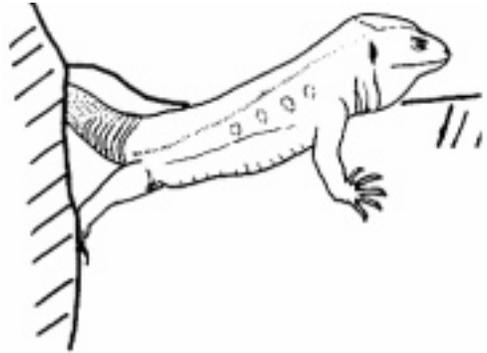


Figura 2.- Dibujo correspondiente a la pauta de “hinchar gola”, durante la fase inicial de una secuencia agresiva en *G. galloti galloti*. Tomado de Viera, 1981, 8: 43-78.

ganador del enfrentamiento antes de transcurrido ese tiempo. Después de finalizar el ensayo, se tomaban datos de los rasgos morfológicos (longitud cabeza-cloaca, longitud del píleo, ancho del píleo, alto de la cabeza y longitud de los miembros anterior y posterior) así como el color del primer ocelo lateral mediante un sistema de referencia de cartulinas de color (sistema Munsell) (ver más detalles en MOLINA-BORJA *et al.*, 1998).

Análisis estadísticos

La comparación de los datos morfológicos y de comportamiento de los individuos ganadores y perdedores de los enfrentamientos se realizó mediante tests no paramétricos para dos muestras dependientes. La relación entre diferencias morfológicas de los contendientes e intensidad de la interacción se analizó mediante correlaciones y regresión (método RMA, CLARKE, 1980).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Pautas de la secuencia agresiva en especies de *Gallotia*

Las pautas que se producen durante la secuencia agresiva son bastante similares en las distintas especies e incluyen “hinchar gola” (Fig. 2),

Tabla 1: Presencia de las pautas de la secuencia agresiva en ejemplares machos y hembras adultos de las distintas especies de *Gallotia*.

Especie	Sacar lengua	Sacudidas cabeza	Hinchar gola	Abarcar cabeza	Morder			Rodar
					Cabeza	Tronco	Cola	
<i>G. atlantica atlantica</i>	+	?	+	–	+	+	+	+
<i>G. a. mahoratae</i>	?	?	+	?	+	+	+	?
<i>G. caesaris caesaris</i>	+	+	+	–	+	+	+	+
<i>G. c. gomeræ</i>	+	?	+	–	+	+	+	+
<i>G. galloti eisentrauti</i>	+	+	+	–	+	+	+	+
<i>G. g. galloti</i>	+	+	+	–	+	+	+	+
<i>G. g. palmae</i>	+	?	+	–	+	+	+	+
<i>G. intermedia</i>	?	?	+	?	?	?	?	?
<i>G. gomerana</i>	?	+	+	+	+	+	+	?
<i>G. simonyi machadoi</i>	?	?	+	?	?	?	?	?
<i>G. stehlini</i>	+	–	+	+	+	+	+	?

+ : presente

– : ausente

? : sin datos

“extrusión de lengua”, “morder” y “rodar” (Tabla 1, descripciones en MOLINA-BORJA et al., 1998) y siendo parecidas también a las descritas en otros lacértidos (KRAMER, 1937; KITZLER, 1941; WEBER, 1957; VERBEEK, 1972). No obstante, existen variaciones dentro de *Gallotia* respecto a la presencia o no de “sacudidas de cabeza” en dicha secuencia. Esta pauta consistió en leves y rápidos movimientos de cabeza en sentido vertical que ocurrieron en la fase inicial de la secuencia agresiva, cuando un ejemplar se acercaba al otro con la gola hinchada. Durante una interacción agresiva observada en el campo para *G. g. galloti*, dos ejemplares macho quedaron a 1 m de distancia mientras realizaban estas sacudidas de cabeza después de haber participado en una persecución especialmente intensa (observaciones no publicadas). Además de la especie citada, se han observado estas sacudidas de cabeza en machos de *G. g. eisentrauti*, *G. c. caesaris* y al menos entre hembras del lagarto gigante de La Gomera (Tabla 1). Esta pauta solo ha sido

descrita ocasionalmente en los contextos agresivos de muy pocas especies de lacértidos (VICENTE, 1989; IN den BOSCH, 1986) y se asemejan en su forma de expresión a pautas de comportamiento (“assertion displays”) que se dan en los contextos agresivos de algunos iguanidos (CARPENTER, 1967, 1978, 1982; JENSEN 1971, 1975; JENSSEN & GLADSON, 1984). Dada la distancia filogenética entre ambas familias de lagartos, podría tratarse de una convergencia y su función está por determinar, aunque parece ser una pauta de baja intensidad agresiva utilizada en la comunicación agonística a distancias cortas entre los contendientes.

Por otra parte, existen diferencias entre las especies de *Gallotia* en la forma en que se realizan los intentos de morder: generalmente, después de la fase de hinchar la gola, los ejemplares realizan ataques directos a la cabeza o al cuerpo del contrincante, intentando morderlo o haciéndolo. No obstante, en los enfrentamientos entre machos de *G. stehlini*, existe

una pauta consistente en abrir la boca e intentar abarcar, lateralmente, la cabeza del oponente sin realizar, aparentemente, esfuerzo para morder (pauta "Abarcar cabeza" en Tabla 1). Una pauta similar se ha podido observar en ejemplares del recientemente descubierto lagarto gigante de La Gomera (nombre propuesto: *G. gomerana*; observaciones no publicadas).

El establecimiento de los tipos y características de las pautas permite abordar luego el tema de la mayor o menor amplitud del repertorio parcial o total de comportamientos (etograma) de una especie en relación con especies afines (mismo género o familia). En concreto, el repertorio de pautas dentro del contexto agresivo de *Gallotia* se manifiesta como más complejo de lo esperado, teniendo en cuenta los datos publicados hasta el presente para otras especies de lacértidos (VERBEEK, 1972), y lo expresado por CARPENTER & FERGUSON (1977) sobre una supuesta simplicidad de las exhibiciones agresivas en esta familia. Por otra parte, el conocimiento del repertorio de comportamientos es la base para la comparación entre especies emparentadas utilizando los árboles filogenéticos ya disponibles obtenidos, por ejemplo, de las secuencias genéticas de pares de bases (GONZÁLEZ et al. 1996). Ello permitiría deducir la posible evolución de una o varias pautas de comportamiento dentro del grupo de especies emparentadas que se considere. Datos de comportamiento se utilizaron ya para el establecimiento de la filogenia de los lacértidos en los trabajos de ARNOLD (1973, 1989) y un acercamiento filogenético al estudio de la evolución del comportamiento se ha realizado por ejemplo para las características de las exhibiciones agonísticas en especies del género *Sceloporus* (MARTINS, 1993), el uso del espacio en lagartos de varias familias (MARTINS, 1994), el tipo de alimentación (COOPER, 1995), la velocidad de carrera en lacértidos (BAUWENS et al., 1995), o la evolución de la herbivoría en especies de la misma familia (VAN DAMME, 1999).

Resultados de enfrentamientos entre machos (*G. galloti galloti*)

Registros del comportamiento durante interacciones agonísticas establecidas entre machos de *G. g. galloti* en las condiciones controladas de cautividad ya descritas (ver Métodos) han mostrado que se produce una secuencia característica de pautas agresivas. Inicialmente se manifiestan aquellas de menor coste como la extensión de la región gular y la compresión del tronco (exhibiciones visuales), pudiendo ocurrir que ya en esta fase uno de los individuos se retire, no siguiendo el enfrentamiento. Si dichas pautas no son suficientes para determinar cual es el individuo ganador, se produce una escalada en la pelea expresada por la realización de otras pautas de mayor coste como mordiscos y persecuciones entre los individuos (MOLINA BORJA et al. 1998).

Esta secuencia de pautas de baja a alta intensidad es común en muchas especies animales y sigue las predicciones del modelo de evaluación del contendiente de ENQUIST Y LEIMAR (1983). Además, se cumple en *G. g. galloti* la predicción de que existe una mayor probabilidad de ganar para individuos con mayor capacidad en la lucha (aquellos con mayor talla o peso corporal) y de que existe una relación negativa entre la magnitud de la asimetría en ésta u otras características (talla corporal y dimensiones de la cabeza) y la intensidad de la interacción agresiva (Fig. 3). Los individuos ganadores exhibieron, además, frecuencias relativas de las pautas agresivas mayores que las de los perdedores (Fig. 4).

Similares resultados han sido obtenidos en enfrentamientos entre machos de otras especies de lagartos (RUBY, 1981; TOKARZ, 1985; EDSMAN, 1990; HEWS, 1990; CARPENTER, 1995) y, en general, los resultados son interpretados en el sentido de que determinados factores morfológicos (tamaño corporal, tamaño de la cabeza) y conductuales (frecuencia de exhibiciones y de mordidas) pueden haber sido seleccionados activamente durante la

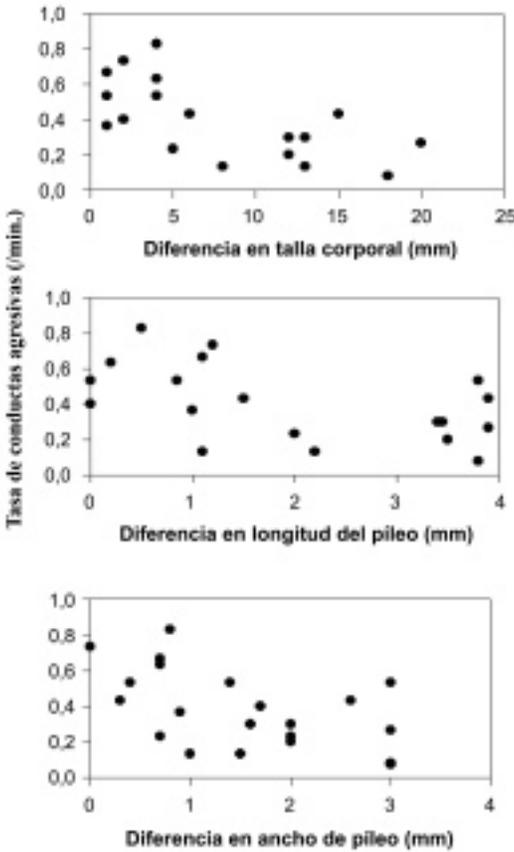


Figura 3.- Relación entre la diferencia en talla corporal (a), longitud (b) y ancho (c) del pìleo de los contendientes en los enfrentamientos (*G. g. galloti*) e intensidad de la interacción agresiva (medida como número total de pautas agresivas por unidad de tiempo). Correlaciones de Spearman (n=20): (a): $r = -0.65$, $p = 0.002$; (b): $r = -0.48$, $p = 0.03$; (c): $r = -0.5$, $p = 0.025$. Tomado de Ethology, 1998, 104: 314-322. Reimpreso con permiso de Blackwell Wissenschafts-Verlag Berlin, GmbH.

evolución. El tamaño de la cabeza (y seguramente la fuerza del mordisco, HERREL *et al.*, 1999) puede tener especial importancia en la lucha entre machos y pudiera haber sido un rasgo realizado por competición intrasexual (CAROTHERS, 1984; VITT & COOPER, 1985; ANDERSON & VITT, 1990; HEWS, 1990, 1996). Resultados no publicados muestran que el ta-

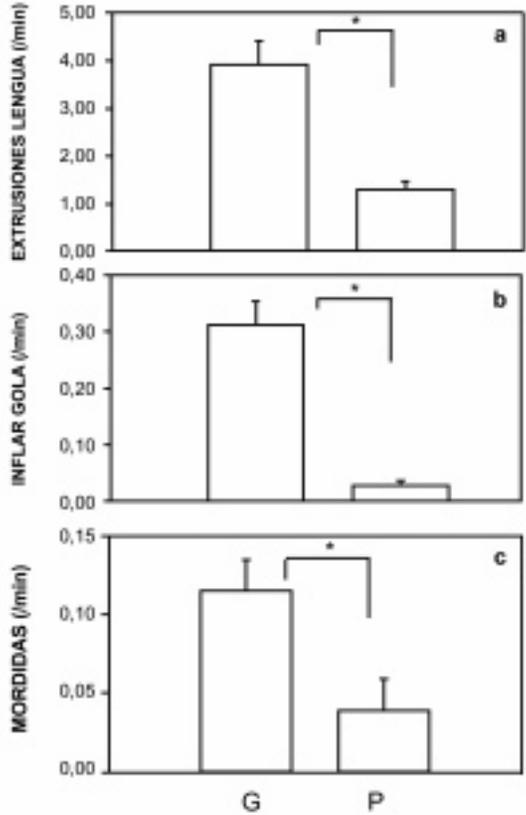


Figura 4.- Diferencias entre ganadores (G) y perdedores (P) de los enfrentamientos entre machos (*G. galloti galloti*) en base a la frecuencia relativa de ejecución de las pautas “Hinchar gola”, “Sacar lengua” y “Morder”. *: diferencia significativa ($p < 0.05$). Tomado de Ethology, 1998, 104: 314-322. Reimpreso con permiso de Blackwell Wissenschafts-Verlag Berlin, GmbH.

maño relativo de la cabeza es significativamente mayor en los machos que en las hembras de la mayor parte de especies de *Gallotia* (MOLINA BORJA *et al.*, en preparación) y, por lo tanto, sugieren que la competición intrasexual puede haber sido un factor importante en la evolución de este rasgo en este grupo de especies.

Otras características como el tamaño y el color de los ocelos laterales pueden jugar un

papel importante en determinar las probabilidades de victoria por parte de uno de los contendientes. Así, se ha comprobado que los ejemplares que tienen un mayor grado de desarrollo de estos distintivos (indicadores de status –“badges”–) suelen ser los individuos que ganan en los enfrentamientos (manchas pectorales en paseriformes, SENAR *et al.*, 1993; colores de la garganta o cabeza en lagartos: THOMPSON & MOORE, 1992; OLSON, 1994; ZUCKER, 1994). Aunque resultados de experimentos con interacciones entre machos de *G.g. eisentrauti* mostraron que no existe una relación entre el número de ocelos azules laterales de los contendientes y la probabilidad de ganar (datos no publicados), es probable que el color y/o el tamaño de dichos ocelos sea un factor importante que se use como señal de estatus en los individuos y que pueda condicionar su éxito en la pelea. Así, por ejemplo, de siete peleas donde los contendientes difirieron en el color básico (hue) del primer ocelo lateral, los individuos (machos de *G. galloti galloti*) ganadores tuvieron siempre un color azul más claro que el de los perdedores (MOLINA-BORJA *et al.* 1998). Trabajos en desarrollo actualmente van dirigidos a intentar demostrar experimentalmente esta hipótesis.

En resumen, con la salvedad del trabajo de VERBEEK (1972) de comparación cualitativa de pautas de comportamiento en algunas especies de lacértidos europeos, los datos obtenidos hasta ahora para *Gallotia* aportan las primeras aproximaciones comparadas de análisis de pautas agresivas dentro de un grupo de especies muy emparentadas dentro de los lacértidos y muestran que existen pautas como las “sacudidas de cabeza” que no son comunes en otras especies de la misma familia. Por otra parte, los datos de enfrentamientos agresivos entre machos muestran que, en especies de *Gallotia*, el tamaño corporal, el tamaño de la cabeza, una mayor frecuencia de las exhibiciones agresivas así como, probablemente, la coloración de los ocelos laterales son rasgos importantes en determinar el éxito en la pelea

y, por tanto, han podido ser modelados por selección intrasexual. Una vez se complete el cuadro de presencias y ausencias de las pautas agresivas en las diversas especies de *Gallotia*, y que se obtengan datos cuantitativos de cada una de las pautas durante los contextos agresivos, se podrá abordar un análisis filogenético que permita deducir su posible evolución dentro de este grupo de especies.

Agradecimientos

Diversos colaboradores participaron en la toma de datos de las observaciones de campo y en los experimentos de laboratorio; estoy especialmente agradecido a Mónica Padrón, Teresa Alfonso, Claribel González, Javier Méndez, Ana Román, Gara Mesa, Cristina Rivero y Yaiza Herrera. Miguel A. Rodríguez Domínguez suministró datos relativos al lagarto gigante de El Hierro. Agradezco la labor editorial de Enrique Font. La colaboración eficaz y continua de Nieves Guadalupe Acosta González en el mantenimiento de los lagartos en buenas condiciones durante sus estancias temporales en el laboratorio es muy apreciada, así como la de Tomás Gómez por su ayuda en ajustes electrónicos y la de Mario Díaz en el apoyo informático. Parte de los resultados expuestos aquí fueron obtenidos durante la realización de un proyecto financiado por la Consejería de Educación del Gobierno Autónomo de Canarias (Beca nº 92/130).

REFERENCIAS

- ANDERSON, R. A., VITT, L. J. (1990): Sexual selection versus alternative causes of sexual dimorphism in teiid lizards. *Oecologia* 84: 145-157.
- ARNOLD, E. N. (1973): Relationships of the paleartic lizards assigned to the genera *Lacerta*, *Algyroides* and *Psammodromus*. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist., Zoology)* 25: 289-366.
- ARNOLD, E.N. (1989): Towards a phylogeny and biogeography of the Lacertidae: rela-

- tionships within an Old-World family of lizards derived from morphology. *Bull. Brit. Mus. (Natural History, Zoology)* 55: 209-257.
- BAUWENS, D.; GARLAND jr., T.; CASTILLA, A.M.; VAN DAMME, R. (1995): Evolution of sprint speed in lacertid lizards: morphological, physiological and behavioral covariation. *Evolution*, 49 (5): 848-863.
- CAROTHERS, J. H. (1981): Dominance and competition in an herbivorous lizard. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 8: 261-266.
- CAROTHERS, J.H. (1984): Sexual selection and sexual dimorphism in some herbivorous lizards. *Am. Nat.*, 124: 244-254.
- CARPENTER, C.C. (1967): Display patterns of the Mexican iguanid lizards of the genus *Uma*. *Herpetologica*, 23: 285-293.
- CARPENTER, C.C. (1978): Comparative Display Behavior in the genus *Sceloporus* (Iguanidae). *Contributions in Biology and Geology to the Milwaukee Public Museum*, 18:1-71
- CARPENTER, C.C. (1982): The aggressive displays of iguanine lizards, pp. 215-231, in: G.M. Burghardt, A.S. Rand (eds.), *Iguanas of the World*, Noyes, Park Ridge.
- CARPENTER, C.C., FERGUSON, G.W. (1977): Variation and evolution of stereotyped behavior in reptiles, pp. 335-554, in: C. Gans, & D.W. Tinkle (eds.), *Biology of the Reptilia*, vol. 7. Academic Press, New York..
- CARPENTER, G.C. (1995): Modelling dominance: the influence of size, coloration, and experience on dominance relations in tree lizards (*Urosaurus ornatus*). *Herpetol. Monogr.*, 9: 88-101.
- CEJUDO, D. ; MÁRQUEZ, R.; GARCÍA MÁRQUEZ, M.; BOWKER, R.G. (1997): Catálogo comportamental de *Gallotia simonyi*, el lagarto gigante de El Hierro (Islas Canarias). *Rev. Esp. Herp.*, 11: 7-17.
- CLARKE, M. R. B. (1980): The reduced major axis of a bivariate sample. *Biometrika* 67: 441-446.
- COOPER, W.E. jr. (1995): Foraging mode, prey chemical discrimination, and phylogeny in lizards. *Anim. Behav.*, 50: 973-985.
- COOPER, W.E., VITT, L.J. (1988): Orange head coloration of the male broad-headed skink (*Eumeces laticeps*), a sexually selected social cue. *Copeia* 1988: 1-6.
- EDSMAN, L. (1990): *Territoriality and competition in wall lizards*. Doctoral dissertation, Univ. Stockholm.
- ENQUIST, M. (1985): Communication during aggressive interactions with particular reference to variation in choice of behaviour. *Anim. Behav.* 33: 1152-1161.
- ENQUIST, M., LEIMAR, O. (1983): Evolution of fighting behavior decision rules and assessment of relative strength. *J. Theor. Biol.* 102: 387-410.
- GONZÁLEZ, P. P.; PINTO, F.; NOGALES, M.; JIMÉNEZ-ASENSIO, J.; HERNÁNDEZ, M., CABRERA, V.M. (1996): Phylogenetic relationships of the Canary Islands endemic lizard genus *Gallotia* (Sauria: Lacertidae), inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molec. Phylogenet. & Evolut.*, 6: 63-71.
- GREENBERG, N. (1977): An ethogram of the blue spiny lizard *Sceloporus cyanogenys* (Sauria, Iguanidae). *J. Herpetol.*, 11(2): 177-195.
- HEWS, D.K. (1990): Examining hypotheses generated by field measures of sexual selection on male lizards *Uta palmeri*. *Evolution* 44: 1956-1966.
- HEWS, D.K. (1996): Size and scaling of sexually-selected traits in the lizard, *Uta palmeri*. *J. Zool.* 238: 743-757.
- HERREL, A., SPITHOVEN, L., VAN DAMME, R., DE VREE, F. (1999): Sexual dimorphism of head size in *Gallotia galloti*; testing the niche divergence hypothesis by functional analyses. *Funct. Ecol.* 13(3): 289-297.
- IN DEN BOSCH, H.A.J. (1986): Zu Fortpflanzung und sozialem Verhalten von *Psammmodromus hispanicus*, Fitzinger, 1826, nebst einigen Bemerkungen zu *Psammmodromus algerus* (Linnaeus, 1766). *Salamandra*, 22; 113-125.
- JENSSSEN, T.A. (1971): Display analysis of *Anolis nebulosus* (Sauria, Iguanidae). *Copeia* 1971: 197-209.

- JENSSEN, T.A. (1975): Display repertoire of a male *Phenacosaurus heterodermus* (Sauria: Iguanidae). *Herpetologica*, 31: 48-55.
- JENSSEN, T. A., GLADSON, N. L. (1984): A comparative display analysis of the *Anolis brevirostris* complex in Haiti. *J. Herpetol.* 18: 217-230.
- JENSSEN, T.A., NUÑEZ, S.C. (1998): Spatial and breeding relationships of the lizard *Anolis carolinensis*: evidence of intrasexual selection. *Behaviour*, 135: 981- 1003.
- KITZLER, G. (1941): Die paarungsbiologie einiger Eidechsen. *Z. Tierpsychol.*, 4: 353-402.
- KRAMER, G. (1937): Beobachtungen über Paarungsbiologie und sociales Verhalten von Mauereidechsen. *Z. Morph. Ökol. Tiere*, 32: 752-783.
- MARTINS, E.P. (1993): A comparative study of the evolution of *Sceloporus* push-up displays. *Am. Nat.*, 142: 994-1018
- MARTINS, E.P. (1994): Phylogenetic perspectives on the evolution of lizard territoriality, pp. 117-144, in: L.J. Vitt & E.R. Pianka (eds.), *Lizard Ecology. Historical and experimental perspectives*. Princeton University Press.
- MOLINA-BORJA, M. (1981): Etograma del lagarto de Tenerife, *Gallotia galloti galloti* (Sauria-Lacertidae). *Doñana Act. Vert.*, 8: 43-78.
- MOLINA-BORJA, M. (1985): Spatial and temporal behaviour of *Gallotia galloti* in a natural population of Tenerife. *Bonn. Zool. Beitr.* 36(3-4): 541-552.
- MOLINA-BORJA, M. (1986): Data on courting behaviour patterns in some canarian lizards. *Vieraea*, 16: 17-22.
- MOLINA-BORJA, M. (1987a): Spatio-temporal distribution of aggressive and courting behaviors in a population of lizards (*Gallotia galloti*) from Tenerife, the Canary Islands. *J. Ethol.*, 5(1): 11-16.
- MOLINA-BORJA, M. (1987b): Additions to the ethogram of the lizard *Gallotia galloti* from Tenerife, Canary Islands. *Vieraea*, 17: 171-178.
- MOLINA-BORJA, M. (1991): Notes on alimentary habits and spatial-temporal distribution of eating behaviour patterns in a natural population of lizards (*Gallotia galloti*). *Vieraea*, 20: 1-9
- MOLINA-BORJA, M., PADRÓN-FUMERO, M., ALFONSO-MARTÍN, T. (1998): Morphological and behavioural traits affecting the intensity and outcome of male contests in *Gallotia galloti galloti* (Family Lacertidae). *Ethology* 104: 314-322.
- OLSSON, M. (1992): Contest success in relation to size and residency in male sand lizards, *Lacerta agilis*. *Anim. Behav.* 44: 386-388.
- OLSSON, M. (1994): Nuptial coloration in the sand lizard, *Lacerta agilis*: an intra-sexually selected cue to fighting ability. *Anim. Behav.*, 44: 386-388.
- RODRÍGUEZ-DOMÍNGUEZ, M.A., MOLINA-BORJA, M. (1998): Reproduction of the endangered Hierro giant lizard *Gallotia simonyi machadoi* (Sauria: Lacertidae). *J. Herpetol.*, 32: 498-504.
- RUBY, D.E. (1981): Phenotypic correlates of male reproductive success in the lizard *Sceloporus jarrovi*, pp. 96-107, in: R.D. Alexander and D.W. Tinkle (eds.), *Natural Selection and Social Behavior*. Chiron Press, New York.
- SENAR, J.C., CAMERINO, M., COPETE, J.L., METCALFE, N.B. (1993): Variation in the black bib of the Eurasian siskin (*Carduelis spinus*) and its role as a reliable badge of dominance. *Auk*, 110: 924-927.
- THOMPSON, C.W., MOORE, M.C. (1992): Throat colour reliably signals status in male tree lizards, *Urosaurus ornatus*. *Anim. Behav.*, 42: 745-753.
- TOKARZ, R. R. (1985): Body size as a factor determining dominance in staged agonistic encounters between male brown anoles (*Anolis sagrei*). *Anim. Behav.* 33: 746-753.
- TRIVERS, R. L. (1976): Sexual selection and resource-acquiring abilities in *Anolis garmani*. *Evolution*, 30: 253-269.

- VAN DAMME, R. (1999): Evolution of herbivory in lacertid lizards: effects of insularity and body size. *J. Herpetol.*, 33: 663-674.
- VERBEEK, B. (1972): Ethologische Untersuchungen an einigen europäischen Eidechsen. *Bonn. zool. Beitr.*, 23: 122-151.
- VICENTE, L.A. (1989): Novos dados sobre o comportamento de *Lacerta lepida* (Daudin 1802) (Sauria-Lacertidae). Uma população insular - Ilha da Berlenga (Portugal). *Treb. Soc. Cat. Ictio. Herp.*, 2: 232-249.
- VINEGAR, M.B. (1975): Comparative aggression in *Sceloporus virgatus*, *S. undulatus consobrinus*, and *S.u. tristichus* (Sauria: Iguaniidae). *Anim. Behav.*, 23: 279-286.
- VITT, J. L., COOPER, W. E. JR. (1985): The evolution of sexual dimorphism in the skink *Eumeces laticeps*: an example of sexual selection. *Can. J. Zool.* 63: 995-1002.
- WEBER, H. (1957): Vergleichende Untersuchung des Verhaltens von Smaragdeidechsen (*Lacerta viridis*), Mauereidechsen (*L.muralis*) und Perleidechsen (*L. lepida*). *Z. Tierpsychol.*, 14: 448-472.
- WILSON, E. O. (1980): *Sociobiología : la nueva síntesis*. Ed. Omega, Barcelona.
- ZUCKER, N. (1994): Social influence on the use of a modifiable status signal. *Anim. Behav.*, 48: 1317-1324.
- ZUCKER, N., MURRAY, L. (1996): Determinants of dominance in the tree lizard *Urosaurus ornatus*: the relative importance of mass, previous experience and coloration. *Ethology* 102:812-825.