

Visió en color i coloracions dels lacèrtids



Director

Enrique Font Bisier

Laboratori d'Etologia

Institut Cavanilles de Biodiversitat i Biologia Evolutiva

Universitat de València

Guillem Pérez i de Lanuza
2012





VNIVERSITAT
DE VALÈNCIA

Institut Cavanilles de Biodiversitat i Biologia Evolutiva

Facultat de Ciències Biològiques

Visió en color i coloracions dels lacèrtids

Doctorand: Guillem Pérez i de Lanuza

Director: Enrique Font Bisier

Programa de doctorat: Biodiversitat i Biologia evolutiva

Ussat 2011/València 2012

Tesi presentada per Guillem Pérez i de Lanuza per optar al grau de Doctor en Biologia per la Universitat de València.

Firmat: Guillem Pérez i de Lanuza

Tesi dirigida pel doctor

Enrique Font Bisier

Professor Titular de Zoologia

Universitat de València

Aquest treball ha estat finançat per un projecte del Ministeri d'Educació i Ciència (CGL2006-03843), un projecte de la Generalitat Valenciana (ACOMP/2009/339), una Beca de Col·laboració del Ministeri d'Educació i Ciència, una Borsa d'Estudi dels Països Catalans de l'Institut d'Estudis Catalans, una beca Xadrian i una beca FPU del Ministeri d'Educació i Ciència.

A Vicent i a Paco

Agraïments

En primer lloc he d'agrair el suport i l'ajuda que sempre m'ha prestat el conjunt de gent que forma part del Laboratori d'Etologia del ICBiBE. Elles i ells sempre han estat disposats a ajudar-me, tant a l'hora de realitzar el treball de camp, com les mesures i les anàlisis, i han millorat substancialment aquest text, i tots els altres, amb correccions i comentaris enriquidors. Així, doncs, moltes gràcies a E. Font, E. Desfilis, P. Carazo, C. Sampedro, D. Barbosa, K. Sánchez, P. Molina, S. Luna, A. Salazar, I. Damas, B. Alfthan i a la gent que, encara que de manera puntual, ha passat pel laboratori tots aquests anys. E. Font mereix un reconeixement especial com a inspirador i promotor d'aquesta tesi, en la qual, contra tot pronòstic, he hagut d'aprendre coses que en un principi em quedaven molt llunyanes, com són alguns aspectes bàsics d'òptica, tècniques histològiques i de microscòpia, tècniques moleculars, o mètodes d'anàlisi comparada.

També he d'agrair el suport familiar, sempre imprescindible i també entusiasta, tot i que l'ambient general siga principalment literari i artístic! Així doncs, moltes gràcies a L. Ibàñez i a A., L. (o R.?) Pérez i Ibàñez, que ve en camí. Moltes gràcies a E. de Lanuza, F. Pérez, H. van Lawick, a A. Lanuza i X. Pérez, mecenes científics i, és clar, a paulapé i la seua paciència i tècnica. I també moltes gràcies als de tot i als de sempre, J. Vidal, C. Millán, A. Soler i V. Valls.

Igualment, vull donar les gràcies als companys de dins i fora del Cavanilles amb qui he compartit projectes científics (o no), de la carrera, en el moment de fer-la o com a professor en pràctiques. Són A. Agut, X. Guillem, I. Calabuig, E. Soler, A.M. Tortajada, S. Garcia, M.J. Ferrer, Q. Font, J. Lozano, J. Prat, G. Gutiérrez, E. Beltran, J. Heredero, V.

Sentandreu, J. Lluch, V. Roca, X. Baixeras, M. Serra, M.J. Carmona, P. González, M. Soriano, J.M. Michelena, J.L. Monterde, P. Navarro, R. Gómez, P. Cid, A. Lamelas i A. Latorre, que ha capitanejat la part molecular d'aquesta tesi.

També he de donar les gràcies a tots aquells amb qui he creuat els camins científics. Alguns ja molt bons amics; altres, que, tot i només haver-nos conegut a través del correu electrònic, m'han ajudat en tot allò que els he demanat. Moltes gràcies, doncs, a M.A. Carretero, F. Ceacero, A. Kaliontzopoulou, M. Molina-Borja, J. Harris, F. Amat, J.C. Brito, I. Sanz, J.A. Mateo, M. Whiting, L.J. Fleishman, J. Macedonia, B. Radja, Z. Tadić, E.D. Valakos, M. Caswell, T. Garland i P.A. Crochet.

Per últim, aquesta tesi ha pogut incloure mostres de gran part de les espècies de lacèrtids de la Mediterrània gràcies a A. Lanuza i X. Pérez, i també a la generositat de la gent del CIBIO, a M.A. Carretero i J. Harris. Gràcies a ells he pogut passejar la canya i l'espectrofotòmetre per uns quants indrets, des de l'Alt Atles fins al Peloponès.

Com a conseqüència d'haver pegat tantes voltes, he d'agrair el suport prestat per la Conselleria d'Infraestructures, Territori i Medi Ambient de la Generalitat Valenciana, Conselleria de Medi Ambient de les Illes Balears, Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía, Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Castilla y León, Préfecture des Pyrénées-Orientales, Parc Natural de Sa Dragonera, Parc Natural de les Salines d'Eivissa i Formentera, Parc Nacional de Cabrera, Parque Natural Sierra de Cazorla, Segura y las Villas, Parque Natural de Gredos i el Parc Natural del Penyagolosa. Així com la cobertura prestada pel Centro de Investigação em Biodiversidade e Recursos Genéticos (Universidade do Porto), la Universitat d'Atenes i la Universitat de Zagreb.

Índex

APARTAT I. INTRODUCCIÓ GENERAL I METODOLOGIA

Capítol 1. Introducció general	21
1.1 Visió en color	25
1.2 Coloracions	30
1.3 Per què la coloració dels lacèrtids?	32
1.4 Objectius	34
Caixa 1. Elements que condicionen la percepció del color	36
Capítol 2. Material i mètodes	45
2.1 Instrumentació	47
2.2 Mètodes d'anàlisi	52
2.3 Variables emprades	58
2.4 Fotografia en l'UV	61
2.5 Morfometria i qualitat dels individus	61
2.6 Espècies estudiades	63
2.7 Tractament dels animals i consideracions ètiques	64

2.8 Nomenclatura de les espècies	69	6.3 Resultats	191
2.9 Nomenclatura dels colors	69	6.4 Discussió	200
<hr/>		<hr/>	
APARTAT II. RESULTATS I DESENVOLUPAMENT ARGUMENTAL		Caixa 3. Policromatismes en els lacèrtids	
Capítol 3. Visió en color en els lacèrtids: visió en l'ultraviolat pròxim	73	Capítol 7. Selecció natural i selecció sexual en l'evolució de les coloracions dels lacèrtids	211
3.1 Introducció	75	7.1 Introducció	213
3.2 Material i mètodes	81	7.2 Material i mètodes	215
3.3 Resultats	86	7.3 Resultats	219
3.4 Discussió	90	7.4 Discussió	227
<hr/>		<hr/>	
Capítol 4. Els colors dels lacèrtids	97	APARTAT III. CONCLUSIONS FINALS	
4.1 Introducció	99	Capítol 8. Conclusions finals	233
4.2 Material i mètodes	101	Referències	241
4.3 Resultats	105	Glossari	283
4.4 Discussió	126	Annex	285
Caixa 2. Cauteles amb l'espectrofotometria: mals usos i males interpretacions	137	Índex de figures	291
<hr/>		Índex de taules	293
Capítol 5. Què ens ensenyen les tècniques objectives de mesura i anàlisi de les coloracions? Tres casos d'estudi	143	<hr/>	
5.1 Introducció	145		
5.2 Reflectància UV en la coloració nupcial de <i>Lacerta agilis</i>	147		
5.3 Dicromatisme sexual críptic en <i>Timon lepidus</i>	152		
5.4 Els lacèrtids blaus i els blaus dels lacèrtids. Policromatisme UV en <i>Podarcis lilfordi</i>	164		
5.5 Visió de conjunt	177		
<hr/>			
Capítol 6. Eficàcia i contingut de les coloracions dels lacèrtids	179		
6.1 Introducció	181		
6.2 Material i mètodes	184		

Apartat I

Introducció general i metodologia

Un soir, alors qu'après un de ces spectacles j'étais allé boire un verre chez une personnalité locale, un respectable professeur, à l'habit sévère, s'approcha de moi et, tout en me dévisageant avec attention, me dit d'une voix courtoise :

-Vous m'avez beaucoup intéressé, monsieur...

Comme je le remerciais d'une formule de convenance, il ajouta :

-Mais que faites-vous habituellement dans la vie ? Ingénieur, professeur ?...

Le brave homme ne put cacher un certain étonnement lorsque je répondis :

-Nullement, monsieur, je suis simplement guide de haute montagne.

Lionel Terray (Les conquérants de l'inutile, 1961)



Capítol 1

Introducció general

Des que el darwinisme féu fora de la biologia a déu, molts són els avanços científics que s'han anat produint per situar l'ésser humà en el seu lloc. I, si se'm permet dir-ho així, també l'ésser avià, l'ésser ictià, l'ésser aràcnid, etc. L'antropocentrisme ha esdevingut durant molt de temps un llast per a molts camps de la recerca científica i per desgràcia, encara ho és en més ocasions que no ens pensem (Sandvik, 2009; Shettleworth, 2012).

Un dels fenòmens més comuns a l'hora d'interpretar el món que ens envolta és el d'atorgar qualitats humanes a entitats que no ho són, d'humanes. És el que coneixem com a antropomorfisme. Molt sovint, l'adopció (en principi inconscient) d'una actitud antropomòrfica suposa fer una mala interpretació d'aquelles coses que pretenem estudiar i, en definitiva, comprendre. Els primers crítics de l'antropomorfisme advocaven per una eradicació total d'aquesta manera d'interpretar una part de la realitat per considerar-la el pitjor error que pot cometre's en els estudis del comportament animal (Loeb, 1900; Morgan, 1903; Watson, 1930; Skinner, 1938; Keeton, 1967). No obstant, des d'aquells plantejaments extrems s'han produït alguns canvis (vegeu, però, Wynne, 2007a,b). Així, hem de ser conscients que per a bé o per a mal, la nostra percepció de la realitat, les ferramentes d'anàlisi, la tecnologia desenvolupada per ajudar-hi, i fins i tot les idees que subjauen en la recerca científica, són inevitablement humanes. Fins i tot es pot pensar que, potser pel fet de ser humans, ens és impossible d'alliberar-nos d'una certa predisposició a l'antropomorfisme (Kennedy, 1992).

Actualment, alguns autors defensen que l'antropomorfisme no només és inevitable, sinó que podria fins i tot resultar útil o necessari en l'estudi del comportament animal (Burghardt, 1991; de Waal, 1997, 1999; Timberlake, 1997, 1999). Ara bé,

l'antropomorfisme pel qual advoquen aquests autors no és l'antropomorfisme ingenu, acrític i injustificat, sinó un antropomorfisme crític, basat en un sòlid coneixement de la biologia de les espècies que pretenem estudiar. I adverteixen amb contundència, això sí, contra les conseqüències especialment negatives de no tenir en compte determinades consideracions sobre l'antropomorfisme. Quan pretenem estudiar, diuen, aspectes del món que depenen en alguna mesura de com els perceben altres organismes dotats de sistemes sensorials equivalents però diferents dels nostres, el risc més gran és no considerar aquestes diferències de percepció. És a dir, el perill és caure en l'antropomorfisme per omissió o per defecte (Rivas & Burghardt, 2002).

L'antropomorfisme per omissió és aquell que es produeix quan per defecte assumim que les capacitats sensorials dels animals que estudiem són similars a les nostres. Els efectes perjudicials de no considerar aquestes diferències i la limitació que açò suposa els podem detectar en moltes disciplines (vegeu-ne múltiples exemples a Rivas & Burghardt, 2002). Un investigador pot assumir, per exemple, que la seua percepció auditiva és similar a la dels animals amb què treballa. Això el durà a considerar que un so audible per a ella també ho serà per a l'animal estudiat i que, pel contrari, un so que ella siga incapaç d'escoltar mai no podrà afectar el comportament de l'animal ni els resultats d'un experiment. No obstant, existeixen moltes espècies per a les quals els infrasons o els ultrasons són audibles (Blumberg, 1992; Poole *et al.*, 1988; McComb *et al.*, 2000; Constantini & D'Amato, 2006; Portfors, 2007; Feng & Narins, 2008; Arch *et al.*, 2009; Brudzynski & Fletcher, 2010). Cada espècie viu en un món sensorial propi i diferent del de la resta d'espècies i, simplement, no és correcte suposar que l'animal que estudiem percep el món que l'envolta de la mateixa manera que ho fem nosaltres. Molts investigadors coneixen aquestes diferències en la teoria, però corren el risc d'arribar a conclusions errònies en el seu treball si no les reconeixen de manera explícita. Així, doncs, cal que assumim la crítica a l'antropomorfisme acrític que fan Rivas & Burghardt (2002) quan diuen que "potser l'antropomorfisme és només perjudicial en ciència quan no es detecta, quan no es reconeix, o quan s'utilitza com a base per acceptar conclusions obviant la necessitat de posar-les a prova".

Per tal de defugir els efectes negatius de l'antropomorfisme per omissió, podem adoptar concepcions com el teriomorfisme de Timberlake (1997, 1999), o l'antropomorfisme crític de Burghardt (1991), que en definitiva són la voluntat d'adoptar una posició el més aproximada possible a la percepció que té l'organisme estudiat dels fenòmens que es pretén investigar, percepció que prendrem com a referència. Ací, doncs, farem nostra la premissa que Timberlake & Delamater (1991) introdueixen quan diuen que "els experimentadors no només han de calçar-se les sabates del subjecte a estudiar, sinó que han de dur-les posades en caminar, veure, escoltar, tocar i actuar com ho fa el subjecte". O, com diu Burghardt quan proposa (i defensa) l'antropomorfisme crític, hem d'intentar aproximar-nos a l'espècie que estudiem, tot valorant l'empatia i la sensibilitat que ens desperta, però considerant obligatòriament tots els coneixements científics i de la seua història natural (fisiològics,

comportamentals, sensorials, ecològics, etc.) al nostre abast (Burghardt, 1991, 2007). Amb aquestes cauteles i aquest sentit crític, intentarem estudiar com és la percepció visual que les sargantanes tenen del món i d'elles mateixes.

El nostre sistema visual i el nostre sistema nerviós central interpreten d'una determinada manera els estímuls lluminosos que ens envolten. Aquesta interpretació, adaptativa i fruit de la nostra història evolutiva, pot diferir poc, molt o moltíssim de les percepcions, també adaptatives i conseqüència d'altres històries evolutives, que del món fan els òrgans visuals i el sistema nerviós dels altres organismes. Una concepció antropomòrfica (i antropocèntrica) sol implicar que es menystinguen les capacitats de les altres espècies o, en tot cas, que assumim que són semblants a les capacitats humanes (Rivas & Burghardt, 2002). Possiblement el fet que els humans som animals eminentment visuals ha comportat que la visió haja sigut un dels sentits més afectats per l'antropomorfisme per omissió (Endler, 1990; McGraw *et al.*, 1999; Bennett *et al.*, 1994; D'Eath, 1998; McGraw *et al.*, 1999; Cuthill *et al.*, 2000a; Fleishman & Endler, 2000; Oliveira *et al.*, 2000; Eaton, 2005). Així, a diferència del que ocorre amb altres sentits com la quimiorecepció, assumim que, ja que el nostre sistema visual és molt complex (e.g., som capaços de discriminar una gran quantitat de colors diferents, presentem visió estereoscòpica, tenim una bona resolució visual, etc.), la capacitat visual dels altres animals serà, en el millor dels casos, equivalent a la nostra. No obstant, els estudis contemporanis sobre la visió de molts vertebrats i altres tàxons animals van oferint-nos dades que posen en dubte aquesta concepció simplista i, en definitiva, antropomòrfica.

Per tant, el que cal per evitar el risc que suposa caure en l'antropomorfisme per omissió és que els investigadors obtinguem tota la informació disponible sobre les capacitats sensorials dels animals que pretenem estudiar com un primer pas per tal d'aproximar-nos al seu món sensorial. Així, doncs, si, com hem indicat més amunt, el que pretenem és assumir el plantejament de Timberlake i Delamater i les consideracions de Burghardt, la nostra intenció serà, a partir d'ara i tant com ens siga possible, veure a través dels ulls d'una sargantana.

1.1 Visió en color

Els estudis que confirmaren les suposicions de Lubbock (1888) sobre la visió en color de les abelles, duts a terme pel premi Nobel Karl von Frisch (1914) i completats per A. Kuhn (1927), demostraren que aquests himenòpters són capaços de distingir com a colors les variacions de longitud d'ona en l'espectre electromagnètic circumscribit entre els 300 i els 600 nm. Aquests descobriments foren una fita clau per als estudis de la visió, per dues raons. (1) Descrivien la capacitat de visió en color en els insectes i, a més a més, (2) aquesta s'estenia a una part de l'espectre electromagnètic, l'ultraviolat pròxim (UV-A, \approx 320-400 nm, UV a partir d'ara en tot el text), que els humans generalment som

incapaços de percebre (Heyningen, 1973; Bowmaker & Dartnall, 1980; Jacobs, 1993, 1996, 2009). No obstant, aquests descobriments no suposaren un canvi absolut de plantejament ni aconseguiren eradicar l'antropomorfisme per omisió dels estudis de visió. De fet, al llarg de molt de temps, s'acceptà la visió en l'UV per als insectes (Kevan, 1978; Silberglied, 1979; Scherer & Kolb, 1987; Shimohigashi & Tominaga, 1991; Chittka & Menzel, 1992; Briscoe & Chittka, 2001), però s'assumia implícitament que, com que l'espècie humana no té la capacitat de visió en l'UV, era molt improbable que altres espècies de mamífers, o fins i tot altres grups de vertebrats, posseïren aquesta capacitat (Lythgoe, 1979; Endler, 1978, 1990; revisat a Bennett *et al.*, 1994).

Durant les darreres dècades, però, s'han produït importants avanços en el coneixement dels mons sensorials, incloent-hi la visió, de moltes espècies animals. Aquests avanços s'han produït gràcies a l'adopció de tècniques objectives de mesura i anàlisi, tant dels estímuls, com de les respostes dels animals a aquests estímuls (e.g. Hopkins, 1999; Bakken & Krochmal, 2007; Feng & Narins, 2008). Els progressos han estat especialment destacats en el camp de la visió (Briscoe & Chittka, 2001; Hart, 2001; Kelber *et al.*, 2003; Hart & Hunt, 2007; Skorupski & Chittka, 2011). La visió en l'UV, per exemple, demostrada àmpliament en els insectes (Silberglied, 1979; Chittka & Menzel, 1992; Briscoe & Chittka, 2001; Kevan *et al.*, 2001; Chittka & Kevan, 2005) s'ha revelat com a molt més generalitzada entre els animals, fins i tot entre els vertebrats, dels quals és potser el caràcter ancestral (Jacobs, 1992; Fleishman *et al.*, 1993, 1997; Toveé, 1995; Cowing *et al.*, 2002; Håstad & Ödeen, 2003; Ödeen & Håstad, 2003; Shi & Yokoyama, 2003; Siebeck, 2004; Bowmaker *et al.*, 2005; Håstad *et al.*, 2005b, 2009; Siebeck *et al.*, 2006; Carvalho *et al.*, 2007; Davies *et al.*, 2007; Siebeck & Marshall, 2007; Bowmaker, 2008; Collin *et al.*, 2009; Ödeen *et al.*, 2009, 2011a,b; Rajchard, 2009). Com ja hem indicat abans, la possibilitat de visió en l'UV en els vertebrats s'havia obviat sistemàticament, pel sol fet que els humans no hi som sensibles, però fins i tot alguns mamífers, com alguns rosegadors i quiròpters, poden percebre l'espectre UV (Jacobs *et al.*, 1991, 2001; Müller *et al.*, 2009).

El nombre de tipus diferents de fotoreceptors implicats en la visió en color (els cons, principalment) i les seues característiques particulars són els elements que provoquen la gran variabilitat de sistemes de visió en color existent entre els animals. Espècies amb un nombre elevat de tipus diferents de cons podran incrementar el rang de longituds d'ona a què són sensibles, com en el cas de la visió en l'UV, però també podran incrementar la quantitat de colors que són capaces de discriminar (i.e. 'dimensionalitat' de la visió en color) (Thompson *et al.*, 2002).

L'element clau de la percepció de la llum en els cons són els seus fotopigments, que estan formats per dos components: l'11-cis-retinal (aldehid de la vitamina A) i l'opsina (un polipèptid gran que ancora el cromatòfor a la membrana plasmàtica de la cèl·lula fotoreceptora). El retinal és la fracció que absorbeix l'energia d'un fotó, tot canviant la seua configuració i donant un protó a l'opsina. Això suposa un canvi en la configuració del cromòfor que desencadena una cascada de reaccions químiques, la qual acaba per

generar un impuls nerviós que, al seu torn, és transmès, per un costat al tectum òptic i, per l'altre, al tàlem geniculat superior, des d'on anirà al còrtex visual (vegeu una bona revisió del procés a Bradbury & Vehrencamp, 2011). Els diversos tipus de cons es diferencien justament perquè són especialment sensibles a rangs de longitud d'ona relativament estrets i diferents. Simples mutacions puntuals en la composició d'aminoàcids de l'opsina suposen variacions poc o molt importants en el rang de longituds d'ona a què és sensible un fotopigment (vegeu-ne altres detalls al Capítol 2). Açò, doncs, possibilita l'existència de més d'un tipus de fotoreceptor en un mateix sistema visual i permet una gran variabilitat interespecífica en la sensibilitat espectral.

Tots els colors que els humans som capaços de distingir depenen de l'estimulació provocada per la llum sobre els tres tipus de cons presents a la nostra retina, que s'associen a un sistema visual tricromàtic (Bowmaker & Dartnall, 1980; Jacobs, 1996; Kelber *et al.*, 2003; Mollon *et al.*, 2003; Figura 1.1). De fet, la sensació de color no és una propietat dels cossos que observem; és el resultat de la interacció entre la llum que reflecteix, emet o transmet un cos i el sistema nerviós de l'animal que la percep. Es tracta, doncs, d'una variable psicofísica i no física, que està produïda pel sistema nerviós de l'animal en integrar la informació obtinguda per tots els tipus de cons conjuntament, mitjançant els diversos canals neurals implicats en la transducció nerviosa (Kelber *et al.*, 2003; Osorio & Vorobyev, 2005; Wuerger *et al.*, 2005). Els animals tenen la capacitat de classificar els estímuls lluminosos en categories independents en funció de l'estimulació que provoquen (Komarova *et al.*, 2007). Els estímuls que es corresponen estretament amb la sensibilitat d'un sol con donen lloc als *colors primaris*. En el cas dels humans, els nostres colors primaris són el nostre blau (que correspon a una estimulació principal del con sensible a longituds d'ona curta o S, però no dels altres dos tipus de cons), el nostre verd (associat a l'estimulació del con de longitud d'ona mitjana o M, però no dels altres dos) i el nostre roig (associat a l'estimulació del con de longitud d'ona llarga o L, però no dels altres dos). En canvi, els estímuls que suposen combinar estimulacions de diversos cons poden donar lloc a respostes que interpretem com a intermèdies (e.g. una mescla de blau i verd, que interpretem com un blau verdós o un verd blavós, quan són estimulats simultàniament els fotoreceptors S i M). Però també poden ser interpretats com a categories cromàtiques independents que, tot i no estar associades a un mecanisme sensorial específic (i.e. un tipus de con), donen lloc a respostes equivalents a les dels colors primaris. És el que coneixem com a *colors secundaris* (Cuthill *et al.*, 2000b,c; Jones *et al.*, 2001; Ham *et al.*, 2007). Un exemple de color secundari el trobem en el nostre groc, que es correspon a una estimulació intermèdia dels cons verd i roig, però que no dóna lloc a una interpretació intermèdia del colors (un hipotètic verd rogenc o roig verdós), sinó a una categoria diferent i independent de les altres dues. Així, doncs, si com dèiem més amunt, considerem una espècie en què els cons presenten els màxims de sensibilitat a altres longituds d'ona que els corresponents a l'ull humà, la seua visió en color percebrà altres tonalitats o colors. I, si considerem una espècie amb més tipus de cons i un sistema visual que igualment n'integre la resposta, aquesta podrà discriminar molts més colors

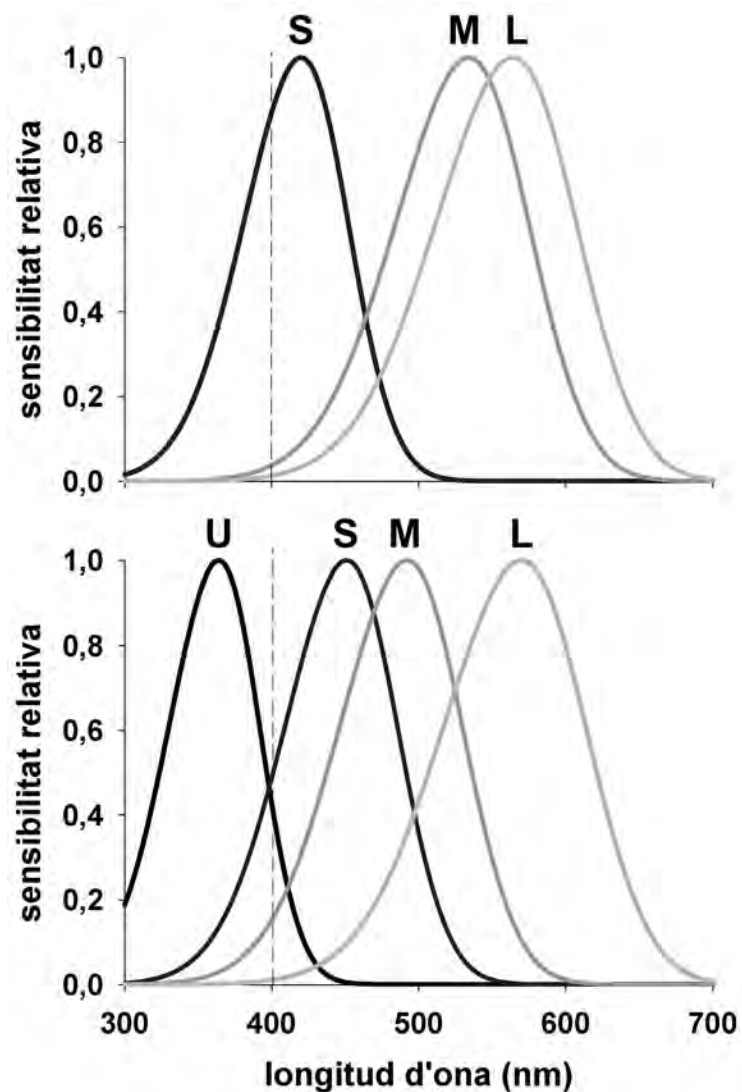


Figura 1.1. Sensibilitat relativa (i.e. normalitzada respecte al valor màxim de sensibilitat) per a l'ull humà (esquerra) i l'ull de *Platysaurus broadleyi*. U = con sensible a les longituds d'ona molt curta; S = con sensible a les longituds d'ona curta; M = con sensible a les longituds d'ona mitjana; L = con sensible a les longituds d'ona llarga. Tot i que el con S de l'ull humà respon a longituds d'ona menors als 400 nm (i.e. UV pròxim), les longituds d'ona que queden a l'esquerra de la línia discontinua vertical en la gràfica corresponent a la sensibilitat humana, no poden ser percebudes perquè són filtrades pel medi ocular abans d'arribar a la retina. Les sensibilitats dels cons humans provenen de la base de dades de Stockman, (1995), les de *P. broadleyi* han estat facilitades per L. Fleishamn (Fleishman *et al.*, 2011).

primaris i secundaris que no nosaltres (cosa que, lògicament, encara fa més apassionant i suggeridor l'estudi comparat de la visió).

L'evolució de sistemes complexos de visió en color que inclouen múltiples cons ve afavorida per pressions relacionades amb la detecció i el reconeixement d'objectes com el menjar, els depredadors, els elements que serveixen per reconèixer i orientar-se en un espai conegut, o els conespecífics (Osorio & Vorobyev, 2005; Collin *et al.*, 2009; Hunt *et al.*, 2009; Nilsson, 2009). Així mateix, l'ús de senyals cromàtics també potenciarà l'adopció de sistemes visuals més complexos i precisos (Bradbury & Vehrencamp, 2011). Al llarg de l'evolució, el nombre i els tipus de fotoreceptors han anat canviant en els diferents llinatges evolutius. En els vertebrats, existeixen cinc tipus

Taula 1.1. Tipus de fotopigments dels vertebrats classificats en funció de l'opsina responsable de la seua sensibilitat. Noteu que el con verd dels primats té un origen diferent del con verd de la resta de vertebrats i que el fotopigment dels bastons comparteix origen amb el con sensible a les longituds d'ona mitjana, però no la funció. Més detalls al glossari.

sensibilitat	opsina	fotopigment (con)	nom comú dels cons	
			vertebrats no mamífers	primats
λ curta	SWS1	UVS/VS (U/V)		blau
	SWS2	SWS (S)	blau	
λ mitja	RH1	bastó		
	RH2	MWS (M)	verd	
λ llarga	LWS	LWS (L)	roig	verd i roig

de fotoreceptors diferents (Taula 1.1), però no tots estan presents a tots els grups, ni els diversos tipus funcionals tenen necessàriament un mateix origen. Per exemple, els nostres cons sensibles al verd provenen dels cons sensibles al roig d'un ancestre amb visió dicromàtica (SurrIDGE *et al.*, 2003; Jacobs, 2009; Jacobs & Nathans, 2009), de manera que existeixen cons funcionalment equivalents en diversos llinatges, que presenten un origen evolutiu diferent.

No obstant, no és el nombre de tipus de cons presents en un sistema visual el que determina el nombre de dimensions cromàtiques que intervenen en la visió en color, sinó el nombre de canals neurals implicats en les comparacions dels estímuls dels diversos cons i en la transmissió dels impulsos nerviosos subsegüents. Així, el fet que una retina estiga composta per tres tipus de cons simples no implica necessàriament que estiga associada a una visió tricromàtica o, si en són quatre, a una de tetracromàtica. De fet, tot i que el sistema de visió en color que involucra un nombre major de tipus diferents de cons és el d'alguns estomatòpodes (e.g. *Gonodactylus smithii*) i els seus 12 tipus de fotoreceptors (Cronin & Takahara, 2002; Kleinlogel *et al.*, 2003), pel que sabem, el sistema de visió en color que integra la informació d'un major nombre de cons és el tetracromàtic (i en algun cas, el pentacromàtic, Arikawa *et al.*, 1987). Per exemple, en la papallona *Papilio xuthus*, s'han descrit fins a vuit tipus de cons amb sensibilitats diferents, però que donen lloc a un sistema (només) tetracromàtic (Koshitaka *et al.*, 2008).

El tricromatisme dels humans implica dos mecanismes cromàtics postrepcionals que són els que comparen l'estimulació dels cons (Derrington *et al.*, 1984; De Valois & De Valois, 1993; De Valois *et al.*, 2000). Un primer canal obté la diferència entre la resposta dels cons L i M ("mecanisme L-M"), mentre que l'altre obté la diferència entre la suma dels cons L i M i el con S ("mecanisme S-(L+M)") (revisat a Wuerger *et al.*, 2005). Aquests mecanismes que comparen la resposta dels diferents fotoreceptors són els responsables que el nostre sistema visual siga tricromàtic. Per a un sistema visual tetracromàtic,

amb un con sensible a l'UV (con U), com a mínim s'introdueix una dimensió més, ja que existeixen tres canals: LM, SU i (L+M)S (Osorio *et al.*, 1999). Açò, evidentment, implica la capacitat de percebre més colors primaris i secundaris.

En resum, podem dir que totes les observacions que hem anat anotant fins aquest punt i les cauteles que hem avançat són fonamentals quan, des de la biologia evolutiva, pretenem explicar algunes de les coloracions extremadament variables que observem en els éssers vius. I hi insistim, caldrà estudiar-les des del punt de vista (i.e. sistema sensorial) de l'animal d'estudi.

1.2 Coloracions

La variabilitat existent en les coloracions de la natura ha fascinat des de sempre tot tipus d'observadors i de manera molt especial els etòlegs (e.g. Darwin, 1871, 1872; Lorenz, 1962; Hauser, 1996; Bradbury & Vehrencamp, 2011). De fet, l'estudi dels patrons de coloració ha estat implicat en l'elaboració i la comprovació de moltes teories generals en biologia evolutiva (Schaefer, 2010). Com a exemple ben il·lustre, l'ornamentació acolorida i exuberant dels mascles de paó blau (*Pavo cristatus*) serví com a exemple a Darwin (1871) per explicar la selecció sexual. Però la variació en les coloracions dels animals també s'ha emprat per proposar una gran varietat de teories relacionades amb la comunicació, l'explotació sensorial, el camuflatge, el mimetisme, l'ús de cosmètics o l'ús de caràcters d'advertència (e.g. Wickler, 1965; Endler, 1991a; Marshall, 2000b; Cuthill *et al.*, 2005; Delhey *et al.*, 2007; Gómez & Théry, 2007; Cheney & Marshall, 2009; Bradbury & Vehrencamp, 2011).

El disseny de qualsevol caràcter de coloració depèn de múltiples pressions selectives, moltes vegades contraposades entre elles (Endler, 1978, 1980, 1983, 1991a,b; Burt, 1979; Andersson, 1994; Houde, 1997; Houde & Endler, 1990; Macedonia *et al.*, 2002; Stuart-Fox *et al.*, 2003, 2004, 2006a,b; Stuart-Fox & Ord, 2004; Caixa 1). Algunes d'aquestes pressions estan relacionades amb l'ambient. Depenen de la quantitat i la qualitat de la llum que incideix sobre la superfície acolorida, dels altres colors presents en l'ambient en què es mostra (o oculta) la coloració, dels elements ambientals que alteren la llum reflectida, etc. Altres pressions de selecció però, estan imposades pels observadors potencials de la coloració, bé siguin conespecífics, depredadors o preses (Endler, 1980, 1983, 1991a,b, 2006; Baird, 2008). Qualsevol animal capaç de percebre una coloració i d'explotar-la en el seu benefici d'alguna manera, influirà en el seu disseny. Una coloració pot delatar una presa, un depredador o un competidor, però també pot identificar un individu i facilitar-ne informació. Possiblement, el cas més complex es dona quan una coloració té una funció comunicativa (e.g. ornamentació, senyalització d'estatus o de territorialitat, reconeixement específic). És en aquest context que les diferències entre els mons sensorials de les espècies que responen a la coloració esdevé

crítica (e.g. Endler, 1991b; Stuart-Fox *et al.*, 2006a; Gómez & Théry, 2007; Macedonia *et al.*, 2009). Així, independentment de la funció que tinguen les coloracions, el seu caràcter adaptatiu depèn, a més de les pròpies característiques, de les propietats òptiques de l'ambient i de les capacitats sensorials de la pròpia espècie i dels altres animals que les veuen (Endler, 1980, 1992; Endler & Théry, 1996; Fleishman *et al.*, 1997; Andersson, 2000; Gómez & Théry, 2004; Lyytinen *et al.*, 2004; Endler *et al.*, 2005; Bennett & Théry, 2007). Per tant, segons la sensibilitat de la visió del receptor que percep una coloració i les condicions ambientals concretes sota les quals es mostra, aquesta coloració actuarà en benefici o en detriment de l'eficàcia biològica del seu portador (Endler, 1991b).

Les coloracions dels guppies (*Poecilia reticulata*) exemplifiquen a la perfecció aquest punt (Endler, 1980, 1983, 1991; Endler & Houde, 1995; White *et al.*, 2003). *P. reticulata* és una espècie de peix que habita medis fluvials i en què els senyals cromàtics són un element clau en les interaccions socials. Per a reproduir-se, les femelles trien aquells mascles que presenten els patrons de coloració més conspicus en l'ambient lluminós que habiten. A la vegada, però, els depredadors més comuns de l'espècie (i.e. altres espècies de peixos) exploten també els senyals cromàtics dels guppies per depredar-hi. Per tant, s'estableix un compromís entre aquestes dues pressions selectives, contraposades en el disseny de les coloracions dels mascles de guppi: la funció comunicativa i l'evitació dels depredadors (i.e. selecció sexual vs selecció natural; Endler, 1978; Lythgoe, 1979; Andersson, 1994; Houde, 1997; Espmark *et al.*, 2000; Bradbury & Vehrencamp, 2011). Com a conseqüència, el patró de coloració òptim dels mascles serà aquell que apareix més conspicu als ulls dels conespecífics i que alhora minimitza la seua detectabilitat respecte al sistema sensorial dels depredadors. Açò s'aconsegueix explotant les diferències entre els sistemes sensorials de conespecífics i depredadors. Per exemple, si els depredadors més comuns d'una població d'aquests peixos són poc sensibles a les longituds d'ona llarga, els mascles de guppi tendiran a presentar coloracions on predominen aquestes longituds d'ona (e.g. taronja, roig). Si, pel contrari, l'espècie depredadora predominant és poc sensible a les longituds d'ona curta, la coloració nupcial dels guppies tendirà a incloure coloracions blaves i verdes.

En el moment actual, es comencen a considerar seriosament les diferències entre els mons sensorials, bé siga entre l'investigador i l'animal a estudi o entre les diverses espècies estudiades en cas d'estudis comparats, o quan el que estudiem són les interaccions entre diverses espècies. Per tant, s'han desenvolupat tècniques objectives de mesura i anàlisi del color que permeten avaluar i tenir en consideració aquestes diferències (Endler, 1990; Villafuerte & Negro, 1998; Cuthill *et al.*, 1999; Vorobrey *et al.*, 1998; Grill & Rush, 2000; Oliveira *et al.*, 2000; Schultz, 2001; Kelber *et al.*, 2003; Macedonia *et al.*, 2004; Endler & Mielke, 2005; Endler *et al.*, 2005; Fleishman *et al.*, 2006; Montgomerie, 2006; Baddeley *et al.*, 2007; Bennett & Théry, 2007; Stoddard & Prum, 2008; Vukusic & Stavenga, 2009; Meadows *et al.*, 2011). Per exemple, els moderns espectrofotòmetres, relativament barats i fàcils de transportar, permeten obtenir mesures de la reflectància objectives i

independents de l'observador, cosa que no podem fer de cap manera amb mètodes basats en la nostra percepció del color (i.e. obligatòriament dependents de l'observador; vegeu diversos exemples de metodologies incorrectes emprades en l'estudi d'alguns lacèrtids i altres llangardaixos a Olsson, 1994c; Martín & Forsman, 1999; Cuadrado 2000; Diego-Rasilla, 2003; López *et al.*, 2004; Baird, 2008, 2009; Galán, 2008), que queden relegats només a certs casos en què se n'ha contrastat la validesa (e.g. Seddon *et al.*, 2010).

Els estudis realitzats amb les tècniques modernes han permès descobrir, per citar un dels exemples més cridaners, l'existència de coloracions ultraviolades (UV), que sovint són emprades per a la comunicació (e.g. Johnsen *et al.*, 1998; Losey *et al.*, 1999; Cuthill *et al.*, 2000b; Siitari *et al.*, 2002; Smith *et al.*, 2002; Cummings *et al.*, 2003; Hausmann *et al.*, 2002; Losey, 2003; Bleiweiss, 2004; Siebeck, 2004; Secondi *et al.*, 2012; en llangardaixos Fleishman *et al.*, 1993; LeBas & Marshall, 2000; Lappin *et al.*, 2006; Stapley & Whiting, 2006; Whiting *et al.*, 2006; Molina-Borja *et al.*, 2006). Però també han facilitat els estudis comparats sobre l'ecologia visual (e.g. Endler & Théry, 1996; Fleishman *et al.*, 1997; Macedonia, 2001; Leal & Fleishman, 2004) o sobre la variació geogràfica (e.g. McCoy *et al.*, 1997; Macedonia *et al.*, 2002, 2004; Stuart-Fox *et al.*, 2004) o filogenètica de la coloració (e.g. Thorpe, 2002; Thorpe & Stenson, 2003). I no ha sigut fins a l'adopció d'aquestes tècniques, i pel fet de considerar el món sensorial dels animals a estudi, que, per exemple, hem començat a conèixer quina és la naturalesa de les coloracions espectacularment cridaneres del paó blau de Darwin, de quina manera interacciona la llum sobre la superfície de les seues plomes i de quina manera la seua coloració és percebuda pels destinataris d'aquests senyals cromàtics (Hart, 2001, 2002; Yoshioka & Kinoshita, 2002; Zi *et al.*, 2003; Loyau *et al.*, 2007; Vukusic & Stavenga, 2009).

1.3 Per què la coloració dels lacèrtids?

Els llangardaixos (ordre Squamata) presenten una gran variabilitat de coloracions. Moltes espècies mostren patrons de coloració cridaners que poden variar, sia estacionalment, o bé entre sexes, edats, poblacions i espècies, i fins i tot entre individus d'una mateixa població, sexe i classe d'edat. Aquestes coloracions responen a pressions de selecció que involucren funcions tan diverses com la comunicació, el camuflatge o la termoregulació. Així ho testimonia l'extensa revisió, *Reptilian coloration and behavior*, feta per William E. Cooper i Neil Greenberg el 1992. Aquesta obra, a la qual farem referència de manera reiterada en aquestes pàgines, ha estat durant anys el text de referència sobre les característiques i les funcions de les coloracions dels rèptils. No obstant, arribats a un punt en què disposem de les bases teòriques exposades als apartats anteriors i de potents ferramentes per mesurar objectivament les coloracions, aquesta obra ha quedat inevitablement desfasada (Font *et al.*, 2010). No es tracta, doncs, que actualment disposem de noves aportacions respectives a altres espècies que caldria incloure, sinó

que cal replantejar i tornar a avaluar gran part del que sabem fins ara sobre la coloració dels llangardaixos. El salt, per tant, és qualitatiu més que no quantitatiu.

D'altra banda, un dels pilars sobre els quals s'han fonamentat els estudis contemporanis sobre l'evolució dels llangardaixos és l'acceptació d'una separació dicotòmica relacionada amb les capacitats sensorials dins de l'ordre dels Squamata. S'accepta que, per un costat, els llangardaixos del subordre Iguania són animals principalment visuals i per l'altre, les espècies incloses al subordre Scleroglossa són animals principalment quimiosensorials (Pianka & Vitt, 2003; Pough *et al.*, 2004; Mason & Parker, 2010). Al nostre parer, però, aquesta dicotomia és, si més no, simplista (Schwenk, 1993). De fet, les dades sobre la visió dels llangardaixos no corroboren aquesta divisió. Totes les espècies estudiades presenten un sistema visual semblant, amb sensibilitat al color (Iguania: Fleishman *et al.*, 1993, 1997; Loew *et al.*, 2002; Bowmaker *et al.*, 2005, Scleroglossa: Loew, 1994; Sillman *et al.*, 1999; Loew *et al.*, 1996; Roth & Kelber, 2004; Fleishman *et al.*, 2011). A més a més, molts escleroglossos presenten tot tipus de comportaments que impliquen un ús destacat de la visió (Cooper & Greenberg, 1992; Font *et al.*, 2010) i la forma i grandària dels seus ulls és comparable a la de les espècies d'Iguania (Hall, 2008). Al seu torn, també s'ha demostrat que els Iguania són molt més quimiosensorials del que suggeriria la dicotomia tradicional (Simon *et al.*, 1981; Labra & Niemeyer 1999, 2004; Labra *et al.*, 2001a,b, 2002, 2003).

Tot i les evidències, i a pesar que els teòrics de la dicotomia entre Iguania-visuals i Scleroglossa-quimiosensorials van flexibilitzar el seu plantejament (e.g. Vitt & Pianka, 2005), en els escleroglossos en general i en els lacèrtids en particular, la seua condició d'animals molt lligats a l'ús dels estímuls químics (e.g. Barbosa *et al.*, 2005, 2006; Carazo *et al.*, 2007, 2008; Carazo, 2010; vegeu-ne una revisió general a Houck, 2009; Mason & Parker, 2010) ha suposat que, en el millor dels casos, la visió i les coloracions dels lacèrtids quedaren relegades a un segon terme (e.g. López & Martín 2001; López *et al.*, 2002, 2003, 2004).

No obstant això, com que els lacèrtids presenten una gran variabilitat en la seua coloració, ens hem resistit a acceptar que les seues coloracions són supèrflues i que es tracta de llangardaixos en què els estímuls visuals tenen poca importància. En realitat, els lacèrtids presenten coloracions conspicues, sovint exhibides en contextos socials, que suggereixen l'ús de senyals cromàtics. La majoria de les espècies són, per al nostre ull, sexualment dicromàtiques i existeix una gran variabilitat interpoblacional i intrapoblacional en la coloració (Cooper & Greenberg, 1992). També exhibeixen postures i moviments estereotipats, que podrien actuar com a senyals visuals dinàmics (e.g. Font *et al.*, 2012) o que podrien fer visibles aquelles coloracions que normalment romanen ocultes als observadors. Així mateix, una observació acurada del seu comportament social i depredador en condicions naturals delata que la visió hi juga un paper crucial.

Molts lacèrtids s'alimenten de preses menudes que cacen en moltes ocasions al vol, cosa que també suggereix que posseeixen un sistema visual molt sofisticat. A més a més, es tracta d'animals diürns i propis d'hàbitats oberts sense restriccions d'il·luminació importants. És per tot açò que, ben al contrari del que s'ha fet fins ara, considerem els lacèrtids un model excel·lent per a dur endavant estudis sobre l'evolució de molts aspectes relacionats amb la coloració i la visió en color.

De fet, els pocs treballs sobre coloració realitzats amb algun lacèrtid suggereixen que algunes de les seues coloracions actuen com a senyals i responen a fortes pressions selectives. Possiblement, l'extens treball de Mats Olsson i col·laboradors amb *Lacerta agilis* representa un dels estudis de major abast sobre les funcions de la coloració en una espècie de llangardaix, comparable al que s'ha fet amb alguns dels ocells més estudiats. Entre altres coses, la coloració nupcial dels mascles d'aquesta espècie indica la condició de l'individu i està relacionada amb l'adquisició de parelles reproductores a través de la competició entre mascles i la resolució dels conflictes agonístics (Olsson, 1992, 1993, 1994a,b,c; Olsson & Madsen, 1995; Olsson & Silverin, 1997; Olsson *et al.*, 2000, 2005a,b, 2011; Anderholm *et al.*, 2004; Stuart-Fox *et al.*, 2009), cosa que ens esperona encara més a estudiar com és la coloració dels lacèrtids i quines són les pressions selectives responsables del seu disseny.

1.4 Objectius

Atès que, com acabem d'indicar, poca cosa se sap en realitat sobre la capacitat de visió en color i les coloracions dels lacèrtids, hem hagut de recórrer a tots els mètodes al nostre abast per tal d'estudiar-les en el que ha esdevingut un complex estudi multidisciplinari.

Com que el que preteníem és entendre com és la coloració dels lacèrtids i quins processos evolutius l'afecten, tot emprant tècniques objectives de mesura i anàlisi (Capítol 2), el primer que ha calgut esbrinar és com és el seu sistema visual. La nostra hipòtesi de partida era que la visió en color dels lacèrtids és equiparable a la dels altres llangardaixos dels quals es té alguna dada i inclou la sensibilitat a l'espectre UV (Capítol 3). Una vegada escatit aquest punt, hem pogut passar a abordar els altres objectius que ens hem proposat. En primer lloc, el de fer una descripció objectiva de la coloració dels lacèrtids per valorar-ne la diversitat i quines són les causes de la variació (Capítol 4), cosa que ens ha portat a fer diversos descobriments destacats sobre la coloració d'algunes espècies de lacèrtids, en fenòmens que havien passat desapercebuts per la manca d'estudis objectius (Capítol 5). Després, hem analitzat com es relacionen els caràcters de color més conspicus amb alguns indicadors de la qualitat dels animals i hem estudiat l'ecologia visual dels lacèrtids, considerant les seues coloracions per al sistema visual dels lacèrtids i en l'ambient en què es mostren (Capítol 6). Finalment, hem emprat mètodes

d'anàlisi comparada per tal d'estudiar com han evolucionat els caràcters cromàtics de la coloració dels lacèrtids, en resposta a pressions selectives relacionades amb la selecció natural i a la selecció sexual (Capítol 7).

Aquesta tesi i els avanços que suposa per al millor coneixement de la visió i les coloracions dels lacèrtids i dels llangardaixos en general no s'ha de prendre com un punt i final, sinó més bé com un punt de partida. Els resultats exposats a continuació són el fonament per a estudiar les funcions comunicatives de les coloracions de molts lacèrtids i molts són els aspectes nous que se'ns plantegen, arran del treball fet fins ara. En realitat, podem dir que hem obert múltiples línies d'investigació, pendents de resseguir i encara en expansió. Ara, però, deixant de banda els plans de futur, calcem-nos amb cura les sabates de la sargantana.

Caixa 1. Elements que condicionen la percepció del color

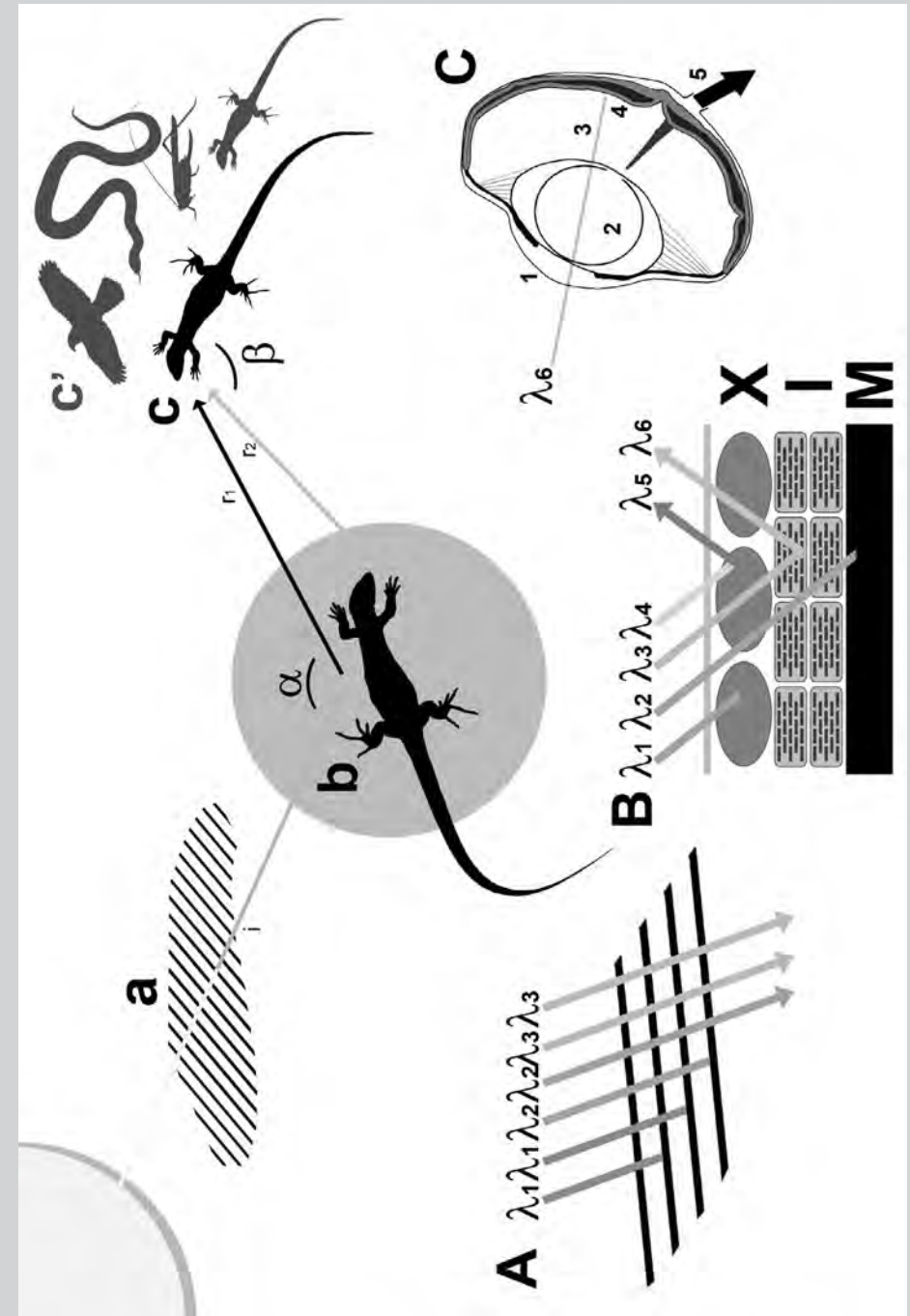
El color no és més que la percepció concreta que d'un estímul lluminós fa un sistema visual determinat. A la Figura C1.1 hem esquematitzat de quina manera la llum que acaba constituint aquest estímul cromàtic veu modificades les seues característiques espectrals abans, durant i després d'incidir sobre la superfície "acolorida" de l'animal "emissor" de l'estímul.

La llum ambiental (i), abans d'arribar a la superfície de l'animal, és filtrada pel medi que travessa (i.e. aire, aigua) (a). Durant aquest procés, algunes de les longituds d'ona que la componen seran eliminades del tot i d'altres seran transmeses i/o modificades, parcialment o completament (Lythgoe, 1979; Endler 1992, 1993; Endler & Théry, 1996; Marshall *et al.*, 2003b). Així, la superfície d'un animal només podrà reflectir aquelles longituds d'ona que siguin abundants a l'ambient en què es troba.

Quan la llum filtrada pel medi finalment arriba a la superfície de l'animal, també veu alterades les seues qualitats espectrals (b). Així, algunes longituds d'ona són absorbides per part del contingut pigmentari del tegument, d'altres són reflectides i d'altres transmeses. D'aquestes últimes, algunes són dispersades per estructures nanomètriques del teixit i unes altres són absorbides completament o quasi per altres pigments, situats a major profunditat (Fox & Vevers, 1960; vegeu-ne una descripció més acurada per als llangardaixos més avall; Figura C1.2).

Finalment, la llum reflectida (r_1) és percebuda pel sistema visual d'un conespècific (el receptor, en cas que l'estímul siga un senyal visual) (c) o per qualsevol altre receptor sensible a l'estímul lluminós (c', i.e. predadors, preses) (Stuart-Fox *et al.*, 2004, 2006a;

Figura C1.1. (pàgina següent) Representació esquemàtica dels elements que condicionen la percepció del color. a = efecte de l'ambient sobre la llum que arriba a l'emissor; b = efecte de la superfície de l'animal sobre la llum que hi incideix i que és reflectida per l'emissor; c i c' = sistemes sensorials que perceben la llum reflectida per l'animal i, si és el cas, l'interpreten com un estímul cromàtic. i = llum ambiental que incideix sobre la superfície de l'animal; r_1 = llum reflectida per la superfície de l'animal; r_2 = altres estímuls lluminosos (reflectits, emesos o transmesos) percebuts per c i c'; α = angle d'incidència de la llum sobre la superfície de l'emissor; β = angle d'incidència de la llum reflectida sobre el sistema visual del receptor; λ_1 = fotons de longitud d'ona i; A: filtratge selectiu del medi sobre les diverses longituds d'ona; B: esquema de la unitat cromatòfora dèrmica dels llangardaixos, X = xantòfors, I = iridòfors, M = melanòfors; C: esquema de l'ull d'un llangardaix (basat en l'ull d'*Anolis lineatopus* d'Underwood, 1970), 1 = còrnia, 2 = lent, 3 = humor aquós, 4 = retina, 5 = nervi ocular. Vegeu-ne més detalls al text.



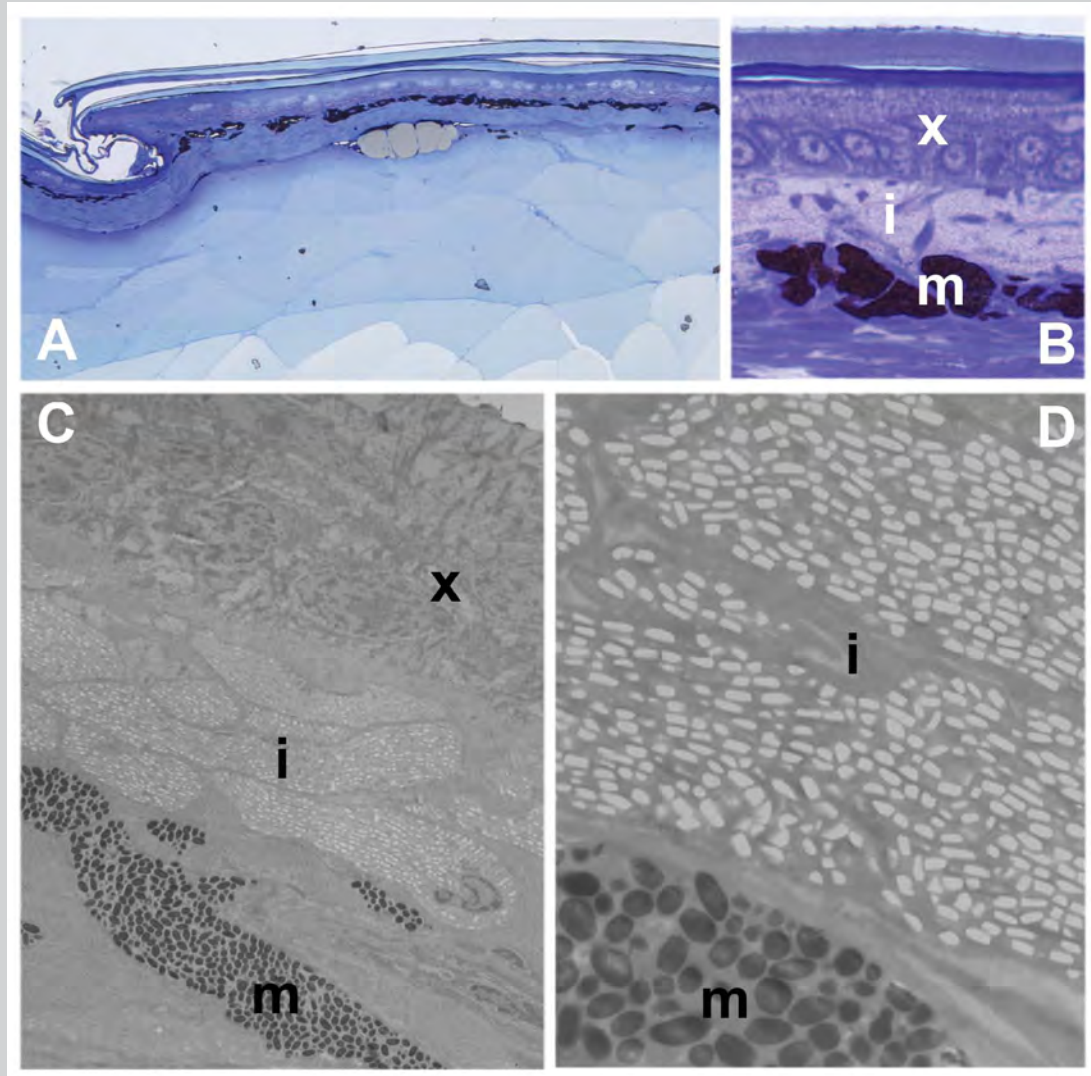


Figura C1.2. Visió transversal d'una porció de la pell de les escates ventrals externes (OVS) de *Podarcis hispanica* de València presa amb tècniques de microscòpia òptica (A, B) i microscòpia electrònica de transmissió (C, D). En (A) es mostra una visió general de la secció (augment: x20). En (B) es mostra amb un major detall la mateixa secció (x100), i s'hi aprecien les bandes que inclouen als xantòfors (x), els iridiòfors (i) i els melanòfors (m), i, per sota, el teixit conjuntiu. En (C) es mostren amb un major detall els cromatòfors (x4000) i en (D) es mostren els cristalls de guanina que conformen els iridiòfors, els quals són responsables de les coloracions estructurals (x15000).

Macedonia *et al.*, 2009). Si el sistema visual del receptor és sensible a les diferències espectrals com a diferències cromàtiques, l'estímul lluminós serà percebut com un estímul cromàtic. No obstant, perquè açò ocorregui, la llum ha de ser capaç d'arribar a la retina del receptor i estimular-hi els fotoreceptors, tot desencadenant els impulsos nerviosos subsegüents, que seran interpretats pel sistema nerviós central (vegeu també el Capítol 3). Aquesta informació dependrà de com de conspicu o críptic siga l'estímul, en comparació amb els altres estímuls lluminosos (r_2) provinents de la resta d'elements que envolten l'emissor (Capítol 6).

Aquests elements clau, però, no són els únics que condicionen la percepció del color. La localització de l'emissor, la distribució corporal de les taques de color que en constitueixen el patró i els comportaments associats a la seua exhibició també modulen la percepció del color. A més a més, l'angle d'incidència de la llum sobre la superfície de l'emissor (α) també pot condicionar la percepció del color i, en el cas de coloracions iridescents, fins i tot modifica les propietats espectrals de la llum perquè, justament en funció de l'angle, es reflecteixen preferentment unes o altres longituds d'ona. Per altra banda, la posició del receptor que percep la llum reflectida també condiona que unes o altres taques de color siguin perceptibles o no i, per a les coloracions iridescents, l'angle respecte de la llum reflectida (β) també influeix en la composició espectral de la llum percebuda.

(a) El medi pel qual és transmesa la llum (tant abans de ser reflectida per la superfície acolorida com després) en modifica la intensitat i les característiques espectrals. Per exemple, a les selves tropicals o en medis aquàtics, la complexitat d'ambients lumínics és molt gran i sovint imposa fortes restriccions evolutives sobre el disseny dels senyals cromàtics i de la resta de les coloracions, així com sobre els comportaments dels animals que hi estan relacionats (Loew & McFarland, 1990; Endler, 1993; Endler & Théry, 1996; Marshall *et al.*, 2003b; Gómez & Théry, 2004; Leal & Fleishman, 2004). En el cas dels lacèrtids, possiblement la influència és molt menor que en altres grups perquè en general es tracta d'animals diürns i ectotèrms, que habiten principalment ambients oberts (Capítol 3). No obstant això, sota la vegetació, a l'ombra d'una pedra i dins els refugis, la llum també es veurà dràsticament modificada respecte a la llum de l'exterior i, per tant, en aquells contexts en què els animals empren aquests ambients (e.g. refugi, recerca d'aliment, relacions socials) les coloracions seran percebudes de manera diferent a com es veuen a l'exterior. A més a més, algunes espècies habiten ambients ombrívols, com per exemple *Algyroides marchi* i, per tant, estaran sotmeses d'una manera més severa a règims d'il·luminació diferents i possiblement més variables.

(b) Les coloracions dels animals estan produïdes per pigments (e.g. carotenoides, pteridines, melanines), per la interacció física de la llum amb les estructures nanomètriques del tegument (i.e. coloracions estructurals) o per la combinació d'ambdós mecanismes (Fox & Vevers, 1960). En els llangardaixos, les coloracions de la superfície del cos estan produïdes per l'acció combinada (i.e. reflex, dispersió i/o absorció) sobre la llum incident, per part de tres tipus de cromatòfors que es troben en la capa més superficial de la dermis (unitat cromatòfora dèrmica o *dermal chromatophore unit*; Bagnara & Hadley, 1973; Cooper & Greenberg, 1992; Kuriyama *et al.*, 2006; Figura C1.2).

Els xantòfors (X) estan localitzats en la capa més externa i contenen pigments com els carotenoides i les pteridines que reflecteixen longituds d'ona llarga (Weiss *et al.*, 2011; San José, 2012). Els iridòfors (I), localitzats per sota dels xantòfors, contenen unes sèries de paquets de cristalls de guanina que produeixen els colors estructurals gràcies a la dispersió de la llum que provoquen (Morrison, 1995; Morrison *et al.*, 1995a; Hews & Quinn, 2003). Finalment, els melanòfors (M), localitzats a la capa més profunda, contenen melanina que absorbeix les longituds d'ona no reflectides, ni dispersades, ni absorbides per les capes més superficials.

Com que els pigments blaus i UV són totalment desconeguts en el tegument dels vertebrats (Bagnara *et al.*, 2007), generalment s'assumeix que les coloracions blaves i ultraviolades dels llangardaixos són coloracions purament estructurals (Kuriyama *et al.*, 2006). Les coloracions dominades per les longituds d'ona llarga com els rosats, els grocs, els taronja o els rojos estan produïdes principalment per carotenoides i/o pteridines (Morrison *et al.*, 1995b; Macedonia *et al.*, 2000; Kuriyama *et al.*, 2006; Steffen & McGraw, 2007) i els marrons i negres depenen del contingut i la grandària dels melanòfors (Kuriyama *et al.*, 2006). Per altra banda, els verds depenen d'una combinació de pigments dels xantòfors i d'estructures dels iridòfors (Kuriyama *et al.*, 2006). A més a més, com ocorre amb altres grups (McGraw *et al.*, 2004), una mateixa coloració pot estar produïda per mecanismes diferents en unes i altres espècies (Macedonia *et al.*, 2000; Steffen & McGraw, 2007).

Tots aquests mecanismes de producció de les coloracions poden estar implicats en la senyalització cromàtica. La senyalització mitjançant l'ús de pigments, especialment els carotenoides, és un dels mecanismes més estudiats i coneguts de comunicació honesta, basat justament en l'ús de senyals cromàtics (e.g. Hill, 1996; Senar 1999; Pryke *et al.*, 2001, 2002; Grether *et al.*, 2001; Andersson *et al.*, 2002; Hill, 2002; Navara & Hill, 2003;

Saks *et al.*, 2003; McGraw *et al.*, 2004; Hill & McGraw 2006; Boughman, 2007; Dijkstra *et al.*, 2007; Blount & McGraw, 2008; Gautier *et al.*, 2008; Morales *et al.*, 2008). Per contra, la relació entre la condició individual i les coloracions estructurals tradicionalment han estat menys estudiades (Kemp *et al.*, 2012). Fins i tot, s'ha argumentat que, en comparació amb les coloracions pigmentàries, les coloracions estructurals són més barates de produir i, com a conseqüència, candidates per a funcionar com a ornaments fisherians, els quals, per definició, no transmeten informació sobre la qualitat de l'individu portador (Bradbury & Vehrencamp, 2011). Encara que açò podria ser veritat en alguns casos, l'evidència disponible suggereix que les coloracions estructurals actuen molt sovint com a indicadors de la condició dels individus (e.g. Keyser & Hill, 1999, 2000; Doucet, 2002; Örnborg *et al.*, 2002; Doucet & Montgomerie, 2003; Griffith *et al.*, 2003; Loyau *et al.*, 2007; Peters *et al.*, 2007; Shawkey *et al.*, 2003, 2005, 2007; Siitari *et al.*, 2007) i cada vegada es demostren més casos de la relació entre ornaments ultraviolats i la selecció sexual (Andersson & Amundsen, 1997; Johnsen *et al.*, 1998; Bennett *et al.*, 1997; Andersson *et al.*, 1998; Fitzpatrick 1998; Hunt *et al.*, 1998, Sheldon *et al.*, 1999; Smith *et al.*, 2002; Cummings *et al.*, 2003; White *et al.*, 2003; Siebeck, 2004). En realitat, s'ha suggerit que les coloracions UV de les plomes de les aus podrien indicar l'estabilitat en el desenvolupament i així, ser un tret dependent de la condició que indique la qualitat individual (Andersson, 2000; Örnborg *et al.*, 2002). Com ja hem avançat anteriorment, és possible que, gràcies a la seua dependència de l'organització regular de nanoestructures, les coloracions estructurals dels llangardaixos podrien actuar de la mateixa manera com a trets honestos que transmeten informació sobre la condició dels mascles, la seua viabilitat o la seua càrrega parasitària (Quinn & Hews, 2000; Hews & Quinn, 2003). Pel que sabem, la coloració dels llangardaixos inclou taques de color que actuen com a ornaments i com a armaments (Olsson, 1994a,b; Olsson *et al.*, 2005b; Hamilton & Sullivan, 2005; Lappin *et al.*, 2006; Stapley & Whiting, 2006; Stuart-Fox *et al.*, 2006b; Whiting *et al.*, 2006) i la seua naturalesa pot ser tant pigmentària com estructural (e.g. Spearman & Riley, 1969; Macedonia *et al.*, 2000).

(c) Els diversos elements que componen els òrgans visuals també condicionen les qualitats de la llum que arriba finalment als fotoreceptors. D'aquesta manera, el medi ocular, i.e. còrnia (1), cristal·lí (2) i humors (3), pot variar les proporcions de les diferents longituds d'ona presents en un estímul lluminós abans que aquest arribe a la retina (4) i genere l'estímul nerviós que el nervi ocular (5) transmetrà al sistema nerviós central. En alguns casos, el medi ocular pot suprimir un rang de longituds d'ona, com per exemple als nostres ulls (Zigman, 1971) o els d'altres animals (Douglas & McGuigan, 1989; Ellington

et al., 1995; Douglas *et al.*, 1998; Röhl, 2000), en què les longituds d'ona UV són totalment filtrades per prevenir danys a la retina (Tyrrell & Keyse, 1990). Pel que coneixem dels ulls dels llangardaixos, normalment l'efecte de filtratge del medi ocular és mínim, i la major part de la llum que arriba a l'ull és transmesa als fotoreceptors.

De fotoreceptors, els llangardaixos solen presentar quatre tipus de cons simples (relacionats amb la percepció del color) (Fleishman *et al.*, 1997; Loew *et al.*, 2002), però també cons dobles (teòricament relacionats amb la percepció de la luminància, el moviment o la polarització de la llum; i.e. independents de la percepció del color; Maier & Bowmaker, 1993; Vorobyev *et al.*, 1998; vegeu, però, Pignatelli *et al.*, 2010, per a alguns peixos). A més a més, com les tortugues i les aus, els llangardaixos presenten unes gotes lipídiques pigmentades davant de cadascun dels cons de la retina, que actuen com a filtres òptics que deixen passar només les longituds d'ona superiors a un determinat llindar (Fleishman *et al.*, 1997; Loew *et al.*, 2002; Bowmaker *et al.*, 2005). Existeix un tipus de gota lipídica específic de cada tipus de con amb propietats òptiques pròpies correlacionades amb les del con que acompanyen (Maier & Bowmaker, 1993; Hart & Hunt, 2007). L'efecte que tenen les gotes lipídiques és reduir el rang de longituds d'ona que finalment incideix al fotoreceptor i disminuir el rang de solapament de les estimulacions dels diversos tipus de cons, cosa que incrementa la saturació dels colors i l'agudesesa per poder discriminar entre longituds d'ona diferents (Govardovskii, 1983; Goldsmith *et al.*, 1984, 2003; Hart *et al.*, 1999, 2000b; Hart & Vorobyev, 2005; vegeu-ne un exemple explicatiu a la Figura 4 de Hart & Hunt, 2007). Pel que sabem, només en els grups que han evolucionat en ambients lumínics molt diferents les variacions en aquest esquema general del sistema visual que hem presentat poden ser importants (e.g. gecònids, Loew *et al.*, 1996; Röhl, 2000, 2001).

Una cosa ben diferent és que, malgrat que tot apunta a què els llangardaixos presenten un sistema visual tetracromàtic equivalent al d'aquelles aus de què es tenen més coneixements i de les quals s'han generat models percentuals específics (Osorio *et al.*, 1999), fins al moment no coneixem res sobre els processos neurals associats a la visió en color de cap llangardaix.

Capítol 2

Material i mètodes



2.1 Instrumentació

La composició espectral de la llum reflectida, transmesa o emesa pels diversos cossos d'interès (les superfícies dels animals, els elements dels seus ambients, els medi ocular) fou determinada emprant un espectrofotòmetre portàtil USB2000 d'Ocean Optics B. V. (Duiven, Holanda) optimitzat per a detectar l'espectre ultraviolat (UV). Els espectres es mesuraren a intervals de 0,37 nm, des dels 200 fins els 850 nm. Els espectres expressen el percentatge de llum reflectida, transmesa o emesa respecte a dues mesures de referència: un blanc absolut (vegeu-ne els detalls als apartats següents 2.1.1, 2.1.2 i 2.1.3) i un negre absolut (i.e. absència total de llum). Totes les mesures, excepte les d'irradiància, es feren en una sala fosca per tal de minimitzar l'efecte de fonts d'il·luminació externes.

2.1.1 Espectrofotometria de reflectància

L'espectrofotometria de reflectància fou emprada principalment per obtenir mesures de la coloració dels llargardaixos i dels substrats que ocupen aquests en el seu medi natural. Per fer aquestes mesures es va emprar una font d'il·luminació de xenó PX-2 (Ocean Optics) i una sonda R200-7 (Ocean Optics), constituïda per un feix de set fibres òptiques de 200 μm de diàmetre cadascuna (sis fibres d'il·luminació envoltant una única fibra de lectura). El blanc estàndard de referència fou el blanc difús Spectralon WS-1 (> 95% de reflectància entre els 250 i els 2000 nm; Labsphere, North Sutton). Durant les sessions de mesura, es recalibrava l'espectrofotòmetre aproximadament cada 10 minuts.

Per fer les mesures de reflectància, la sonda sempre es situava a un angle de 90° respecte a la porció de pell a mesurar, que és la disposició més emprada i recomanada per al major nombre de tipus de mesures (revisat a Bradbury & Vehrencamp, 2011). Com que la distància a què es prenen les mesures afecta la intensitat d'aquestes, totes les mesures es van prendre a una distància fixa de la pell de 5 mm, gràcies a la col·locació permanent d'una agulla entomològica a l'extrem de la sonda. Aquest sistema dona com a resultat una àrea il·luminada d'uns 2 mm de diàmetre. Els paràmetres de l'espectrofotòmetre emprats foren 55 ms de temps d'integració i el suavitzat fou de 10. Per a cada regió del cos s'obtingueren 20 mesures que donaven lloc a una única mesura mitjana. Les mesures foren realitzades en un primer moment amb el programa OOIBase32 d'Ocean Optics i posteriorment a l'any 2009 amb el nou programa Spectrasuite, també d'Ocean Optics, més potent i fàcil d'utilitzar. Ambdós programes processen i dibuixen els espectres obtinguts d'una manera equivalent i totalment comparable.

En general, per a totes les espècies de lacèrtids incloses en aquest estudi, es mesuraren les regions corporals següents: el cap (dorsalment, en una posició anterior a l'ull parietal), l'àrea gular o gola (a un punt central), el dors (al punt mitjà de la columna vertebral), el ventre (a un punt central), la base de la cua ventralment i dorsalment, la cuixa de la pota posterior dreta ventralment i dorsalment, diversos ocells i diverses escates ventrals externes (*outer ventral scales*, OVS) (Figura 2.1). Així mateix, en les espècies en què algunes altres àrees presentaven coloracions característiques, aquestes foren mesurades també. Fou el cas, per exemple, de les galtes de *Lacerta schreiberi* o *Gallotia galloti*, dels costats de *Lacerta agilis* o de les llistes dorsals de *Psammotromus algirus*.

Amb l'objectiu d'estudiar la cripsi i la conspicuïtat de les coloracions dels llangardaixos en el seu ambient, s'obtingueren mesures de reflectància dels fons naturals més característics de l'habitat on aquests havien estat capturats (i.e. roques, terra, sorra, fulles o troncs, segons les espècies) amb el mateix procediment i alhora que s'obtenien les mesures de la coloració dels llangardaixos.

2.1.2 Espectrofotometria de transmissió

Per tal de saber com afecta el medi ocular a la llum que arriba a la retina cal obtenir mesures de la transmissió de les diverses estructures que componen l'ull. Les mesures de transmissió són anàlogues a les de reflectància, però en aquest cas cal fer ús de dues fibres òptiques simples: una que actua com a emissora connectada a la font d'il·luminació i l'altra, la receptora, connectada a l'espectrofotòmetre. Els ulls en fresc, extrets immediatament després del sacrifici de l'animal, eren situats entre la fibra emissora i la fibra receptora a una distància constant (teniu una foto del muntatge a la Figura 2.2). Les mesures de la transmissió dels ulls es compararen amb la transmissió de l'aire (i.e. el blanc del calibrat) i una mesura d'absència de llum

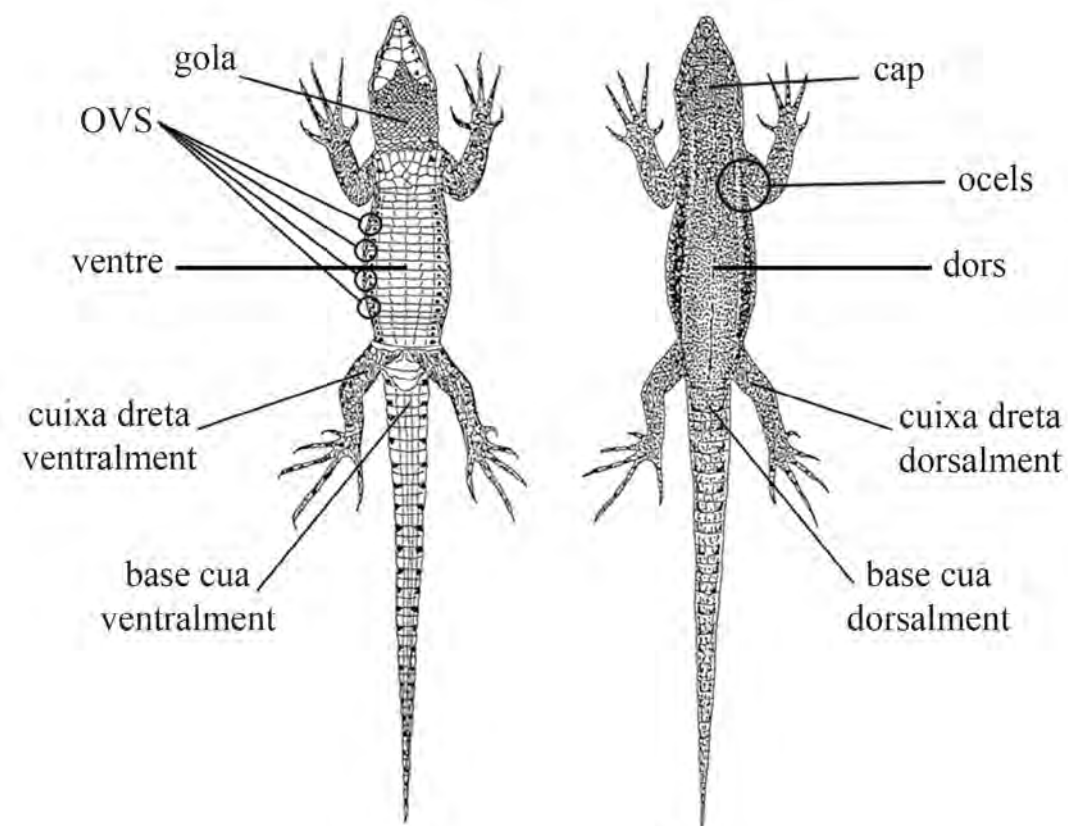


Figura 2.1. Localització de les mesures del color realitzades. En aquelles espècies amb un patró simple, no ha calgut mesurar alguns d'aquests punts. En altres espècies amb patrons més complexos o amb alguna coloració particular (i.e. galta, comissura, línies dorsals, etc), s'han afegit aquestes mesures.

total que obtinguérem bloquejant la fibra receptora (i.e. el negre del calibrat). Com que la distància entre ambdues fibres era menypreable, obviàrem el possible efecte de les partícules en suspensió de l'aire.

Els valors de transmissió relativa foren enregistrats com a percentatges cada 0,37 nm, entre els 200 i els 850 nm. Cada espectre obtingut representa la mitjana de 60 mesures. El nivell de suavitzat era fixat a 10. El temps d'integració fou variable (entre els 30 i els 40 ms) ja que que les diferències de calibrat de cada ull eren grans pel fet de tractar-se de seccions del feix de llum molt reduïdes. De totes maneres, com que les mesures de transmissió són relatives, això no ha impedit la comparació dels espectres obtinguts amb els diferents temps d'integració. Els registres es feren tant amb el programa OOIBase32 com amb SpectraSuite. Per a les anàlisis posteriors, els espectres obtinguts foren restringits al rang comprès entre els 300 i els 700 nm, ja que aquest és el rang a què presumiblement són sensibles els lacèrtids i foren normalitzats de tal manera que el valor de màxima transmissió (normalment pròxim als 700 nm; Douglas & McGuigan 1989) fóra igual a 1.

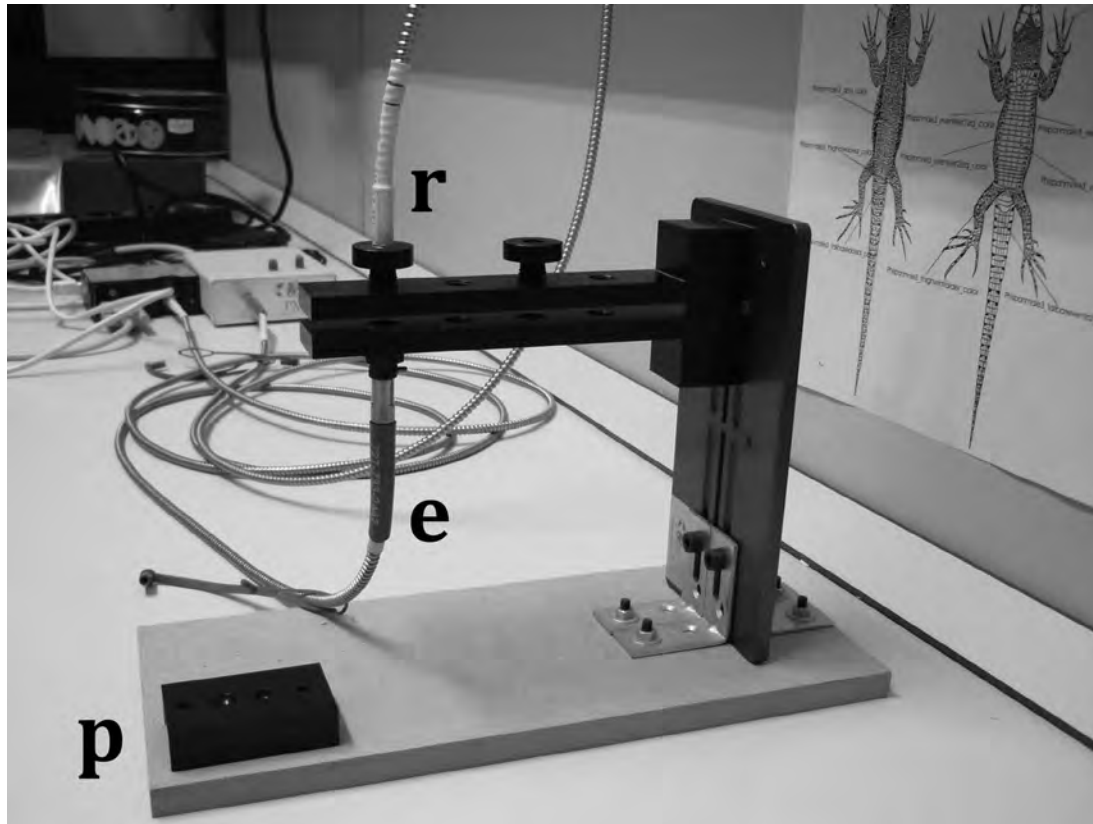


Figura 2.2. Muntatge per obtenir les mesures de transmitància. e = fibra emissora, r = fibra receptora, p = portauall. Les concavitats del portauall corresponen als espais on es disposa l'ull, amb la còrnia cap a baix, i la finestra posterior, on se situa la retina en l'ull complet, cap a dalt. Els diversos diàmetres de les concavitats ens han permès mesurar la transmitància d'ulls de diverses grandàries.

2.1.3 Espectrofotometria d'irradiància

L'espectrofotometria d'irradiància permet obtenir mesures de la llum que incideix en un punt donat (e.g. Endler, 1990; Fleishman *et al.*, 1997; Endler & Mielke, 2005; Macedonia *et al.*, 2009). Les mesures d'irradiància, igual que les mesures de radiància (e.g. reflectància, transmitància), quantifiquen l'energia lluminosa incident en un punt per unitat de temps. No obstant, irradiància i radiància difereixen en l'angle d'incidència en què el sensor enregistra els fotons. Així, mentre que les mesures de radiància només registren la llum provinent directament d'una àrea determinada que emet, transmet o reflecteix la llum, les mesures d'irradiància consideren tota la llum que incideix en la superfície receptora (amb receptors amb un angle sòlid de 180°), tant l'emesa directament des de la font d'il·luminació, com la llum difusa (Endler, 1990; Figura 2.3).

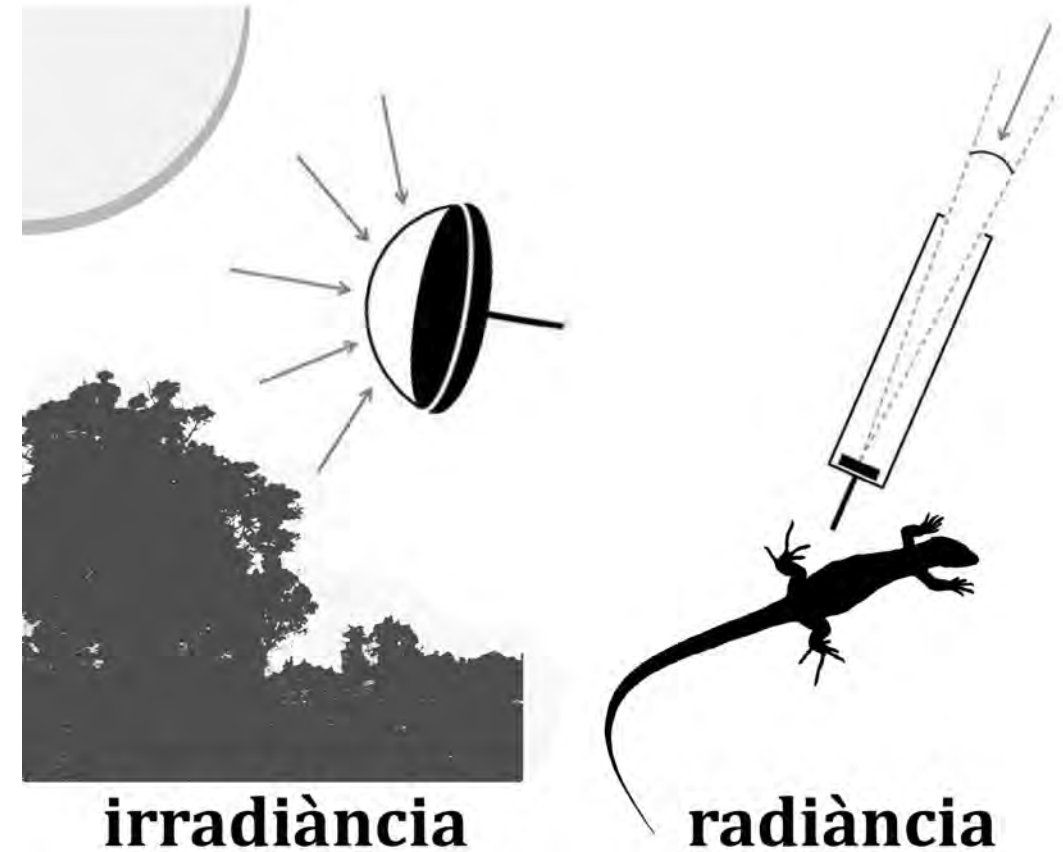


Figura 2.3. Diferències en les mesures d'irradiància i de radiància. En les mesures d'irradiància la sonda col·lecta tota la llum procedent de l'ambient en un angle de 180° , tant la que prové directament de la font d'il·luminació, com la llum difusa i reflectida per tots els objectes presents en l'ambient. Les mesures de radiància es prenen només de la llum emesa, reflectida o transmesa des d'un punt concret i evitant la resta de la llum ambiental. En aquest cas la llum pot ser emesa per una altra fibra inserida a la mateixa sonda (i.e. mesures de reflectància) o provenir d'una altra font d'il·luminació (e.g. una altra sonda en les mesures de transmitància). Figura modificada de Bradbury & Vehrencamp (2011).

La irradiància absoluta, mesurada en $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{nm}^{-1}$, es va registrar emprant una sonda de correcció (Ocean Optics CC-3-UV) acoblada a una fibra de lectura com les descrites més amunt per a les mesures de transmitància. L'espectrofotòmetre emprat és idèntic al descrit per a les mesures de reflectància i transmitància, però en aquest cas el calibrat es va fer amb una font d'il·luminació LS1-CAL (Ocean Optics) i en fosc total, aconseguida en obturar el lector. Totes les mesures d'irradiància es van prendre exclusivament amb el programa Spectrasuite. Per tal de considerar les variacions en la il·luminació ambiental al llarg del dia, es prengueren mesures a diverses hores i en diverses orientacions (N, S, E, O).

2.2 Mètodes d'anàlisi

Tradicionalment les propietats espectrals d'una coloració poden explicar-se amb tres variables: la intensitat (*intensity*, *brightness*), la tonalitat (*hue*) i el croma (*chroma*) (Endler, 1990; vegeu també el glossari i la Figura 2.4). La intensitat correspon al total de fotons reflectits, emesos o transmesos i és independent de la distribució d'aquests fotons dins el rang de longituds d'ona que delimita l'espectre. La tonalitat és el que col·loquialment entenem com a color (e.g. *blau*, *verd* o *roig*) i depèn de la ubicació en l'espectre electromagnètic de les longituds d'ona que són reflectides de manera majoritària. El croma considera la forma de l'espectre i com es distribueixen els fotons dins de l'espectre. Normalment, les mesures de croma fan comparacions entre els rangs de longituds d'ona de baixa i alta intensitat dins de l'espectre i poden fer-se per obtenir informació concreta de com d'important és una porció de l'espectre d'interès (e.g. l'espectre UV) respecte al conjunt de l'espectre. Així mateix, certes mesures que comparen dos o més espectres poden ser d'interès per tal d'avaluar aspectes com el dicromatisme sexual, la cripsi o la conspicuïtat o per poder obtenir mesures de la complexitat d'un patró de coloració (i.e. quants colors presenta un individu o una espècie i com de diferents són aquests).

Diverses són les tècniques d'anàlisi de les coloracions a partir de dades espectrals (Grill & Rush, 2000; Endler & Mielke, 2005; Montgomerie, 2006; Armenta *et al.*, 2008), i en funció de les preguntes que pretenguem respondre, unes o altres poden ser-nos de major utilitat (Armenta *et al.*, 2008). En els apartats següents (2.2.1 i 2.2.2), es detallen les bases matemàtiques de les tècniques que hem emprat, i presentem un llistat de les variables utilitzades (apartat 2.3) per tal de facilitar la comprensió en els capítols següents. Malgrat això, tot seguit us les resumim per tenir-ne una visió de conjunt:

(1) En molts casos, algunes variables simples de la coloració que poden extreure's de manera senzilla de la forma dels espectres, com són la localització espectral del pic de reflectància o la reflectància màxima d'aquest (e.g. Marshall *et al.*, 2003a) són molt útils per classificar i comparar els colors, perquè són alhora intuïtives i suficientment informatives (Figura 2.4; vegeu-ne una explicació més detallada més endavant). En altres casos, hem optat per tècniques més complexes que inclouen informació de tot l'espectre i fins i tot assumeixen models del sistema sensorial per tal d'obtenir mesures que incorporen informació de com són percebuts els colors pels animals a estudi. Aquests mètodes són: (2) el mètode clàssic de la classificació per segments cromàtics (CS) i l'espai cromàtic proposats per Endler (1990) modificat per a incloure tot l'espectre visible dels llangardaixos (Macedonia, 2001; Macedonia *et al.*, 2002, 2004) (apartat 2.2.1); (3) la modelització del sistema visual de les espècies a estudi per a obtenir mesures del color que en siguin dependents emprant la metodologia proposada per Endler & Mielke (2005), amb un espai tridimensional definit per l'estimulació sensorial dels

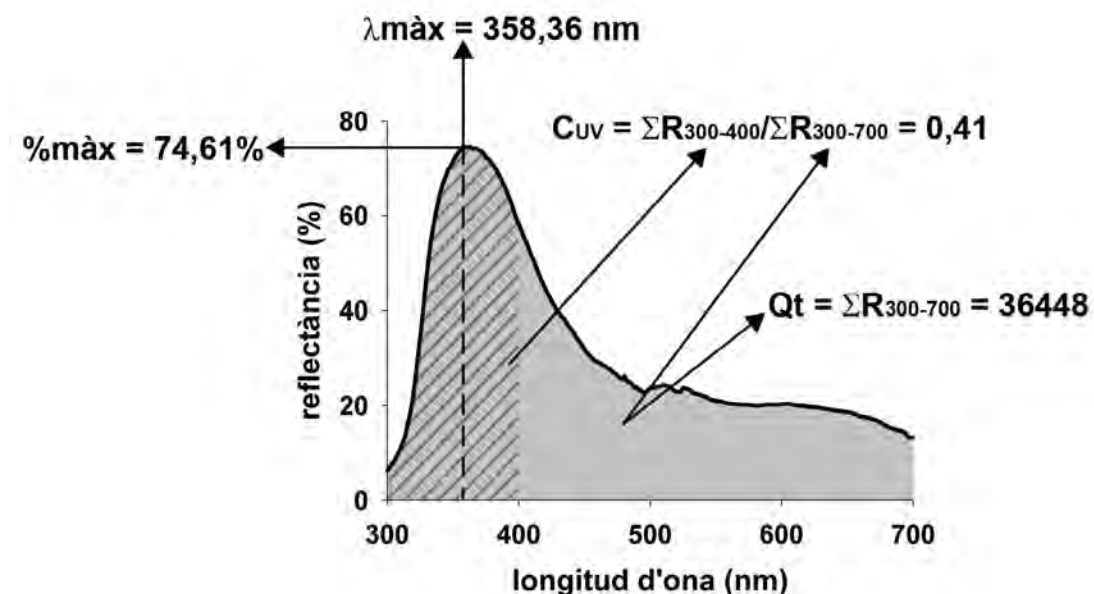


Figura 2.4. Càlcul de diverses de les variables que descriuen el color. %màx indica la reflectància màxima de l'espectre i és una mesura de la intensitat. Q_t indica la superfície sota la corba de l'espectre i també és una mesura d'intensitat. $\lambda_{\text{màx}}$ és la longitud d'ona a què es troba situada la màxima reflectància, és una mesura de la tonalitat. CUV expressa el croma de l'espectre UV i és una mesura de la proporció de la llum reflectida que correspon a aquest rang de l'espectre respecte a la de l'espectre total. Al text trobareu més detalls. L'espectre d'exemple correspon a una OVS blava d'un mascle de *Podarcis muralis* de la població d'Angostrina. Els valors numèrics són els valors reals de les variables per a aquest exemplar.

quatre fotoreceptors presents en espècies suposadament tetracromàtiques com són els llangardaixos diürns (apartat 2.2.2). Els mètodes 1 i 2 es basen exclusivament en l'anàlisi de les variacions en la forma dels espectres (*analyzing spectral shape*) i ens permeten descriure les coloracions individualment. En canvi, el mètode 3, equivalent als proposats per Vorobyev & Osorio (1998) i Chittka (1992), es basa en la percepció sensorial de les coloracions per part dels animals a estudi (*analysis of photon catch*) i l'hem emprat per a fer comparacions entre colors (e.g. anàlisi de la cripsi/conspicuïtat, anàlisi dels patrons de coloració). No hem emprat l'anàlisi de components principals (PCA) proposada per Cuthill i col·laboradors (1999), alternativa a la dels CS, perquè els resultats que s'obtenen solen comportar una interpretació més difícil i normalment són equivalents als dels CS (e.g. Grill & Rush, 2000; Molina-Borja *et al.*, 2006).

Endler & Mielke (2005), en fer la seua proposta del model tetraèdric, foren molt crítics amb l'ús del CS i del PCA. No obstant, l'utilització del model tetraèdric implica fer més assumpcions i és més complex. Nosaltres hem combinat les diverses tècniques d'anàlisi i, en funció del tipus de pregunta que ens hem plantejat en cada cas, hem optat per unes o altres. Som conscients que el més correcte hauria estat emprar tècniques

basades en un model particular de la resposta neural als estímuls cromàtics per als lacèrtids, com per exemple el que s'ha desenvolupat per a *Gallus gallus* (Osorio *et al.*, 1999), però aquest tipus d'informació és, ara per ara, totalment desconeguda pel que fa a qualsevol espècie de llangardaix.

Totes les anàlisis foren circumscrites al rang de longituds d'ona que va dels 300 fins els 700 nm, que presumiblement inclou l'espectre visual dels llangardaixos diürns (Fleishman *et al.*, 1993, 1997, 2011; Ellingson *et al.*, 1995; Loew *et al.*, 2002; Bowmaker *et al.*, 2005; Macedonia *et al.*, 2009; vegeu també el Capítol 3). El processament previ a les anàlisis es realitzà amb Microsoft Excel i tots els espectres s'inspeccionaren visualment per tal d'evitar artefactes i errors de classificació.

2.2.1 Classificació per segments cromàtics (CS) i espai cromàtic

Aquest mètode es basa en la segmentació de l'espectre visible en quatre porcions equivalents i assumeix un sistema típic de visió en color que compara l'estimulació per parelles dels fotoreceptors sensibles a porcions no adjacents de l'espectre visible. En el nostre cas, per tal d'incloure tot l'espectre visible dels lacèrtids, els nostres segments són de 100 nm (i.e. 300-400 nm, 400-500 nm, 500-600 nm, 600-700 nm, corresponents a les longituds d'ona ultraviolada -U-, curta -S-, mitja -M- i llarga -L- respectivament). Per tal d'obtenir l'espai cromàtic (bidimensional), s'obté un únic valor per cada un dels segments (SU, SS, SM, SL respectivament per als segments U, S, M, L) sumant la reflectància de totes les longituds d'ona que conté i dividint-lo per la suma de l'espectre complet:

$$SU = \Sigma R_{300-400} / \Sigma R_{300-700}; SS = \Sigma R_{400-500} / \Sigma R_{300-700}; SM = \Sigma R_{500-600} / \Sigma R_{300-700}; SL = \Sigma R_{600-700} / \Sigma R_{300-700}$$

on $R(\lambda)$ és el percentatge de reflectància per a una longitud d'ona donada λ .

Considerant que el sistema nerviós compara, per un costat SU i SM, i per l'altre SS i SL (vegeu, però, el Capítol 1), podem assumir que un espai bidimensional amb dos eixos serà suficient per descriure els colors. Així, obtenim dos valors per a aquestes variables sotraient SU a SM i SS a SL. A qualsevol espectre que presente la mateixa reflectància als quatre segments, li correspondrà $SU = SS = SM = SL$; com a conseqüència, se situarà a l'origen de coordenades, i aquest serà el punt acromàtic. La distància de qualsevol punt cromàtic respecte a l'origen de coordenades en definirà el cromàtic i l'angle respecte al punt superior de l'espai cromàtic, en definirà la tonalitat (vegeu-ne un exemple a la Figura 2.5).

2.2.2 Espai cromàtic tetraèdric

L'anàlisi més complexa i alhora més completa que hem realitzat és la basada en l'espai cromàtic tetraèdric (*tetrahedral color space*; TCS) definit per Endler & Mielke's (2005). El TCS és un espai tridimensional on es resumeix la informació cromàtica d'un espectre en funció de l'estimulació causada en cadascun dels diversos tipus de fotoreceptor,

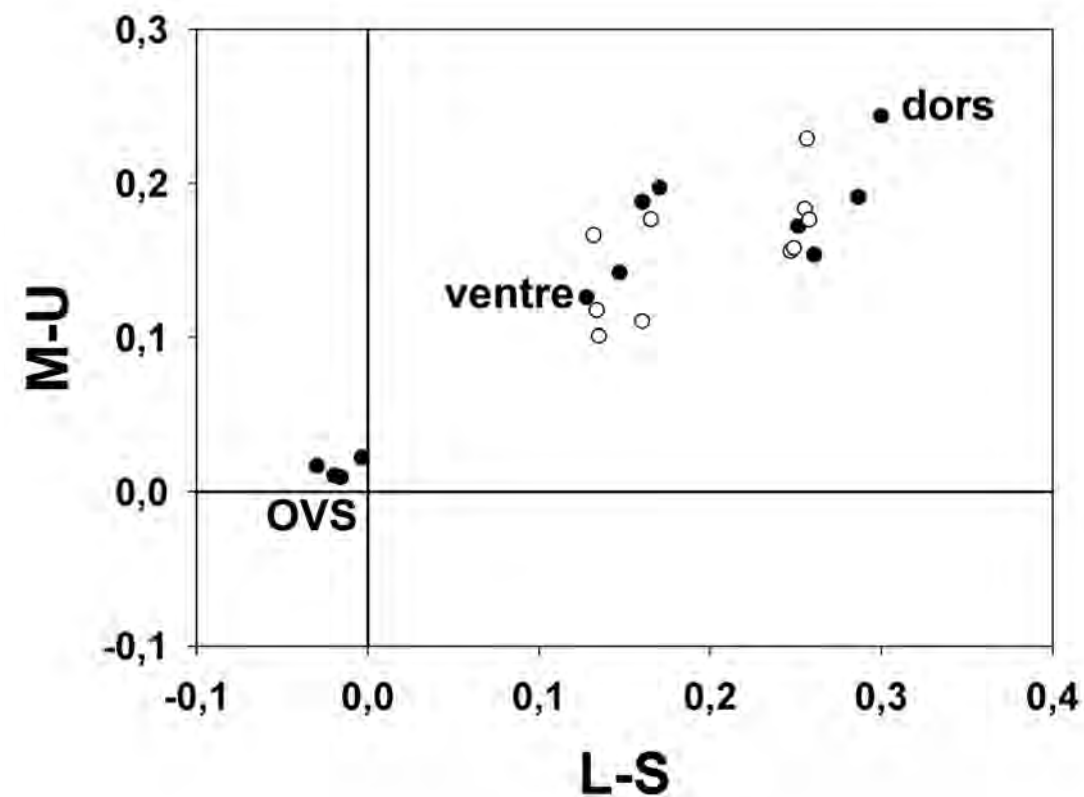


Figura 2.5. Espai cromàtic del CS. Els punts mostren les coloracions mitjanes de *Podarcis* de Jbel Siroua. En negre les coloracions dels mascles, en blanc les de les femelles. OVS: punts de OVS UV-blau dels mascles; ventre: coloracions ventrals blanques; dors: coloracions dorsals marrons.

representant-la com un punt cromàtic descrit per tres coordenades espacials. Assumint que els llangardaixos disposen de quatre tipus de fotoreceptors diferents (vegeu el Capítol 3) i que, en cas de comptar amb cons dobles, aquests no participarien de la percepció cromàtica (ja que se'ls relaciona amb processos de discriminació de la intensitat i de detecció del moviment: Maier & Bowmaker 1993; Campenhausen & Kirschfeld, 1998; Vorobyev & Osorio, 1998; Osorio *et al.*, 1999; Cuthill *et al.*, 2000c; no obstant, Pignatelli *et al.*, 2010), l'aproximació que hi fan Endler i Mielke suposa la reducció en una dimensió de la informació cromàtica.

Els càlculs que hem emprat en el TCS assumeixen les simplificacions fetes per Stoddard & Prum (2008) a les propostes d'Endler & Mielke (2005) (vegeu la comparació de les dues metodologies a Stoddard & Prum, 2008). Així, hem emprat els espectres de reflectància directament, per compte dels de radiància, i.e. obviat la irradiància (Goldsmith, 1990), la transmitància i l'efecte de les partícules en suspensió, perquè assumim que els lacèrtids estan actius quasi exclusivament en condicions de bona il·luminació (dies assolellats i en ambients moderadament oberts o molt oberts), no

presenten una variabilitat destacable en la transmitància dels seus medis oculars (Capítol 3) i es veuen a distàncies curtes o mitjanes (Endler & Mielke, 2005). No obstant, en l'estudi poblacional sobre les coloracions de *Podarcis muralis* del Capítol 6 sí que hem afegit la variable irradiància a les anàlisis.

El primer pas per obtenir els punts cromàtics en el TCS és obtenir l'estímul idealitzat (QI) per a cada tipus de fotoreceptor (Goldsmith, 1990):

$$QI = \int_{700}^{300} R(\lambda)Cr(\lambda)d\lambda$$

on $R(\lambda)$ és l'espectre de reflectància i $Cr(\lambda)$ és l'espectre de la sensibilitat del fotoreceptor r. Les funcions $R(\lambda)$ i $Cr(\lambda)$ han sigut normalitzades per tenir integrals de 1.

Després, els valors de l'estimulació idealitzada es normalitzen per tal que sumen 1, tot donant lloc als valors d'estimulació relativa u, s, m, l:

$$u = Q_U/\Sigma Q_i; s = Q_S/\Sigma Q_i; m = Q_M/\Sigma Q_i; l = Q_L/\Sigma Q_i$$

on Q_U, Q_S, Q_M, Q_L són les estimulacions idealitzades de cadascun dels quatre fotoreceptors (U, S, M, L). Com a conseqüència, $u + s + m + l = 1$ i les quatre dimensions poden reduir-se a tres sense perdre informació, convertint les estimulacions relatives en coordenades cartesianes d'un espai tridimensional (X, Y, Z):

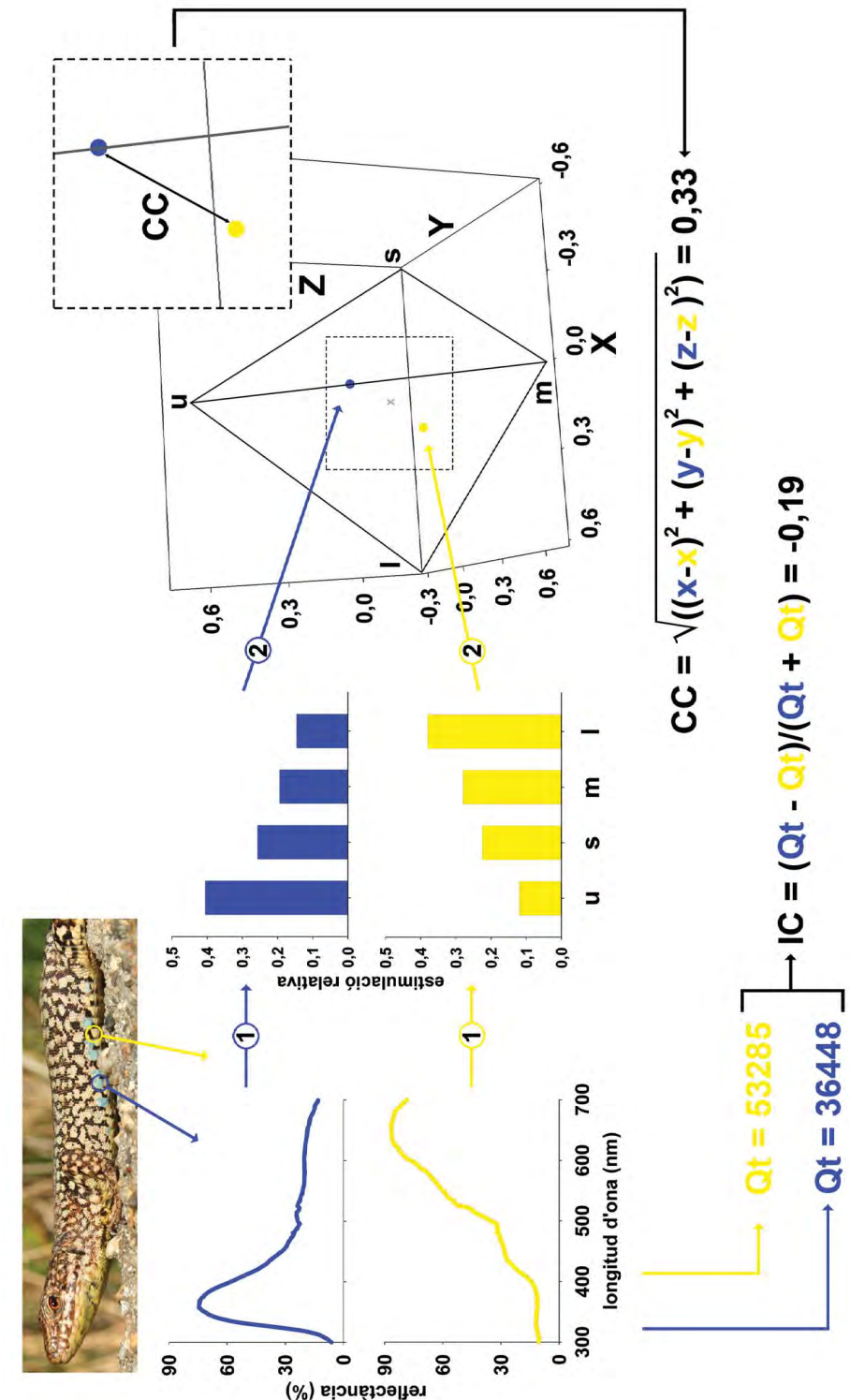
$$X = (1 - 2s - m - u)/(3/8)^{1/2}$$

$$Y = (-1 + 3m + u)/(8)^{1/2}$$

$$Z = u - 1/4$$

Tots els espectres donaran lloc a conjunts de tres coordenades inclosos dins d'un tetraedre, amb el centre situat a les coordenades $X = Y = Z = 0$, que corresponen al punt acromàtic, que indica un color per al qual $u = s = m = l = 1/4$. Tots els estímuls (i.e. espectres) que suposen estimulacions diferents, com a mínim per a un fotoreceptor, seran representats per posicions desplaçades en un o més eixos respecte al punt acromàtic (Figura 2.6).

Figura 2.6. Càlcul dels punts cromàtics, interpretació de l'espai cromàtic tetraèdric i de les mesures de la cripsi/conspicuitat (vegeu-ne més detalls més endavant). u, s, m, l són les estimulacions relatives dels fotoreceptors U, S, M, L respectivament. IC = contrast d'intensitat. CC = contrast cromàtic. IC s'ha calculat a partir de les mesures de Qt d'ambdós espectres. CC s'ha calculat en dos passos successius: 1) obtenint l'estimulació relativa de Qt d'ambdós espectres en els quatre tipus de fotoreceptors de *Platysaurus broadleyi* (l'espècie que ens serveix de model) (vegeu-ne les equacions a la pàgina 60); 2) a partir de l'estimulació relativa s'han obtingut les coordenades cartesianes dels punts cromàtics respectius dins l'espai cromàtic tridimensional de les quals s'ha calculat la distància euclidiana com a una distància cromàtica que ens serveix de mesura de CC (vegeu-ne les equacions a la pàgina 60). Al text trobareu més detalls. Els espectres de reflectància d'exemple corresponen a una OVS blava i al ventre groc d'un mascle de *Podarcis muralis* de la població d'Angostrina. Els valors numèrics són els valors reals de les variables per a aquest exemplar.



Atès que de moment no hi ha mesures de la sensibilitat espectral de cap lacèrtid, els càlculs del TCS s'han realitzant assumint com a model les sensibilitats dels quatre cons de *Platysaurus broadleyi* (Scinciformata: Cordylidae) (Fleishman *et al.*, 2011), l'espècie filogenèticament més pròxima als lacèrtids per a la qual disposem de dades. De totes maneres, les sensibilitats de *P. broadleyi* són molt paregudes a les descrites en *Anolis*, cosa que suggereix que aquest és un caràcter molt conservat en els llangardaixos (Squamata; vegeu el Capítol 3). Tots aquests càlculs han sigut realitzats amb el programa TetraColorSpace desenvolupat per Stoddard & Prum (2008) per a l'entorn Matlab 7 (MathWorks, Natick, MA).

2.3 Variables emprades

Tot seguit, enumerem les mesures emprades als diversos apartats del treball i n'expliquem el significat i el fonament matemàtic per tal de facilitar-ne la comprensió. Com ja hem indicat més amunt, diverses són les aproximacions a aquestes variables i algunes de les mesures que hem aplicat són equivalents. Al glossari es donen més detalls sobre la nomenclatura emprada i sobre els diversos sinònims que trobem a la bibliografia per a referir-se a aquestes variables.

2.3.1 Intensitat (Q)

a) Podem obtenir-ne una mesura calculant el sumatori de les reflectàncies de totes les longituds d'ona de l'espectre entre 300 i 700 nm (Endler, 1990).

$$Q_t = \sum R_{300-700}$$

on $R(\lambda)$ és el percentatge de reflectància per a una longitud d'ona donada λ .

b) La mesura més simple, però igualment útil, és la del valor de reflectància corresponent al pic de màxima reflectància (Figura 2.4) (e.g. Molina-Borja *et al.*, 2006). Representada per **%màx**.

2.3.2 Tonalitat (H)

a) Localització espectral del pic de màxima reflectància (Figura 2.4) (e.g. Keyser & Hill, 1999; Hofmann *et al.*, 2006; Molina-Borja *et al.*, 2006). Representada per **$\lambda_{màx}$** . Aquesta mesura té el problema de donar més d'un valor si hi ha més d'un pic de reflectància en un espectre donat.

b) Amb l'espai del color subsegüent a la classificació de segments (Endler, 1990), podem obtenir un únic valor per a cada tonalitat, en graus ($^{\circ}$), en funció de la seua posició

respecte el punt central superior de l'espai cromàtic (0°). El càlcul és el següent:

$$H = \arcsin\left(\frac{(Q_{500-600} - Q_{300-400})/Q_t}{\left(\frac{(Q_{500-600} - Q_{300-400})/Q_t}{Q_t}\right)^2 + \left(\frac{(Q_{600-700} - Q_{400-500})/Q_t}{Q_t}\right)^2}\right)^{1/2}$$

$$= \arccos\left(\frac{(Q_{600-700} - Q_{400-500})/Q_t}{\left(\frac{(Q_{500-600} - Q_{300-400})/Q_t}{Q_t}\right)^2 + \left(\frac{(Q_{600-700} - Q_{400-500})/Q_t}{Q_t}\right)^2}\right)^{1/2}$$

$$\text{on } Q_{300-400} = \sum R_{300-400}; Q_{400-500} = \sum R_{400-500}; Q_{500-600} = \sum R_{500-600}; Q_{600-700} = \sum R_{600-700}$$

2.3.3 Croma (C)

a) Segons la classificació de segments, podem obtenir una mesura genèrica del croma com:

$$C = [((Q_{600-700} - Q_{400-500})^2 + (Q_{500-600} - Q_{300-400})^2)^{1/2}]$$

El valor del croma s'incrementa amb la distància a l'origen de coordenades (i.e. punt acromàtic).

b) Segons les hipòtesis proposades, hem obtingut mesures de croma específiques per a rangs de longitud d'ona concrets. En conjunt, aquestes mesures s'han obtingut calculant la proporció de la reflectància espectral de la porció de l'espectre d'interès respecte a la reflectància total (vegeu-ne un exemple a la Figura 2.4):

$$\text{croma UV: } C_{UV} = \sum R_{300-400} / \sum R_{300-700}$$

$$\text{croma verd-groc: } C_{GY} = \sum R_{500-600} / \sum R_{300-700}$$

$$\text{croma de les longituds d'ona mitjanes: } MC = \sum R_{400-600} / \sum R_{300-700}$$

$$\text{transmitància UV: } T_{UV} = \sum R_{300-400} / \sum R_{300-700}$$

Una altre tipus de mesura que depèn de la distribució espectral de les diverses longituds d'ona i que ens serà útil quan el que comparem són espectres amb una forma similar (e.g. amb diferències de croma, però amb la mateixa forma general i els mateixos pics de reflectància), és el del punt (i.e. longitud d'ona) on la reflectància és intermèdia entre la màxima i la mínima. Hem emprat un parell de mesures d'aquest tipus per tal d'avaluar la transmitància del medi ocular (Siebeck & Marshall, 2000, 2001; Capítol 3) i per a l'anàlisi comparada dels espectres de reflectància (Hofmann *et al.*, 2006; Prager & Andersson, 2010; Capítol 4):

$$\text{transmitància: } \lambda T_{0,5} = (\lambda_{màx} - \lambda_{mín})/2 + \lambda_{mín}$$

$$\text{reflectància: } \lambda R_{0,5} = (\lambda_{màx} - \lambda_{mín})/2 + \lambda_{mín}$$

on $\lambda_{màx}$ = localització en el rang de longituds d'ona de la màxima transmitància o reflectància segons el cas, $\lambda_{mín}$ = localització en el rang de longituds d'ona de la mínima transmitància o reflectància.

2.3.4 Contrast cromàtic

A partir dels punts cromàtics del TCS, obtenim una mesura del contrast cromàtic (CC) en calcular la distància euclidiana entre els dos punts a comparar:

$$CC = ((x_1 - x_2)^2 + (y_1 - y_2)^2 + (z_1 - z_2)^2)^{1/2}$$

on x_1, y_1, z_1 i x_2, y_2, z_2 són les coordenades cartesianes corresponents als punts cromàtics 1 i 2. Les combinacions de coloracions més contrastades (i.e. més conspícues) cromàticament donen lloc a valors majors de CC (vegeu-ne un exemple a la Figura 2.6).

2.3.5 Contrast d'intensitat

Com que no es tenen dades precises de com es processa la informació referent a la intensitat en els llangardaixos, prenem la següent mesura, que es basa simplement en la informació espectral bruta:

$$IC = (Qt_1 - Qt_2) / (Qt_1 + Qt_2)$$

on Qt_1 i Qt_2 són els valors d'intensitat dels dos espectres comparats. Les combinacions de coloracions més conspícues en intensitat donen lloc a valors absoluts majors de IC (vegeu-ne un exemple a la Figura 2.6).

2.3.6 Volum cromàtic

Com a mesura global del patró de color de cada individu (i.e. totes les taques de color diferents que presenta), hem emprat el volum cromàtic del TCS que generen tots els punts cromàtics provinents dels espectres representatius de les coloracions de l'individu. El volum cromàtic s'ha calculat obtenint el volum del polígon mínim convex, definit per tots els punts cromàtics amb TetraColorSpace (Stoddard & Prum, 2008). El volum cromàtic ens permet fer comparacions entre patrons de coloració complets, per exemple entre sexes, poblacions o espècies. A la Figura 5.3.5 i a la Figura 7.1, podeu veure exemples detallats del volum cromàtic.

Per interpretar correctament els resultats obtinguts a partir d'aquest tipus de variable, cal tenir en compte diverses consideracions. En primer lloc, un volum cromàtic donat no implica necessàriament que tots els punts cromàtics que conté (i.e. totes les possibles combinacions de les tres coordenades contingudes dins el volum) estiguen presents a la mostra estudiada. El volum cromàtic ha d'interpretar-se com una mesura de la diversitat de les coloracions d'una mostra, en funció del nombre de coloracions diferents que presenta. No obstant, amb major exactitud, el que ens indica és com de diferents són les coloracions incloses en el patró, ja que pot donar-se el cas que un punt cromàtic quede inclòs al volum generat per la resta de punts cromàtics i no contribuísca a la mesura del

volum cromàtic. A més a més, el volum per si sol no conté informació sobre la disposició espacial dels punts cromàtics i, per exemple, dues mostres amb coloracions espectralment diferents poden donar lloc a volums cromàtics idèntics. Per tant, els volums sempre s'han de considerar conjuntament amb la seua ubicació espacial dins el tetraedre i per fer-ho són molt útils les representacions gràfiques (vegeu també la comparació proposada al Capítol 7). Per últim, el volum cromàtic no considera aspectes com el de la diferent representativitat d'una coloració sobre la superfície de l'animal (i.e. la seua extensió) o la seua visibilitat en els diversos contextos a què s'enfronten els animals.

2.4 Fotografia en l'UV

Per a la fotografia en l'espectre UV emprarem una lent macro (Yashica 100 mm f/3.5 ML Macro) muntada en una càmera analògica Yashica FX-103 amb pel·lícula en blanc i negre sensible a l'UV (Kodak TMAX 400 pro; per a més detalls vegeu Silberglid, 1976; Knüttel & Fieldler, 2000). Cada llangardaix fou fotografiat de dues maneres alternatives: emprant un filtre que bloca l'UV (Skylight Hakuba 1A) i transmet per sobre els 400 nm, i amb un filtre que transmet només l'UV, amb un pic de màxima transmitància a 360 nm (Hoya U-360: Edmund Scientific, Barrington, NJ, USA o Tiffen 18A: The Tiffen Company, Hauppauge, NY, USA). La il·luminació fou proporcionada per un flaix fotogràfic estàndard per a l'espectre visible humà. Per a les fotografies en el rang UV, a aquest flaix es va afegir un segon flaix esclau (Sunpak 455), modificat per a emetre aquesta part de l'espectre eliminant la capa de plàstic que protegeix el tub del flaix. Ambdós flaixos es trobaven en mode manual per poder regular-los de tal manera que totes les fotografies foren fetes amb la mateixa intensitat de llum, independentment de l'espectre a fotografiar. Els processos de revelat i processat de les imatges foren estandarditzats al màxim possible. Paral·lelament, es van prendre fotografies en color per a l'espectre visible humà, amb una càmera digital d'alta resolució (Sony DSC-F707).

Per tal de garantir l'obtenció de fotografies òptimes, els llangardaixos es col·locaven sobre un fons que reflectia l'UV (paper artístic Ikonorex d'alta qualitat; ca. 40% de reflectància en el rang 300-400nm) i prèviament eren anestesiats lleugerament amb ketamina hidroclorella (250 mg/kg de pes de l'animal) per evitar que es mogueren. L'efecte de l'anestèsic desapareixia al cap d'uns minuts i tots els exemplars anestesiats es recuperaren correctament del tractament.

2.5 Morfometria i qualitat dels individus

Per a respondre diverses preguntes com l'associació entre la coloració i diversos trets morfològics i relacionats amb la qualitat de l'individu, hem obtingut mesures de la

massa corporal, la grandària corporal i la grandària del cap (Hews, 1990; Herrel *et al.*, 1999; Huyghe *et al.*, 2005, 2007, 2009b; Hofmann & Henle, 2006; Salvador *et al.*, 2008; Stuart-Fox *et al.*, 2009). La grandària corporal està marcadament correlacionada amb la capacitat per al combat i l'èxit reproductor en els mascles (Salvador & Veiga, 2001; Jenssen *et al.*, 2005), i amb la grandària de la posta en les femelles, en moltes espècies de llangardaixos (Fitch, 1970). De la mateixa manera, l'amplària del cap està correlacionada amb l'habilitat per al combat i la dominància social (Molina-Borja *et al.*, 1998; López *et al.*, 2004; Perry *et al.*, 2004; Huyghe *et al.*, 2005).

La massa corporal s'ha pesat amb un error de 0,01 g amb una balança electrònica (Cobos) o amb un error de 0,1 g amb una balança de camp (Pesola). Per mesurar la grandària corporal hem pres la mesura estàndard entre l'extrem anterior del cap i la cloaca (*snout-vent length*, SVL) emprant un regle de plàstic amb un error d'1 mm. La longitud i l'amplària del cap es mesuraren amb un peu de rei digital (Mitutoyo) amb un error de 0,01 mm. La longitud del cap (*head length*, HL) es va mesurar com la distància entre l'extrem del morro i l'extrem caudal de l'escala occipital. L'amplària del cap (*head width*, HW) fou la de la màxima amplària possible (Hews, 1990; Herrel *et al.*, 1999; Huyghe *et al.*, 2005; Hofmann & Henle, 2006; Salvador *et al.*, 2008). No obstant, com que les diverses variables morfomètriques no són independents entre elles, hem optat per calcular també un índex de condició corporal (*body condition index*, BCI) molt més adequat per valorar la qualitat dels individus que les mesures morfomètriques en brut (Huyghe *et al.*, 2009b; Hofmann & Henle, 2006; Salvador *et al.*, 2008). La mesura del BCI s'ha obtingut prenent el residual corresponent a cada individu d'una regressió Model II entre el logaritme decimal de la massa corporal i el logaritme decimal de SVL (Bonnet & Naulleau, 1994; Green, 2001).

A més a més, hem obtingut una mesura de la força de mossegada (*bite force*, BF) com un indicador de la força dels animals i la seua capacitat per al combat (Herrel *et al.*, 1999; Huyghe *et al.*, 2007). Les mesures de BF es feren amb el sistema FlexiForce wireless ELF basat en un detector piezoresistiu (Tekscan Inc., Boston, MA, USA), emprat prèviament per a altres tàxons (Freeman & Lemen, 2008). Els sensors emprats per a la mesura del BF en animals grans solen estar basats en cèl·lules de càrrega, i són molt precisos (coeficient de variació ca. 1%; Freeman & Lemen, 2008). No obstant, els models comercials disponibles són massa grans i, a pesar de les modificacions que s'hi poden fer (e.g. Herrel *et al.*, 1999), ocupen una porció considerable de l'obertura de la boca de l'animal. Recentment s'ha proposat l'ús de sensors basats en detectors piezoresistius com una alternativa preferible per fer mesures de BF de vertebrats menuts perquè, encara que es tracta d'un mètode un poc menys precís que els detectors de cèl·lula de càrrega (coeficient de variació ca. 4%), la seua grandària i la senzillesa del seu ús fan d'aquests sensors la millor opció per a llangardaixos amb l'obertura de la boca menuda (Freeman & Lemen, 2008).

Per protegir els sensors i assegurar que la força de la mossegada es transmetia de manera homogènia per tota l'àrea del sensor, aplicarem dos discs primis d'acer inoxidable (i.e. 9 mm de diàmetre, 0,5 mm de grossor) que cobrien exactament les superfícies superior i inferior del sensor. Els discs d'acer es cobrien amb cuir per evitar danys als llangardaixos. En conjunt, la peça a mossegar tenia un grossor de 3 mm, adequat per l'obertura de la boca de lacèrtids de grandària mitjana com *Podarcis*. A l'hora de fer les mesures, induïem la mossegada sobre el cuir situant-lo entre les mandíbules del llangardaix, cosa que normalment provocava que el mossegara agressivament. Les mesures que no donaren lloc a mossos mesurables (i.e. que no produïen un pic clar) foren repetides fins a obtenir una mesura correcta de l'individu. Prèviament a cada sessió de mesura el sistema era calibrat i se'n testava l'agudeses amb un conjunt de pesos diferents. Durant el transcurs de la sessió aquest procés es repetia periòdicament (i.e. ca. cada hora). Tots els llangardaixos foren mesurats amb una temperatura basal del cos d'entre 30 i 35 C°. De totes les mesures fetes a un individu, retinguérem per a les anàlisis següents la que donà un valor més elevat, considerant-la com el màxim BF d'aquest animal (Losos *et al.*, 2002).

2.6 Espècies estudiades

L'objectiu més ambiciós hauria sigut disposar d'una mostra completa de la major part possible de les espècies acceptades de lacèrtids i, fins i tot, de moltes de les subespècies que presenten característiques particulars en la coloració o en els hàbitats. No obstant, el fet de treballar amb llangardaixos comporta certes restriccions. Els estudis comparats de la coloració més complets s'han fet amb ocells, ja que es poden emprar exemplars conservats amb certes garanties (McNett & Marchetti, 2005), cosa que permet explotar les col·leccions museístiques. De fet, aquesta és la font més comuna de dades en els estudis que inclouen conjunts grans i diversos d'espècies d'ocells (e.g. McNaught & Owens, 2002; Gómez & Théry, 2004; Hofmann *et al.*, 2006; Doucet *et al.*, 2007; Prigel & Andresson, 2010; Ödeen *et al.*, 2011a,b). Per contra, en els lacèrtids i en els rèptils en general no podem comptar amb l'ús d'exemplars conservats perquè la conservació química o per congelació altera les propietats cromàtiques de la pell i en cas d'animals morts la degradació comença molt aviat (vegeu-ne un exemple a la Figura 2.7). A més a més, de moment no existeix cap base de dades de mesures objectives de la coloració de cap grup animal com n'hi ha, per exemple, per a les coloracions florals (Arnold *et al.*, 2010). És per això que cal cercar, capturar, mesurar i retornar al lloc d'origen la majoria dels exemplars i açò incrementa de manera desmesurada els esforços a l'hora d'obtenir una quantitat de dades similar a la d'altres treballs fets amb altres grups de vertebrats. Així, doncs, hem hagut d'assumir certes limitacions en l'amplitud d'aquest treball pel que fa a les grandàries mostrals i, sobretot, a la representativitat filogenètica d'alguns dels grups. Tot i això, el treball de camp dut a terme ens ha permès incloure

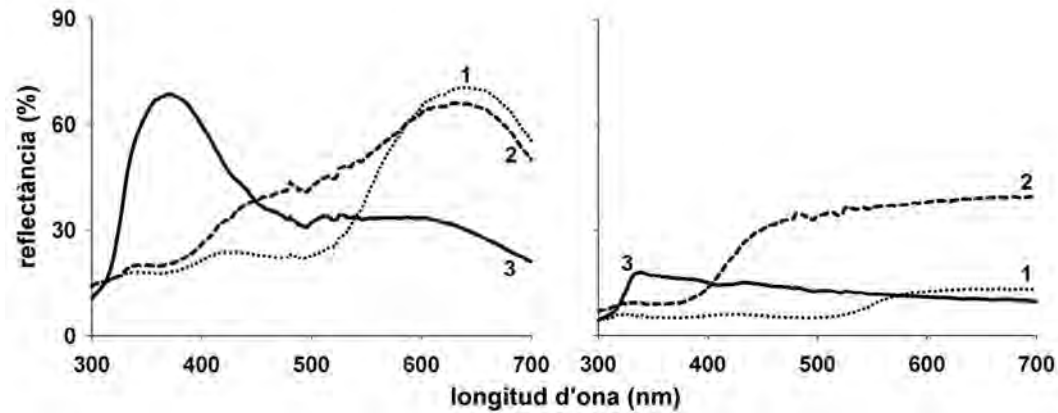


Figura 2.7. Comparació d'espectres de *Podarcis muralis* corresponents a animals vius (esquerra) i a animals congelats (dreta). 1 = ventre taronja, 2 = ventre blanc, 3 = OVS UV-blau.

una bona part dels gèneres de lacèrtids euroasiàtics (Lacertini) i els dos gèneres del grup basal (Gallotiinae). La submostra corresponent als gèneres de lacèrtids africans (Eremiadini), atesa la dificultat major d'accedir a les localitats on són presents les seues espècies, ha sigut molt menor i més parcial. A la Figura 2.8, es troba representada la distribució geogràfica de les localitats de captura dels exemplars mesurats i a la Taula 2.1 es troben detallades les espècies de les quals es disposa d'alguna mostra, tot indicant-ne els exemplars mesurats i les localitats exactes de què provenen.

2.7 Tractament dels animals i consideracions ètiques

Tots els animals mesurats foren capturats amb un nus corredís o a mà, i transportats amb bosses de tela fins al lloc de mesura. Sempre que va ser possible, els animals es retornaren al lloc exacte de captura en les 24 h següents. Aquells animals que hagueren de ser transportats al laboratori foren allotjats individualment en terraris de vidre situats dins d'un animalari, amb la temperatura, la il·luminació i la humitat controlades. Els animals així allotjats disposaven d'aigua *ad libitum* i se'ls alimentava tres vegades a la setmana amb larves de *Tenebrio molitor* o *Zophoba morio* (ordre Coleoptera, família Tenebrionidae).

En la major part dels casos, no fou necessari marcar de manera permanent els animals capturats o se'ls marcava temporalment amb algun tipus de marca de pintura (rotuladors no tòxics Edding 751). Només es van marcar de manera permanent (per amputació de falanges; Langkilde & Shine, 2006; Perry *et al.*, 2011) els exemplars de *Podarcis muralis* de la població d'Angostrina perquè s'hi realitza un estudi poblacional longitudinal del qual formen part els resultats presentats al Capítol 6.

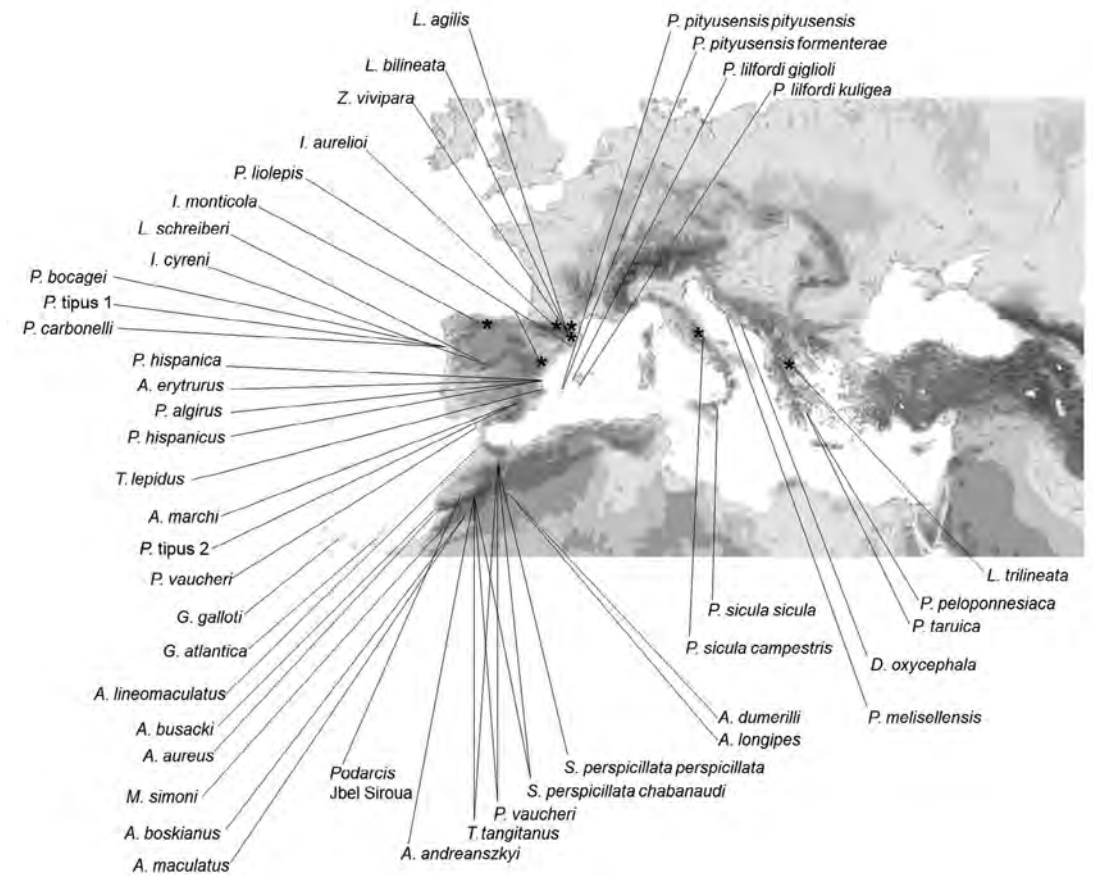


Figura 2.8. Localització de les poblacions mostrejades. Els asteriscs indiquen les poblacions de *Podarcis muralis*. *Takydromus sexlineatus* no apareix al mapa per desconèixer-ne la procedència originària. Vegeu també la Taula 2.1.

Quan va ser necessari sacrificar alguns animals (e.g. estudis de transmitància), se'ls va aplicar una sobredosi d'anestèsia (primer halotà i després 15 µl/g de pes corporal de ketamina hidroclorella 50 mg/ml) per tal de, ja inconscients, seccionar-los l'espina dorsal. A fi de minimitzar l'impacte sobre les poblacions naturals es va prioritzar l'ús d'animals provinents d'altres experiments que no podien ser retornats al camp, o d'animals de poblacions introduïdes.

L'experimentació fou feta d'acord amb els paràmetres i requeriments del Comitè d'Ètica de la Universitat de València i es va comptar amb els permisos pertinents de les administracions respectives del País Valencià, les Illes Balears, els Pirineus Orientals, Andalusia, Castella i Lleó i la cobertura del Centro de Investigaçao em Biodiversidade e Recursos Genéticos (Universidade do Porto), de la Universitat d'Atenes i de la Universitat de Zagreb.

Material i mètodes

Taula 2.1. Espècies que conformen la mostra emprada i les localitats de les poblacions estudiades, entre parèntesis la latitud i la longitud corresponents. Els individus mesurats es separen en mascles adults (♂♂), femelles adultes (♀♀) i altres (a), on s'inclouen els juvenils, els subadults i, en algun cas, els individus no sexats. Vegeu també la Figura 2.6. Les coordenades foren preses amb GPS o extreptes de Google Earth (Google). * Indica els tàxons no descrits com a espècie formalment però amb entitat com per considerar-les-hi (vegeu per exemple Kaliontzopoulou *et al.*, 2011). ** La localitat de la mostra de *Takydromus sexlineatus* no està indicada perquè es desconeix com a conseqüència de no tractar-se d'una població natural. Les grandàries mostrals representen el total d'individus capturats i mesurats, no obstant, a les anàlisis posteriors les grandàries mostrals poden variar respecte aquestes perquè no de tots els exemplars s'han pogut obtenir sempre totes les mesures.

tàxon	localitat	♂♂	♀♀	a
Gallotiinae				
<i>Gallotia atlantica</i> (Peters & Doria, 1882)	Malpaís de la Arena (28°38'N, 13°56'O)	2	2	0
<i>Gallotia galloti</i> (Oudart, 1839)				
<i>G. g. galloti</i>	Güimar (28°18'N; 16°22'O)	12	7	0
<i>G. g. eisentrauti</i>	Tejina (28°32'N; 16°21'O)	9	13	0
<i>Psammotromus algirus</i> (Linnaeus, 1766)	El Saler (39°20'N; 0°18'O)	9	3	2
<i>Psammotromus hispanicus</i> (Fitzinger, 1826)	El Saler (39°20'N; 0°18'O)	15	9	0
Lacertinae				
Lacertini				
<i>Algyroides marchi</i> (Valverde, 1958)	Cazorla (37°55'N; 2°55'O)	10	2	4
<i>Dalmatolacerta oxycephala</i> (Duméril & Bibron, 1839)	Dubrovnik (42°39'N; 18°05'E)	2	2	2
<i>Iberolacerta aurelioi</i> (Arribas, 1994)	Arcalís (42°37'N; 1°28'E)	8	7	5
<i>Iberolacerta monticola</i> (Boulenger, 1905)	San Emiliano (43°03'N; 6°06'O)	4	4	0
<i>Iberolacerta cyreni</i> (Müller & Hellmich, 1937)	Peñanegra (40°25'N; 5°17'O)	3	4	4
<i>Lacerta agilis</i> (Linnaeus, 1758)	La Fontviva (42°33'N; 1°51'E)	15	13	0
<i>Lacerta bilineata</i> (Daudin, 1802)	La Molina (42°21'N; 1°57'E)	2	4	1
<i>Lacerta trilineata</i> (Bedriaga, 1886)	Kalambaka (39°42'N; 21°37'E)	1	1	0
<i>Lacerta schreiberi</i> (Bedriaga, 1878)	Peñanegra (40°25'N; 5°17'O)	19	3	0
<i>Podarcis bocagei</i> (Seoane, 1884)	Moledo (41°50'N; 8°52'O)	25	21	0
<i>Podarcis carbonelli</i> (Pérez-Mellado, 1981)	Torreira (40°45'N; 8°42'O)	10	10	0
<i>Podarcis hispanica</i> *	València (39°28'N; 0°23'O)	100	34	0

Material i mètodes

<i>Podarcis hispanica</i> tipus 2*	Cazorla (37°55'N; 2°55'O)	14	7	0
<i>Podarcis</i> Jbel Siroua*	Jbel Siroua (30°42'N; 7°37'O)	12	16	1
<i>Podarcis liolepis</i> (Boulenger, 1905)				
	Penyagolosa (40°14'N; 0°21'O)	12	5	0
	Barcelona (41°25'N; 2°08'E)	9	5	4
<i>Podarcis hispanica</i> tipus 1*	Moledo (41°50'N; 8°52'O)	25	22	0
<i>Podarcis lilfordi</i> (Günther, 1874)				
	<i>P. l. kuligea</i> Cabrera (39°08'N; 2°56'E)	24	24	2
	<i>P. l. gigliolii</i> Dragonera (39°35'N; 2°19'E)	21	20	0
<i>Podarcis melisellensis</i> (Braun, 1877)	Trogir (43°30'N; 16°15'E)	20	15	0
<i>Podarcis muralis</i> (Laurenti 1768)				
	Salardú (42°42'N; 0°54'E)	24	22	0
	Angostrina (42°29'N; 1°57'E)	239	103	46
	La Molina (42°21'N; 1°57'E)	8	6	0
	Arcalís (42°37'N; 1°29'E)	8	8	0
	Penyagolosa (40°14'N; 0°21'O)	8	6	10
	San Emiliano (43°03'N; 6°06'O)	8	3	0
	Kalambaka (39°42'N; 21°37'E)	4	1	5
	Teramo (42°39'N; 13°42'E)	3	4	1
<i>Podarcis peloponnesiaca</i> (Bibron & Bory, 1833)	Nauplio (37°33'N; 22°47'E)	3	2	3
<i>Podarcis pytiusensis</i> (Boscà, 1883)				
	<i>P. p. pytiusensis</i> Eivissa (38°54'N; 1°25'E)	22	20	0
	<i>P. p. formenterae</i> Formentera (38°43'N; 1°23'E)	20	20	1
<i>Podarcis sicula</i> (Rafinesque-Schmaltz, 1810)				
	<i>P. s. sicula</i> Catània (37°30'N; 15°04'E)	5	3	2
	<i>P. s. campestris</i> Teramo (42°39'N; 13°42'E)	3	4	1
<i>Podarcis taruica</i> (Pallas, 1814)	Nauplio (37°34'N; 22°48'E)	4	1	0
<i>Podarcis vaucheri</i> (Boulenger, 1905)				
	Nord d'Àfrica Jbel Tazzeke (34°06'N; 4°04'O)	23	24	3
	Nord d'Àfrica Oukaimeden (31°12'N; 7°51'O)	22	19	8
	Península Ibèrica Platja Barrosa (36°21'N; 6°10'O)	11	13	2

		Material i mètodes			
<i>Scelarcis perspicillata</i> (Duméril & Bibron, 1839)					
	<i>S. p. chabanaudi</i>	Jbel Tazzeka (34°06'N; 4°04'O)	8	4	0
	<i>S. p. chabanaudi</i>	Oukaimeden (31°12'N; 7°51'O)	2	2	1
	<i>S. p. pellegrini</i>	Jbel Tazzeka (34°07'N; 4°02'O)	10	2	2
<i>Takydromus sexlineatus</i> (Daudin, 1802)**					
		SE asiàtic (?)	1	3	0
<i>Timon lepidus</i> (Daudin, 1802)					
		Oliva (38°53'N; 0°07'O)	19	11	12
<i>Timon tangitanus</i> (Boulenger, 1889)					
		Jbel Tazzeka (34°06'N; 4°04'O)	3	2	3
<i>Zootoca vivipara</i> (Von Jacquin, 1787)					
		La Bollosa (42°33'N; 1°59'E)	3	4	3
Eremiadini					
<i>Atlantolacerta andreanszkyi</i> (Werner, 1929)					
		Oukaimeden (31°12'N; 7°51'O)	6	5	3
<i>Acanthodactylus aureus</i> (Günther, 1903)					
		Bou Soun (29°85'N; 9°77'O)	2	4	0
<i>Acanthodactylus boskianus</i> (Daudin, 1802)					
		Ouarzazatte (30°86'N; 5°90'O)	4	3	1
<i>Acanthodactylus busacki</i> (Salvador, 1982)					
		Oued Massa (29°81'N; 9°65'O)	5	1	0
<i>Acanthodactylus dumerili</i> (Milne-Edwards, 1829)					
		Erfoud (31°54'N; 4°19'O)	4	3	1
<i>Acanthodactylus erythrurus</i> (Schinz, 1833)					
		El Saler (39°20'N; 0°18'O)	19	10	11
<i>Acanthodactylus lineomaculatus</i> (Duméril & Bibron, 1839)					
		Moulay-Bousselhaim (34°46'N; 6°05'O)	9	3	2
<i>Acanthodactylus longipes</i> (Boulenger, 1818)					
		Erg Chebbi (31°07'N; 3°97'O)	2	2	2
<i>Acanthodactylus maculatus</i> (Gray, 1838)					
		Ouarzazatte (31°16'N; 5°04'O)	1	1	0
<i>Mesalina symoni</i> (Boettger, 1881)					
		Jbilet (31°73'N; 7°97'O)	0	0	1
Totals			896	572	149

2.8 Nomenclatura de les espècies

Atès que els lacèrtids són un grup en constant revisió i que possiblement fins a d'ací uns anys o dècades no s'aclariran les relacions filogenètiques de tots els gèneres i de totes les espècies, ni quedarà fixada una proposta taxonòmica consensuada i definitiva, en aquest treball ens remetem a la llista patró de l'Associació Herpetològica Espanyola (Montori *et al.*, 2005; Carretero *et al.*, 2011), per a les espècies ibèriques, i als treballs d'Arnold i col·laboradors (2007) i els del grup de J. Harris i M. A. Carretero (el més recent: Kaliontzopoulou *et al.*, 2011), per als noms específics i dels gèneres. Per tant, part de la nomenclatura emprada està pendent de ser consolidada i algunes espècies manquen encara d'una descripció formal. Com a referència per als noms comuns catalans, s'ha emprat la llista actualitzada a Rivera i col·laboradors (2011).

2.9 Nomenclatura dels colors

Pel que fa a les referències als diferents colors, tot i que com hem indicat més amunt, la percepció dels colors és totalment subjectiva en funció del sistema sensorial que els percep, per afavorir la comprensió ens és necessari fer referència a colors amb noms recognoscibles, i hem optat per emprar un sistema de nomenclatura doble. Els noms dels colors amb lletra cursiva es refereixen a aquelles categories de colors basades exclusivament en la percepció humana. Els noms escrits amb lletra rodona fan referència a aquelles categories basades en característiques espectrals i no de percepció (ni humana ni dels lacèrtids).

Apartat II

Resultats i desenvolupament argumental

In a communication sent to you by my friend Mr. Wallace... few creatures I know vary more in colour than Podarcis muralis, even in the same locality...

Henry Hillyer Giglioli (*Nature*, 19: 97-97, 05 desembre 1878)

Capítol 3

**Visió en color en els lacèrtids:
visió en l'ultraviolat pròxim**



3.1 Introducció

Com ja hem insistit al capítol introductori, comprendre les diferències existents entre els mons sensorials dels animals és crucial per a l'estudi del seu comportament i de la seua evolució. Pel que fa a les espècies amb visió en color, les diferències en el nombre i la sensibilitat espectral dels fotoreceptors presents a la retina tenen dràstiques conseqüències en el comportament i en l'ecologia, però també en tenen pel que afecta a la interpretació humana (i.e. científica) dels fenòmens relacionats amb la visió en color (e.g. Burkhardt & Finger, 1991; Endler, 1991b; Fleishman & Persons, 2001; Vorobyev *et al.*, 2001; Cummings *et al.*, 2003; Stevens & Cuthill, 2005; Gómez & Théry, 2007). Un cas molt conegut d'antropomorfisme per omisió (Burkhardt, 1991; Rivas & Burkhardt, 2002) és l'error repetit de negligir les diferències visuals entre els humans i les espècies a estudi, particularment en el rang de l'UV al qual els humans som cecs (e.g. Bennett *et al.*, 1994; D'Eath, 1998; McGraw *et al.*, 1999; Cuthill *et al.*, 1999). Com ja hem dit, el fet que els humans siguem incapaços de percebre aquestes longituds d'ona ha fomentat durant molt de temps la il·lusió que la manca de sensibilitat en l'espectre UV és la norma i no l'excepció, si més no en els vertebrats.

En realitat, la capacitat de percebre la llum UV i de discriminar-la d'altres longituds d'ona està present a la majoria de grups animals amb visió en color, com els insectes o els vertebrats. Entre els vertebrats, el sistema visual més estès (i representatiu de la seua condició ancestral) inclou un tipus de con amb un fotopigment (i.e. l'opsina sensible a les longituds d'ona curta de tipus 1, SWS1) sensible a l'UV (Yokoyama, 2002; Shi & Yokoyama, 2003; Bowmaker, 2008; Collin *et al.*, 2009). Aquest con és conegut com a UVS.

Els progressos més significatius que s'han produït fins ara en l'estudi de la capacitat de visió en l'espectre UV se centren principalment en les aus (e.g. Bennett & Cuthill, 1994; Ödeen & Håstad, 2003, 2009, 2010; Håstad *et al.*, 2005a,b; Hart & Hunt, 2007; Ödeen *et al.*, 2009, 2010, 2011a,b) i els peixos (e.g. Bowmaker & Kunz, 1987; Sillman *et al.*, 1990; Carleton *et al.*, 2000; Siebeck & Marshall, 2000, 2001, 2007; Siebeck *et al.*, 2006). També existeixen algunes dades referents a la visió UV en altres llinatges de vertebrats, però corresponen a poques espècies (e.g. amfibis: Govardovskii & Zueva, 1974; Perry & McNaughton, 1991; Ma *et al.*, 2001; Takahashi & Yokoyama, 2005; mamífers: Jacobs *et al.*, 1991; Winter *et al.*, 2003; tortugues: Ventura *et al.*, 1999; Loew & Govardovskii, 2001; cocodrils: Sillman *et al.*, 1991; llangardaixos i serps: Alberts, 1989; Fleishman *et al.*, 1997; Sillman *et al.*, 1999; Loew *et al.*, 2002).

Diversos són els mètodes que s'han emprat per a establir la sensibilitat visual dels vertebrats, per exemple la microespectrofotometria (MSP), l'electroretinografia (ERG) o la identificació immunocitoquímica de distints tipus de fotoreceptors utilitzant anticossos monoclonals (II) (Mollon *et al.*, 1984; Bowmaker & Dartnall, 1980; Zhang *et al.*, 1994). A causa de la seua precisió a l'hora de mesurar la resposta de cada tipus de fotoreceptor, la MSP és probablement el mètode més popularitzat (e.g. Loew, 1994; Britt *et al.*, 2001; Loew *et al.*, 1996, 2002; Carleton *et al.*, 2000; Bowmaker *et al.*, 2005; Hart & Hunt, 2007). No obstant, com que es tracta d'una tècnica complexa i que requereix el sacrifici dels animals experimentals, ha estat aplicada relativament en poques espècies. Una bona alternativa a les tècniques tradicionals ha sigut l'aplicació de les tècniques de genètica molecular, que proporcionen un mètode senzill i bastant barat per determinar la capacitat potencial de visió UV. La sensibilitat dels pigments visuals està estretament relacionada amb la composició en aminoàcids de l'opsina que contenen. De fet, existeixen un conjunt de llocs crítics en el gen de l'opsina SWS1 que són els que determinen la sensibilitat del fotoreceptor UVS (Yokoyama *et al.*, 2000; Shi & Yokoyama, 2003; Takahashi & Yokoyama, 2005). Llavors, és possible de fer una predicció indirecta amb una precisió més que raonable de les longituds d'ona que absorbirà l'opsina SWS1, simplement examinant la seua seqüència d'aminoàcids. Aquest mètode s'ha emprat per inferir l'existència de visió UV en peixos (Carleton *et al.*, 2000), aus (Wilkie *et al.*, 1998; Ödeen & Håstad, 2003, 2009, 2010; Håstad *et al.*, 2005a,b; Ödeen *et al.*, 2009, 2010, 2011a,b), mamífers (Wang *et al.*, 2004; Hunt *et al.*, 2009), i també en *Gekko gecko* (Shi & Yokoyama, 2003), i ha sigut particularment útil a l'hora de fer estudis comparats i anàlisis que incloguen un gran nombre d'espècies (Wilkie *et al.*, 1998; Carleton *et al.*, 2000; Ödeen & Håstad, 2003, 2009, 2010; Håstad *et al.*, 2005a,b; Ödeen *et al.*, 2009, 2010).

En tot cas, ni la MSP ni les tècniques moleculars són suficients per garantir que una espècie determinada pot percebre estímuls en l'espectre UV. En realitat, també és necessari mesurar la transmitància de la còrnia, la lent i els humors de l'ull perquè tots aquests medis poden modificar la llum que arriba a la retina (Vorobyev *et al.*,

1998, 2001; Endler & Mielke, 2005). De fet, algunes espècies de peixos que presenten fotoreceptors sensibles a l'UV, són cegues a aquestes longituds d'ona perquè les lents (o els humors en alguns casos) les absorbeixen completament (Douglas & McGuigan, 1989; Siebeck & Marshall, 2000, 2001, 2007; Siebeck *et al.*, 2006). En aquestes espècies, doncs, es mantenen els fotoreceptors UVS que presentaven els seus avantpassats, però no es conserva la capacitat de visió en l'UV.

A banda de la transmitància, en alguns vertebrats existeixen diversos tipus de gotes lipídiques acolorides que se situen al segment interior dels cons, immediatament abans de la porció del fotoreceptor que conté el pigment fotosensible, que igualment filtren la llum i poden absorbir l'espectre UV. Per tant, per avaluar la capacitat de visió d'un animal també hem de tenir en compte l'efecte de les gotes lipídiques en la llum que incideix sobre la retina (Partridge, 1989). Aquestes gotes lipídiques s'han descrit en tortugues (Loew & Govardovskii 2001), en aus (Govardovskii, 1983; Goldsmith *et al.*, 1984; Bowmaker *et al.*, 1997; Hart *et al.*, 1998, 2000a,b; Hart & Vorobyev, 2005) i en llangardaixos (Barbour *et al.*, 2002; Loew *et al.*, 2002). Cada tipus de gota lipídica està associat amb un tipus de fotoreceptor concret i actua com un filtre òptic que restringeix el rang de longituds d'ona que arriba al fotoreceptor. Aquest filtratge constreny els rangs de longituds d'ona que absorbeixen els fotopigments i possiblement afavoreix la discriminació cromàtica, perquè es redueix el solapament en les respostes dels diversos fotopigments (Govardovskii, 1983; Vorobyev, 2003). Com que l'associació entre gotes lipídiques i fotoreceptors és molt estreta i es basa en les seues propietats òptiques, la caracterització de les gotes lipídiques presents a la retina d'un animal permet d'estimar el nombre i el tipus de fotoreceptors que hi estan presents.

Una manera particularment eficaç d'estudiar la percepció del color és l'ús d'experiments comportamentals que confirmen la capacitat de discriminar entre estímuls lluminosos que varien exclusivament en el seu rang de longituds d'ona (Kelber *et al.*, 2003). De fet, les dades comportamentals sovint donen la demostració més elegant de la capacitat de discriminar colors perquè, si els experiments han estat ben dissenyats, la resposta dels animals experimentals reflectirà, en conjunt, els processos fisiològics i neurals relacionats amb la percepció i la discriminació dels colors.

Gràcies a les tècniques descrites abans, durant les darreres dues dècades hem començat a obtenir dades de la visió UV en els vertebrats, i més recentment han començat a fer-se estudis comparats que ens han permès de descobrir nivells de variabilitat en la sensibilitat UV dins de diversos llinatges. En les aus, es distingeixen dues categories en funció de la sensibilitat dels seus fotopigments SWS1: mentre alguns tàxons presenten la màxima sensibilitat per sota dels 400 nm (cons UVS), altres la tenen per dalt dels 400 nm (són per tant cons sensibles al violat, VS) (Cuthill *et al.*, 2000c; Ödeen & Håstad, 2003; Hart & Hunt, 2007). Contràriament, en els peixos s'han descrit quatre categories en la visió en color, en funció de la combinació de la transmitància dels diversos

elements oculars que afecten especialment a l'UV (Siebeck & Marshall, 2000). Pel que fa als Squamata, els gecònids nocturns i les serps són grups que presenten una gran variabilitat de tipus de fotoreceptors i s'hi donen pèrdues i guanys de fotoreceptors al llarg de la seua evolució (Loew, 1994; Loew *et al.*, 1996; Sillman *et al.*, 1997, 1999, 2001; Taniguchia *et al.*, 1999; Roth, 2008; Macedonia *et al.*, 2009), però els estudis comparats més extensius només s'han realitzat amb el gènere de Polychrotidae *Anolis* (Loew *et al.*, 2002). En aquest cas, la variabilitat trobada fou insignificant i la sensibilitat de les diverses espècies era independent de les condicions lumíniques dels seus (micro) hàbitats i del disseny dels seus senyals visuals.

En general, entre els llargardaixos diürns les dades disponibles suggereixen que el seu sistema visual inclou quatre tipus de fotoreceptors sensibles al color: UVS, SS, MS i LS (sensibles a les longituds d'ona UV, curta, mitjana i llarga respectivament), amb els fotopigments corresponents SWS1, SWS2, MWS i LWS (Endler & Mielke, 2005; Capítol 1). La resposta màxima dels cons UVS es dona entre els 359 nm de *Crotaphytus dickersonae* i els 383 nm de *Chamaeleo dilepis* (Fleishman *et al.*, 1993, 1997; Loew, 1994; Ellingson *et al.*, 1995; Loew *et al.*, 1996, 2002; Bowmaker *et al.*, 2005; Macedonia *et al.*, 2009; Fleishman *et al.*, 2011). Per desgràcia, els esforços fets fins ara s'han centrat principalment en el subordre Iguania (revisat en la Taula 3.1), mentre que el gran infraordre Scincomorpha roman completament inexplorat amb una sola excepció que confirma la sensibilitat a l'UV en *Platysaurus broadleyi* (Fleishman *et al.*, 2011).

En els lacèrtids (Scincomorpha), alguns experiments comportamentals clàssics han demostrat la seua capacitat de visió en color en l'espectre visible humà (Wagner, 1933; Swiezawska, 1949; Svoboda, 1969; Dücker & Rensch, 1973). Això no obstant, encara que els lacèrtids presenten coloracions conspicues UV, sovint sexualment dicromàtiques i relacionades amb la qualitat de l'emissor (Capítols 4, 5 i 6), fins ara cap estudi no ha abordat la capacitat de visió en l'espectre UV en aquest grup. Només alguns resultats comportamentals suggereixen indirectament aquesta possibilitat (Martín & López, 2009; Bajer *et al.*, 2010, 2011; Olsson *et al.*, 2011), però cal ser cautes amb aquestes interpretacions. Per exemple, els resultats d'un experiment comportamental realitzat amb *Ctenophorus ornatus* (Agamidae) suggeririen la capacitat de visió en l'UV en aquesta espècie (LeBas & Marshall, 2000), però les mesures microespectrofotomètriques posteriors demostraren que aquesta espècie no presenta fotoreceptors sensibles a l'UV i, per tant, es tracta d'una espècie cega en aquesta porció de l'espectre (Barbour *et al.*, 2002).

En aquest capítol, el nostre objectiu és estudiar si els lacèrtids presenten visió en l'UV, i com és de general aquesta capacitat en Lacertidae, incloent en la nostra mostra espècies representatives de tots els grans grups i dels diversos ecosistemes visuals que ocupen. Abordant aquest tema, pretenem fer el primer estudi comparatiu extensiu (i.e. a nivell de família) de la visió UV en llargardaixos diürns. Per fer-ho, hem adoptat una aproximació interdisciplinària, adaptant per a l'estudi dels llargardaixos diversos mètodes histològics, moleculars i comportamentals.

Taula 3.1. Dades sobre la sensibilitat a l'UV en llargardaixos. $\lambda_{\text{màx}}$ (nm) representa la longitud d'ona de màxima estimulació del fotoreceptor sensible a l'UV. Metodologia: BT = experiments de comportament, ERG = electroretinografia, II = identificació immunocitoquímica, MSP = microespectrofotometria, OD = presència de gotes lipídiques transparents a l'UV (presumiblement associades als fotoreceptors sensibles a l'UV), SWS1 = seqüenciació dels gens SWS1 *ex profeso*, SWS1-OR = regeneració de l'opsina SWS1, SWS1-GB = seqüències de SWS1 disponibles a GenBank (vegeu-ne els codis corresponents a la Taula 3.4), T = mesures de la transmittància del medi ocular. Tàxons: S = subordre, I = infraordre. Fonts consultades: Alberts, 1989 (1), Bowmaker *et al.*, 2005 (2), Ellingson *et al.*, 1995 (3), Fleishman *et al.*, 1993 (4), Fleishman *et al.*, 1997 (5), Fleishman *et al.*, 2011 (6), Kawamura & Yokoyama, 1996 (7), Loew, 1994 (8), Loew *et al.*, 1996 (9), Loew *et al.*, 2002 (10), E. R. Loew dades no publicades (citat a Sillman *et al.*, 1999) (11), Macedonia *et al.*, 2009 (12), Shi & Yokoyama, 2003 (13), Sillman *et al.*, 1997 (14), Sillman *et al.*, 1999 (15), Sillman *et al.*, 2001 (16), Su *et al.*, 2006 (17), Yokoyama & Blow, 2001 (18), Yuki, T., Osamu, H., Masao, Y. & Fumio, T. dades no publicades (19).

família	espècie	$\lambda_{\text{màx}}$ (nm)	metodologia	font
S. Iguania				
Polychrotidae	<i>Polychrus marmoratus</i>	-	OD	10
	<i>Anolis extremus</i>	365	MSP	10
	<i>A. equestris</i>	-	OD	10
	<i>A. sagrei</i>	365	MSP	10
	<i>A. bahorucoensis</i>	365	MSP	10
	<i>A. conspersus</i>	365	MSP	10
	<i>A. garmani</i>	-	OD	10
	<i>A. grahami</i>	367	MSP	10
	<i>A. lineatopus</i>	366	MSP	10
	<i>A. opalinus</i>	-	OD	10
	<i>A. valencienni</i>	-	OD	10
	<i>A. cristatellus</i>	365	MSP	10
		-	ERG	4,5
	<i>A. evermanni</i>	364	MSP	10
		-	ERG	4,5
	<i>A. gundlachi</i>	365	MSP	10
		-	ERG	4,5
	<i>A. krugi</i>	365	MSP	10
		-	ERG	4,5
	<i>A. pulchellus</i>	367	MSP	10
	-	ERG	4,5	
<i>A. stratulus</i>	366	MSP	10	
	-	ERG	5	
<i>A. carolinensis</i>	365	MSP	10	
	-	SWS1	7	
	358	SWS1-OR	13	

Crotaphytidae	<i>Crotaphytus dickersonae</i>	359	MSP	12
Phrynosomatidae	<i>Uta stansburiana</i>	-	SWS1-GB	17
Iguanidae	<i>Dipsosaurus dorsalis</i>	-	BT	1
Chamaeleonidae	<i>Chamaeleo dilepis</i>	383	MSP	2
			OD	
			T	
	<i>C. calyptratus</i>	370-380	MSP	2
			OD	
	<i>Furcifer pardalis</i>	375	MSP	2
			OD	
	<i>F. lateralis</i>		OD	2
S. Scleroglossa				
I. Gekkota				
Gekkonidae	<i>Phelsuma madagascariensis</i>	-	SWS1-GB	19
	<i>Gekko gekko</i>	364	MSP	8
		-	SWS1	18
		364	SWS1-OR	13
	<i>Hemidactylus turcicus</i>	366	MSP	9
			II	
	<i>H. garnotii</i>	363	MSP	9
			II	
	<i>Teratoscincus scincus</i>	365	MSP	9
			II	
Sphaerodactylidae	<i>Gonatodes albogularis</i>	362	MSP	3
			ERG	
			T	
I. Serpentes				
Pythonidae	<i>Python regius</i>	360	MSP	15
Boidae	<i>Boa constrictor imperator</i>	357	MSP	16
Colubridae	<i>Thamnophis sirtalis</i>	360	MSP	14
			II	
	<i>Masticophis flagellum</i>	362	MSP	12
	<i>Hypsiglena torquata</i>	365	MSP	11
I. Scincomorpha				
Cordylidae	<i>Platysaurus broadleyi</i>	364	MSP	6
			ERG	
			OD	

3.2 Material i mètodes

Com hem indicat abans, la llum és percebuda només si pot travessar el medi ocular (incloent les gotes lipídiques, si és que n'hi ha), és absorbida pels pigments fotosensibles dels fotoreceptors (que són estimulats), i l'estímul que desencadena és processat pel sistema nerviós central (condicionant les decisions comportamentals). Conseqüentment, les nostres anàlisis han de centrar-se en tots aquests passos.

A la Figura 3.1 es mostra la distribució filogenètica dels gèneres inclosos en aquest estudi. Encara que la filogènia dels lacèrtids no està resolta per complet, totes les espècies incloses en aquestes anàlisis corresponen a gèneres monofilètics ben descrits.

3.2.1 Transmitància del medi ocular

Les mesures de transmitància s'obtingueren de diverses espècies de lacèrtids representatives de les subfamílies i tribus principals (Figura 3.1): *Gallotia galloti*, *Psammotromus algirus* (Gallotiinae), *Podarcis muralis*, *P. vaucheri*, *P. pityusensis*, *Timon lepidus*, *Takydromus sexlineatus* (Lacertinae: Lacertini) i *Acanthodactylus erythrurus* (Lacertinae: Eremiadini).

Es feren mesures de mostres fresques de la majoria de les espècies (*G. galloti*, *P. algirus*, *P. muralis*, *P. vaucheri*, *P. pityusensis* i *A. erythrurus*). Per a obtenir aquestes mostres, els individus foren eutanasiats per sobredosi d'anestèsia i llavors l'espina dorsal era seccionada amb unes tisores quirúrgiques per tal de garantir la mort de l'animal abans de l'enucleació dels ulls. Addicionalment, també empràrem mostres provinents d'espècimens morts per altres causes (*T. lepidus* i *T. sexlineatus*), que havien estat congelats immediatament després de la mort. Durant les mesures preliminars, també provàrem de mesurar ulls d'animals conservats químicament (i.e. amb etanol, formol), però sota aquestes condicions les propietats òptiques del medi intraocular quedaven alterades i els ulls eren inservibles.

Per a les mesures de transmitància, la metodologia aplicada és similar a la descrita per Siebeck & Marshall (2000, 2001). Després de l'enucleació, s'obria una finestra a la part posterior de l'ull, eliminant l'esclera i la retina (que era separada i muntada per a l'observació microscòpica de les gotes lipídiques; vegeu-ho al següent apartat). La dissecció fou feta amb cura, per tal de retenir com a mínim una porció de l'humor vitri dins del globus ocular. Els ulls disseccionats foren dipositats sempre mirant cap avall al portaulls (apartat 2.1.2, Figura 2.1). Aleshores, el portaulls era situat entre la fibra emissora (baix) i la receptora (dalt), permetent el pas de la llum des de la còrnia cap a la part posterior (on se situa la retina en l'ull intacte). Després de les mesures de l'ull complet, la lent i la còrnia eren separades immediatament i rentades amb solució salina

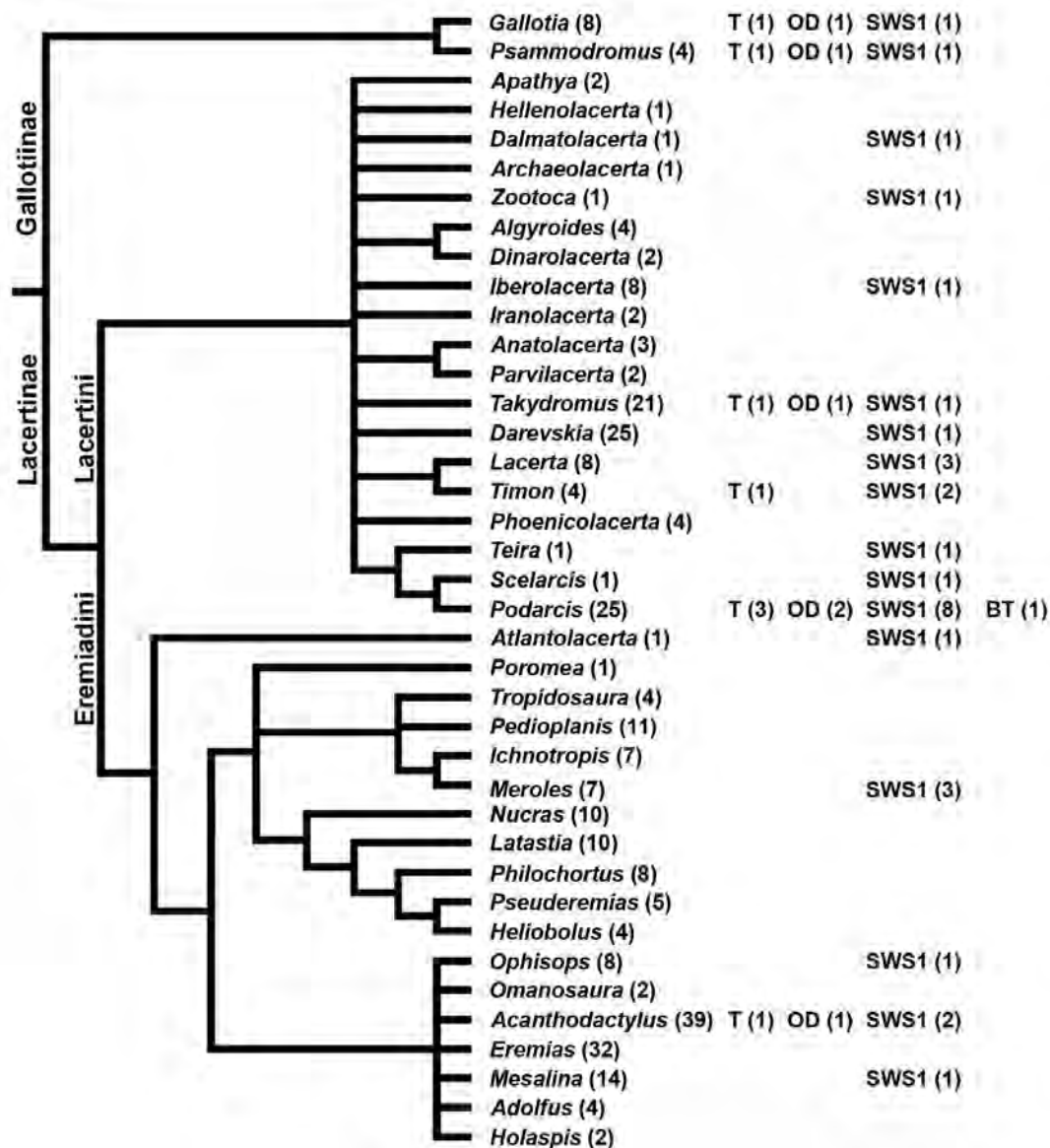


Figura 3.1. Filogènia dels gèneres de lacèrtids on es mostra en quins d'ells s'han realitzat els diversos procediments experimentals. T = mesures de transmittància; OD = tipologia de les gotes lipídiques; SWS1 = anàlisi molecular del gen de l'opsina SWS1; BT = experiment de comportament. Filogènia adaptada d'Arnold *et al.*, 2007, Mayer & Pavlicev, 2007, i Pavlicev & Mayer, 2009. Els números entre parèntesis després dels noms dels gèneres indiquen el nombre d'espècies acceptat en cada gènere (basat en la base de dades de www.lacerta.de); els números entre parèntesis després dels codis dels procediments experimentals indiquen el nombre d'espècies estudiades dins de cada gènere. La longitud de les branques és arbitrària.

(Cl-: 154 mEq/l; NA+: 154 mEq/l). Els espectres de les lents i les còrnies s'obtingueren de la mateixa manera que les de l'ull complet. Totes les mesures foren preses a l'aire (Douglas & McGuigan, 1989). Els detalls de l'espectrofotometria de transmittància els trobareu al Capítol 2. Per tal de caracteritzar els espectres, calculàrem $\lambda T_{0,5}$ i T_{UV} , respectivament, expliquen a partir de quina longitud d'ona l'absorció és major de la meitat entre la màxima i la mínima absorcions, i la proporció de llum transmesa que correspon al rang de 300-400 nm.

Els ulls provinents d'animals congelats presentaren la retina danyada i durant la dissecció normalment se'n desprenien algunes porcions. Quan això ocorria, obteníem espectres alterats de les mesures de l'ull complet (vegeu-ne un exemple a la Figura 3.3), que havien de ser descartats. En aquests casos, vam recórrer a multiplicar els espectres obtinguts de la còrnia i de la lent per separat, com una aproximació a la transmittància de l'ull complet (Siebeck & Marshall, 2000).

3.2.2 Tipologia de les gotes lipídiques

Obtinguérem dades de les gotes lipídiques de *G. galloti*, *P. algerus*, *P. vaucheri*, *P. pityusensis*, *T. sexlineatus*, i *A. erythrurus* (Figura 3.1). Després de la dissecció, la retina era separada de l'esclera i de la capa pigmentària negra, i era rentada amb cura. Les retines eren muntades en fresc en un portaobjectes que permet el pas de l'espectre UV, ajudant-nos d'una gota de solució salina per evitar que quedaren plecs en el teixit. Empràrem tècniques de microscòpia de camp clar per identificar les gotes lipídiques presents en els ulls dels lacèrtids, i de microscòpia de fluorescència per a identificar gotes lipídiques que transmeten l'UV (Ohtsuka, 1984; Wilkie *et al.*, 1998). A més a més, diversos filtres acolorits combinats amb la microscòpia de camp clar foren emprats per aproximar-nos a la porció de l'espectre on se situa la longitud d'ona de tall (i.e. longitud d'ona a partir de la qual no transmet) de cada gota lipídica.

Les preparacions foren observades i fotografiades amb un microscopi òptic Eclipse E800 (Nikon) combinat amb una càmera digital DXM1200F. El microscopi estava connectat a un ordinador i les imatges foren processades i guardades amb el programa ACT-1. Empràrem una làmpada V-PS100E-2 i una làmpada de pressió de mercuri super elevada C-SHG1 per obtenir les imatges amb les tècniques de camp clar i de fluorescència respectivament. A més a més, per a la microscòpia de fluorescència empràrem un filtre DAPI (espectre d'excitació: 340-380 nm, espill dicromàtic: > 400 nm, banda de pas: 435-485 nm). A més del filtre DAPI, empràrem altres tres filtres per a l'aproximació a la longitud d'ona de tall de les diverses gotes lipídiques amb la microscòpia de camp clar: FITC (banda de pas: 510-550 nm), G-2A (banda de pas: > 590 nm) i Tx Red (banda de pas: 600-660 nm). Igual que el microscopi, les làmpades, els filtres, la càmera i el programa informàtic són de Nikon.

3.2.3 Anàlisi molecular de l'opsina SWS1

Extraguérem el DNA total de les mostres de teixit (i.e. el fragment distal de la cua de ca. 1 cm) amb NeasyTissue Kit (QIAGEN). Moltes de les mostres estaven conservades en alcohol (70 o 90% ETOH depenent dels casos). La resta de les mostres estaven congelades. Un total de 30 espècies foren analitzades en aquest apartat (Figura 3.1).

Amplificàrem l'exó 1 del gen de l'opsina SWS1 (292 nt amb *primers*, 256 nt sense *primers*), perquè aquest fragment inclou els 13 llocs descrits que tenen algun efecte en la sensibilitat a l'UV (Shi & Yokoyama, 2003; Takahashi & Yokoyama, 2005): F46, F49, T52, F86, S90, V91, T93, A97, I109, E113, A114, L116, S118 (els números estan estandarditzats respecte els de la rodopsina bovina). Dissenyàrem *primers* degenerats basats en la seqüència del gen de l'opsina SWS1 d'*Anolis carolinensis* (número d'accés en GenBank: AH007736.1). Els *primers* són SWS1.2f: 5'-CCARTACCACATCGCCCC-3' (a les posicions 160 i 177) i SWS1.VSR: 5'-GTGGCAGGTAAAARSCCY-3' (a les posicions 434 i 451).

Les condicions de la PCR foren: un cicle de desnaturalització (2 min a 94°C), 35 cicles d'hibridació i extensió (30 s a 94°C, 30 s a 60°C i 90 s a 72°C), i un cicle d'extensió final (7 min a 72 ° C) i el cicle infinit final a 4 ° C. La visualització dels productes de l'amplificació fou feta en gel d'agarosa 1,4% + 5µl gelred. El High Pure PCR Product Purification Kit (Roche) fou emprat per a la purificació dels productes amplificats. Els productes de la PCR foren seqüenciats amb el sistema ABI PRISM Big-Dye Terminator v3.1 (Applied Biosystems) amb el seqüenciador automàtic ABI 3730. Tots els productes de PCR foren seqüenciats en ambdós sentits amb els *primers* d'amplificació i foren units per tal d'obtenir la regió completa. Les seqüències obtingudes foren verificades, corregides i unides amb el programa STADEN. Les alineacions foren fetes amb el programa ClustalW implementat en Mega4 v.4.0.2.

3.2.4 Experiment d'elecció

Triàrem *Podarcis muralis* com a espècie model perquè és una espècie comuna amb poblacions denses, en què els mascles exhibeixen taques prominents que reflecteixen l'UV (Capítols 4 i 6). Vint mascles adults de la població d'Angostrina foren capturats durant l'estació reproductora (juny del 2010) i transportats al laboratori. Allà foren allotjats en terraris individuals (20 x 40 x 25 cm, amplària x longitud x altura respectivament) i mantinguts en condicions de cicle de llum i temperatura que imitaven les condicions de la població d'origen en aquella època de l'any. Abans de les proves, els mascles passaren dues setmanes als terraris per tal d'aclimatar-s'hi.

Dos terraris experimentals idèntics (70 x 40 x 30 cm, amplària x longitud x altura respectivament) foren dividits en dues parts (vegeu la Figura 3.2A): l'àrea d'estímul (S

a la Figura 3.2A; 440 cm²) i l'àrea experimental (48 x 40 cm), que contenia una àrea de no elecció (NE a la Figura 3.2A; 28 x 40 cm) i dues àrees d'elecció (E1 i E2 a la Figura 3.2A; 620 cm² cadascuna). Entre les dues àrees d'elecció es posà una separació opaca de plàstic. Una meitat de l'àrea d'estímul estava separada de l'àrea d'elecció adjacent per un filtre que permetia el pas de l'espectre UV (UV+, Figura 3.2B, Plexiglas GS 2458, Evonik Industries). L'altra meitat estava separada de l'altra àrea d'elecció per un filtre opac només per a l'UV (UV-, Figura 3.2B, Plexiglas GS 233, Evonik Industries).

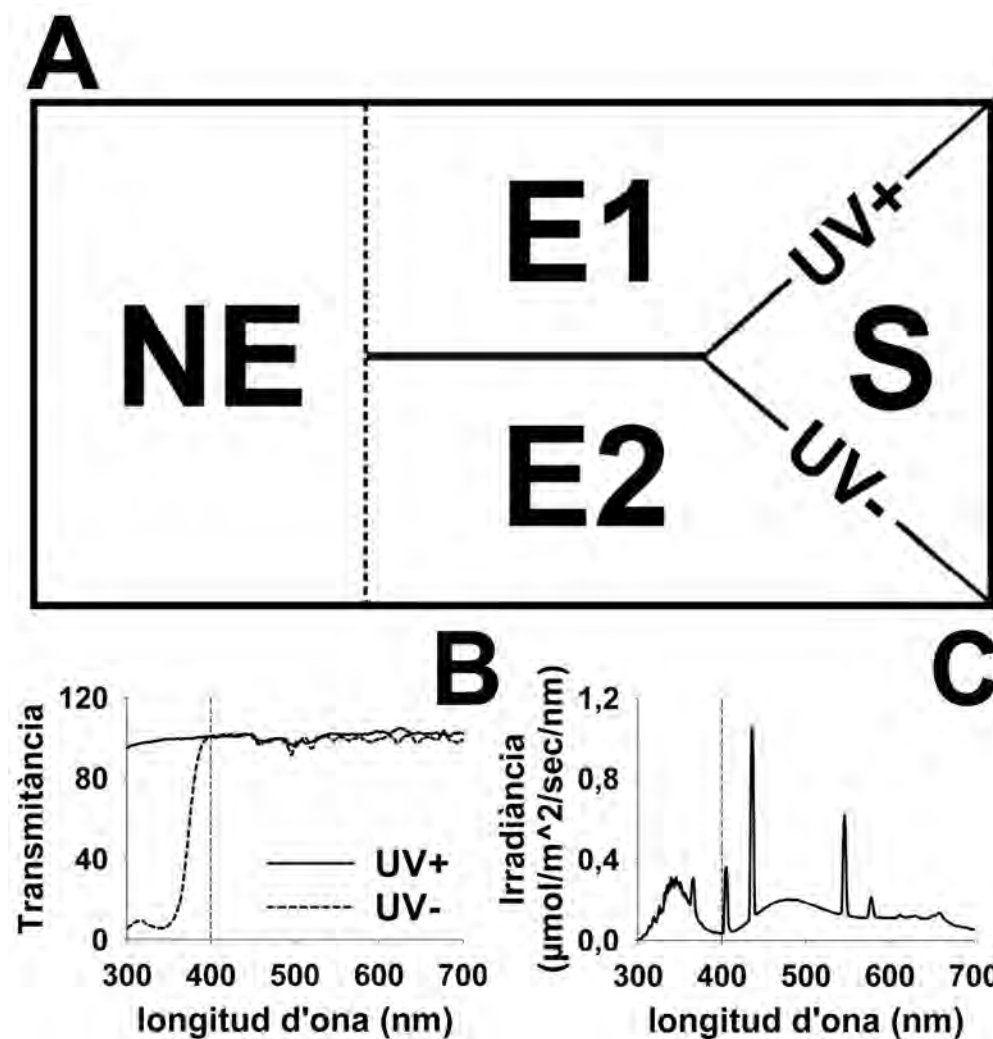


Figura 3.2. (A) Terrari experimental: NE = àrea de no elecció, E1 i E2 = àrees d'elecció, S = àrea d'estímul, UVA+ i UVA- indiquen els emplaçaments dels filtres que permeten el pas de l'UV i el bloquen respectivament, línia contínua horitzontal = paret opaca, línia discontinua vertical = emplaçament de la paret opaca que evita el contacte visual entre les dues sargantanes durant el període de 18 h previ a l'experiment. (B) Espectres de transmissió dels dos filtres. (C) Espectre d'irradiància de la llum experimental.

Abans de cada prova, els dos mascles implicats passaven les 18 hores prèvies al terrari experimental, amb els refugis propis corresponents (traslladats des del terrari d'origen), teules per termoregular i aigua disponible. El mascle experimental se situava dins de l'àrea de no elecció separada amb un plàstic opac de les àrees d'elecció i el mascle estímul era situat a l'àrea d'estímul. A l'àrea d'estímul, se situaven quatre trossos de paper per obtenir marques químiques del mascle estímul durant el període previ de 18 hores, dues sota el refugi i dues sobre la teula de termoregulació.

Immediatament abans que la prova començara, dos trossos de paper de l'àrea d'estímul eren dipositats en cada àrea d'elecció, l'un provinent de la teula i l'altre del refugi. Llavors, es retirava la separació entre l'àrea de no elecció i les àrees d'elecció i la prova començava. La duració de cada prova fou de 5 hores durant el període normal de màxima activitat dels mascles de *P. muralis* en el camp (9-14h). La localització del mascle experimental es registrava cada 10 min (= un total de 30 registres per cada prova) per part d'un observador que desconeixia la distribució dels filtres.

Els dos terraris experimentals permeteren realitzar dues proves independents simultàniament, amb la posició dels filtres UV+ i UV- alternada per controlar l'efecte de la posició. Els terraris experimentals sempre estigueren il·luminats amb una làmpada d'espectre complet, rica en emissió de longituds d'ona entre els 300 i els 700 nm (Reptistar, Sylvania, Loessnitz, Alemanya; Figura 2C). Entre les proves successives, els terraris experimentals foren rentats amb etanol per evitar que hi quedara cap estímul químic dels mascles anteriors. Només es consideraren vàlides aquelles proves en què el mascle experimental visità les dues àrees d'elecció, cosa que en un sol cas no va ocórrer. Per analitzar les dades, emprarem el test de Wilcoxon per a mostres aparellades. Després dels experiments, tots els animals foren alliberats al lloc exacte on havien sigut capturats.

3.3 Resultats

3.3.1 Transmittància del medi ocular

Totes les espècies presenten medis oculars que transmeten l'UV i no hem detectat classes diferents de transmittància. La Figura 3.3A mostra els espectres de transmittància de l'ull complet de les vuit espècies mesurades. Les Figures 3.3B i 3.3C comparen els espectres de l'ull complet, la còrnia, la lent i l'aproximació còrnia x lent de *P. muralis* i *T. sexlineatus* respectivament. Observeu a la Figura 3.3C l'efecte de la congelació i de la consegüent aparença bruta de l'humor vitri en les mesures de l'ull complet. A la Taula 3.2 es mostren els valors de $\lambda T_{0,5}$ i T_{UV} dels espectres obtinguts. En totes les espècies, les lents són l'element que imposa restriccions a la transmittància en les longituds d'ona més baixa (< 350 nm).

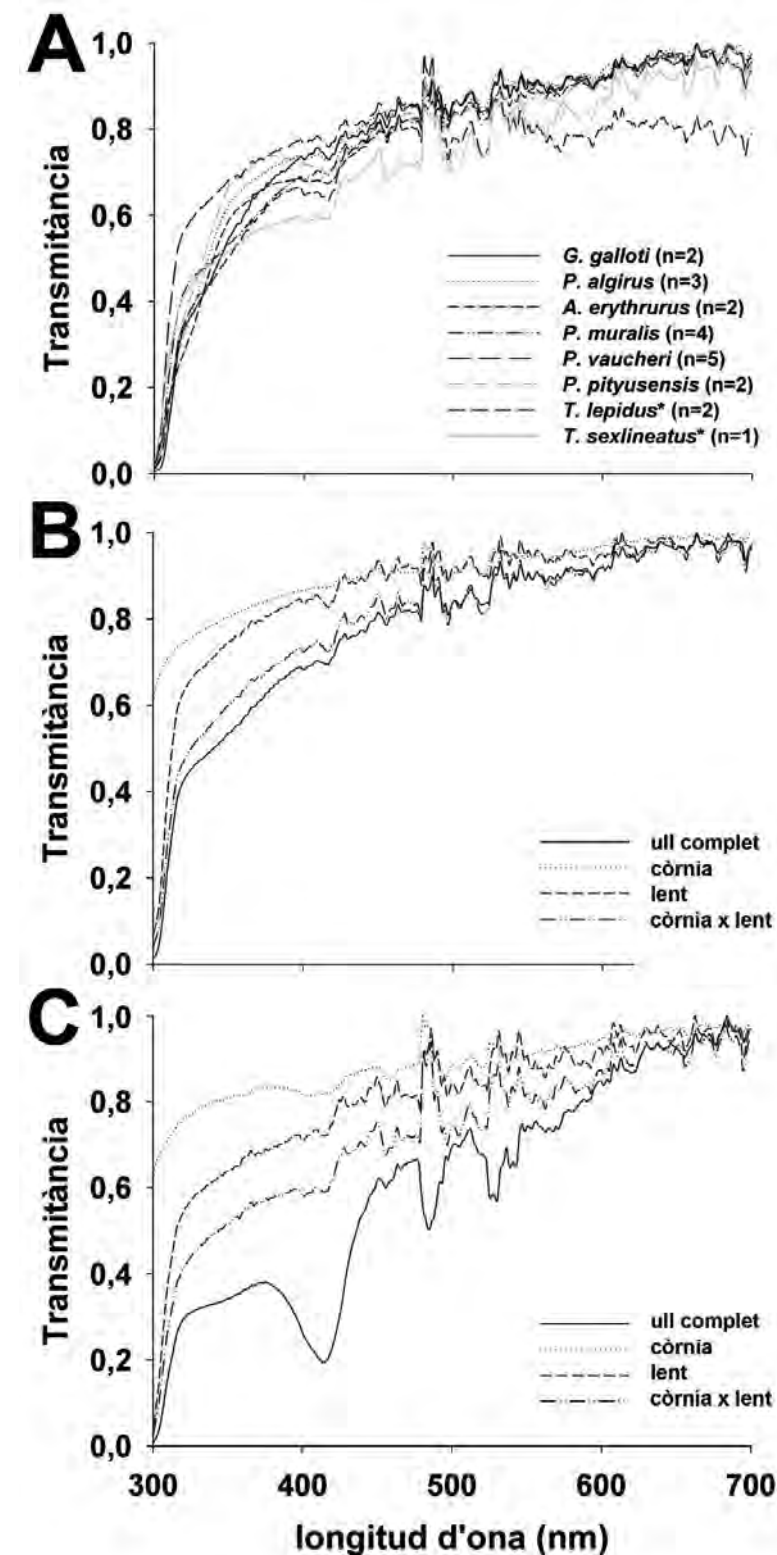


Figura 3.3. Espectres mitjans de transmittància de l'ull complet de les vuit espècies de lacèrtids (A), de l'ull complet, la còrnia, la lent i l'aproximació còrnia x lent d'una mostra fresca (*Podarcis muralis*, n = 4) (B), i d'una mostra congelada (*Takydromus sexlineatus*, n = 1) (C). La depressió en el rang 375-450 nm és un artefacte causat pels fragments de la retina dissolts en l'humor vitri. n = grandària mostral (nombre d'ulls/2), els asteriscs indiquen els espectres de l'ull complet obtinguts amb la integració dels espectres de la còrnia i de la lent.

Taula 3.2 Valors de la fracció de llum corresponent a les longituds d'ona UV (i.e. T_{UV}) i de la posició de la longitud d'ona del 50% de la transmitància (i.e. $\lambda T_{0,5}$). Els asteriscs indiquen els valors obtinguts per a l'ull complet calculats a partir de les transmitàncies de la còrnia i de la lent. n = grandària mostral = nombre d'ulls/2.

espècie	T_{UV}			$\lambda T_{0,5}$ (nm)	
	ull complet	còrnia	lent	ull complet	lent
<i>G. gallotia</i> (n=2)	0,148	0,223	0,159	344,25	327,92
<i>P. algirus</i> (n=3)	0,156	0,184	0,167	335,91	313,36
<i>A. erythrurus</i> (n=2)	0,151	0,199	0,152	339,54	349,68
<i>P. muralis</i> (n=4)	0,151	0,202	0,151	340,27	312,63
<i>P. vaucheri</i> (n=5)	0,178	0,219	0,164	314,82	319,92
<i>P. pityusensis</i> (n=2)	0,167	0,2	0,16	333,01	330,47
<i>T. lepidus</i> (n=2)	0,157*	0,19	0,151	346,79*	320,28
<i>T. sexlineatus</i> (n=1)	0,155*	0,213	0,174	339,18*	315,18

3.3.2 Tipologia de les gotes lipídiques

Les retines de totes les espècies examinades tenen els mateixos quatre tipus de gotes lipídiques (Figura 3.4): dos tipus aparentment transparents i dos de grocs. Els quatre tipus han estat anomenats com a tipus transparent menut (*transparent small type*, T), tipus clar gran (*clear large type*, C), tipus groc clar (*light yellow type*, LY) i tipus groc fosc (*dark yellow type*, Y). A més a més, localitzarem cons dobles en què el membre principal presenta una gota lipídica i el membre accessori presenta un pigment groc difús (*diffuse yellow pigment*, YP). La microscòpia de fluorescència revelà que els tipus T i C es comporten de manera diferent sota la il·luminació UV: el tipus C absorbeix les longituds d'ona UV i emet llum fluorescent per sobre dels 400 nm, mentre que el tipus T no absorbeix (i.e. transmet) l'UV (Figura 3.4). D'acord amb els resultats obtinguts amb la combinació de filtres òptics (Taula 3.3), i prenent com a referència els treballs previs amb altres espècies de llangardaixos (Fleishman *et al.*, 1993; Loew *et al.*, 2002; Bowmaker *et al.*, 2005; Macedonia *et al.*, 2009), les gotes lipídiques T, C, LY i Y difereixen en la longitud d'ona de tall i han de ser associades amb els fotoreceptors UVS, SS, MS i LS respectivament (Taula 3.3).

3.3.3 Anàlisi molecular de l'opsina SWS1

La Taula 3.4 mostra les 13 posicions crítiques per a la visió UV en l'opsina SWS1. Els 13 llocs analitzats són, amb només dues excepcions (*L. agilis* i *M. simoni*), idèntics a aquells presents en l'hipotètic ancestre comú dels vertebrats que presentava visió UV, i a aquells presents en *Anolis carolinensis*, una espècie en què s'ha determinat la sensibilitat espectral dels cons UVS emprant MSP (Taula 3.1). Fixeu-vos que l'únic aminoàcid que canvia respecte a *A. carolinensis* és el de la posició 109 (amb un canvi

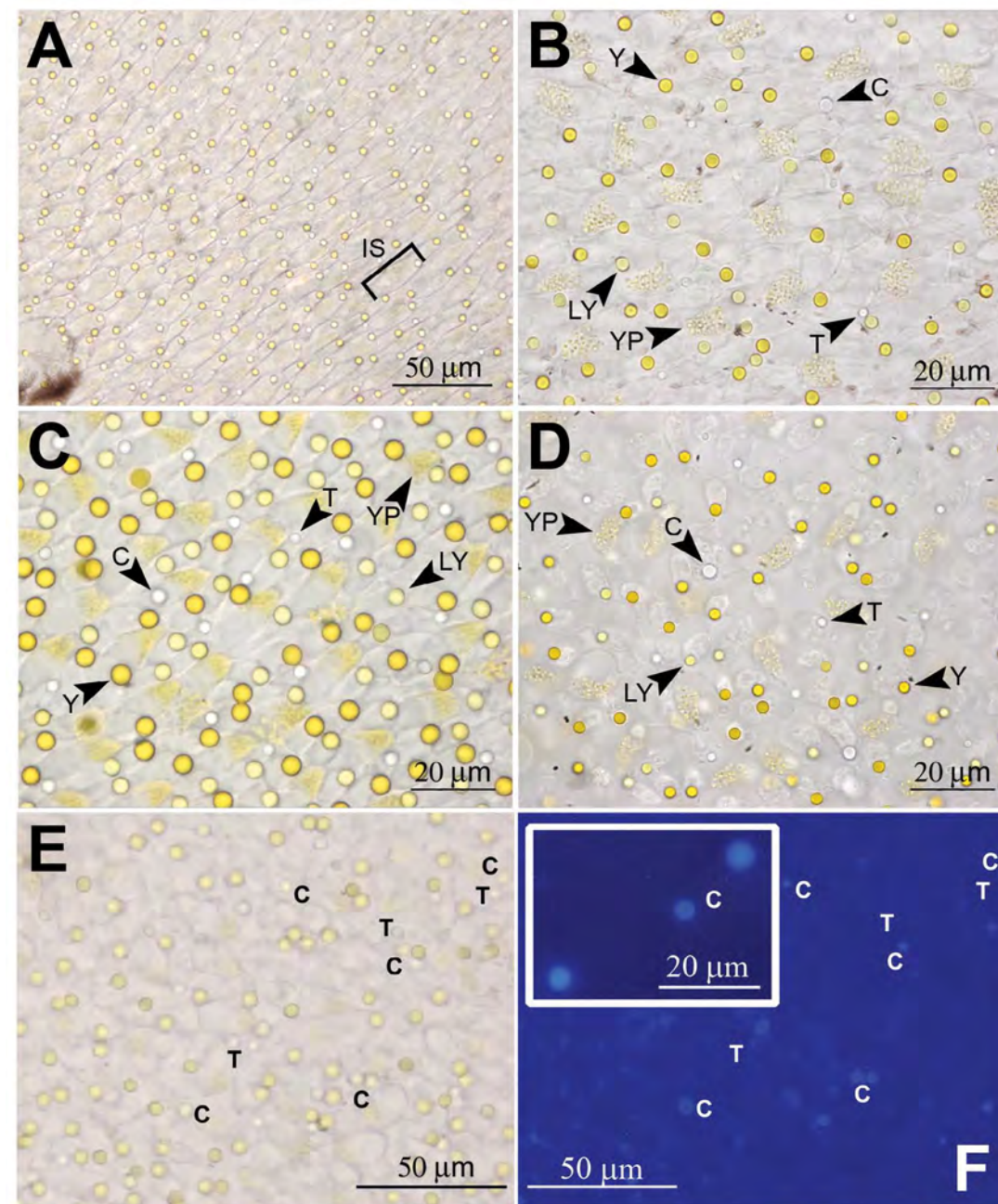


Figura 3.4. Fotografies fetes amb tècniques de microscòpia de camp clar de porcions de la retina d'exemplars de *Podarcis vaucheri* (A, B), *Gallotia galloti* (C), *Psammodromus algirus* (D) i *Podarcis pityusensis* (E). El mateix camp de la retina de *P. pityusensis* fotografiat amb microscòpia de fluorescència (F). IS = segment interior (*inner segment*), Y = gota lipídica groc fosc, LY = gota lipídica groc clar, C = gota lipídica clara gran, T = gota lipídica clara menuda o transparent, YP = pigment groc difús.

Taula 3.3. Tipus de gotes lipídiques descrites als ulls dels lacèrtids. T, C, LY i Y representen les gotes lipídiques transparent, clara, groga clara i groga fosca respectivament (vegeu la Figura 3.5). Els rangs en què es troben les longituds d'ona de tall ens donen una aproximació de fins a quina posició espectral absorbeixen la llum les gotes lipídiques (i per tant impedeixen que arribi al fotoreceptor corresponent). U, S, M i L són els fotoreceptors sensibles a les longituds d'ona UV, curtes, mitjanes i llargues respectivament, amb què estan associats presumiblement les gotes lipídiques descrites.

gota lipídica	longitud d'ona de tall	fotoreceptor
T	tall < 340 nm	U
C	340-380 nm < tall < 435 nm	S
LY	435 nm < tall < 485 nm	M
Y	485 nm < tall < 510-550 nm	L

V109I), però és igual a l'aminoàcid trobat en *Gekko gekko*, espècie en què també s'ha demostrat visió UV amb MSP ($\lambda_{\text{màx}} = 364$, Taula 3.1). A més a més, els experiments de mutagènesi directa en aquest lloc han demostrat que la substitució V109A produeix un canvi en $\lambda_{\text{màx}}$ de SWS1 de només 1 nm (de 359 nm en el pigment ancestral a 360 nm en el mutant; Takahashi & Yokoyama, 2005). Comparant amb *A. carolinensis* i *G. gekko*, podríem esperar que el màxim de sensibilitat en el fotoreceptor UVS es trobaria al voltant dels 360 nm també en els lacèrtids.

3.3.4 Experiment d'elecció

Els mascles de *P. muralis* trien significativament l'àrea d'elecció amb el filtre UV+ (n=10, test de Wilcoxon per a proves aparellades $Z = -2,376$, $P = 0,018$). El nostre disseny experimental no permet aclarir si els mascles trien l'àrea il·luminada amb llum UV (UV+) per les característiques cromàtiques del mascle estímul que conté o si la trien exclusivament per les condicions d'il·luminació que presenta. En tot cas, l'elecció entre les dues àrees il·luminades no és a l'atzar i confirma la capacitat de *P. muralis* per percebre l'espectre UV.

3.4 Discussió

Els resultats obtinguts són tots ells convergents i confirmen la hipòtesi que els lacèrtids són capaços de percebre les longituds d'ona UV. Així mateix, podem considerar que la visió UV, que deu ser el caràcter ancestral en la família, està molt ben conservada al llarg de la filogènia i no hi presenta grans variacions. De fet, només hem trobat una mínima variabilitat entre les espècies estudiades en la longitud d'ona de tall de la transmitància de les lents i en la presència d'algun canvi molecular en l'opsina d'alguna de les espècies que, no obstant, no suposarà grans canvis en la sensibilitat

Taula 3.4. Aminoàcids dels 13 llocs crítics del gen de l'opsina SWS1. L'origen de les seqüències que no provenen d'aquest estudi són: AH007736.1 (Kawamura & Yokoyama, 1996), DQ100325 (Su *et al.*, 2006), AF074045.1 (Yuki, T., Osamu, H., Masao, Y. & Fumio, T. dades no publicades) i AY024356.1 (Yokoyama & Blow, 2001).

espècies	posició dels aminoàcids													codi GenBank
	46	49	52	86	90	91	93	97	109	113	114	116	118	
<i>Gallotia galloti</i>	F	F	T	F	S	V	T	A	I	E	A	L	S	JQ917087
<i>Psammmodromus algirus</i>	F	F	T	F	S	V	T	A	I	E	A	L	S	JQ917083
<i>Dalmatolacerta oxycephala</i>	F	F	T	F	S	V	T	A	I	E	A	L	S	JQ917102
<i>Zootoca vivipara</i>	F	F	T	F	S	V	T	A	I	E	A	L	S	JQ917094
<i>Iberolacerta cyreni</i>	F	F	T	F	S	V	T	A	I	E	A	L	S	JQ917100
<i>Takydromus sexlineatus</i>	F	F	T	F	S	V	T	A	I	E	A	L	S	JQ917082
<i>Darevskia armeniaca</i>	F	F	T	F	S	V	T	A	I	E	A	L	S	JQ917099
<i>Timon lepidus</i>	F	F	T	F	S	V	T	A	I	E	A	L	S	JQ917086
<i>Timon tangitanus</i>	F	F	T	F	S	V	T	A	I	E	A	L	S	JQ917101
<i>Lacerta schreiberi</i>	F	F	T	F	S	V	T	A	I	E	A	L	S	JQ917104
<i>Lacerta bilineata</i>	F	F	T	F	S	V	T	A	I	E	A	L	S	JQ917103
<i>Lacerta agilis</i>	F	F	T	F	S	V	T	A	M	E	A	L	S	JQ917095
<i>Scelarsis perspicillata</i>	F	F	T	F	S	V	T	A	I	E	A	L	S	JQ917089
<i>Teira dugesii</i>	F	F	T	F	S	V	T	A	I	E	A	L	S	JQ917096
<i>Podarcis liolepis</i>	F	F	T	F	S	V	T	A	I	E	A	L	S	JQ917085
<i>Podarcis vaucheri</i>	F	F	T	F	S	V	T	A	I	E	A	L	S	JQ917088
<i>Podarcis tipus 1</i>	F	F	T	F	S	V	T	A	I	E	A	L	S	JQ917105
<i>Podarcis bocagei</i>	F	F	T	F	S	V	T	A	I	E	A	L	S	JQ917097
<i>Podarcis pityusensis</i>	F	F	T	F	S	V	T	A	I	E	A	L	S	JQ917098
<i>Podarcis sicula</i>	F	F	T	F	S	V	T	A	I	E	A	L	S	JQ917081
<i>Podarcis muralis</i>	F	F	T	F	S	V	T	A	I	E	A	L	S	JQ818254
<i>Podarcis melisellensis</i>	F	F	T	F	S	V	T	A	I	E	A	L	S	JQ917080
<i>Meroles ctenodactylus</i>	F	F	T	F	S	V	T	A	I	E	A	L	S	JQ917077
<i>Meroles knoxii</i>	F	F	T	F	S	V	T	A	I	E	A	L	S	JQ917078
<i>Meroles suborbitalis</i>	F	F	T	F	S	V	T	A	I	E	A	L	S	JQ917079
<i>Ophisops occidentalis</i>	F	F	T	F	S	V	T	A	I	E	A	L	S	JQ917090
<i>Atlantolacerta andreanszkyi</i>	F	F	T	F	S	V	T	A	I	E	A	L	S	JQ917092
<i>Acanthodactylus erythrurus</i>	F	F	T	F	S	V	T	A	I	E	A	L	S	JQ917084
<i>Acanthodactylus boskianus</i>	F	F	T	F	S	V	T	A	I	E	A	L	S	JQ917091
<i>Mesalina simoni</i>	F	F	T	F	S	V	T	A	I	E	A	L	A	JQ917093
<i>Anolis carolinensis</i>	F	F	T	F	S	V	T	A	V	E	A	L	S	AH007736.1
<i>Uta stansburiana</i>	F	F	T	F	S	V	T	A	I	E	A	L	S	DQ100325
<i>Phelsuma madagascariensis</i>	F	F	T	F	S	V	T	S	I	E	A	L	S	AF074045.1
<i>Gekko gekko</i>	F	F	T	F	A	V	T	S	I	E	A	L	S	AY024356.1

del con sensible a l'UV. La caracterització dels tipus de gotes lipídiques presents en la retina dels lacèrtids ens indica que els mateixos quatre tipus són presents a totes les espècies analitzades. D'aquests resultats podem extraure diverses conclusions sobre les implicacions comportamentals i ecològiques de la visió en l'UV dels lacèrtids, així com diverses generalitats sobre la sensibilitat en els llargardaixos en general i en els llargardaixos diürns en particular.

3.4.1 Visió UV en lacèrtids

Encara que, tradicionalment, els escleroglossos han estat considerats com a predominantment quimiosensorials (e.g. Pianka & Vitt, 2003; Pough *et al.*, 2004; Mason & Parker, 2010), la seua percepció visual és fonamental per a la seua biologia i moltes són les evidències que refuten aquesta visió tan simplificada (Wagner, 1933; Swiezawska, 1949; Svoboda, 1969; Dücker & Rensch, 1973; Cooper & Greenberg, 1992; Olsson, 1994b,c; Olsson & Silverin, 1997; Olsson *et al.*, 2005a,b; López *et al.*, 2004; Martín & López, 2009; Bajer *et al.*, 2010; vegeu la resta de capítols). Per tant, el fet que els lacèrtids tinguen la capacitat de percebre l'UV té implicacions en diversos aspectes crucials de la seua biologia.

La visió UV pot ser clau en la detecció de les preses o el reconeixement i l'evitació dels animals aposemàtics. Els insectes i els aràcnids, que constitueixen la major part de la dieta dels lacèrtids (Arnold & Ovenden, 2002), sovint inclouen coloracions que reflecteixen o absorbeixen l'UV de manera destacada (Oxford & Gillespie, 1998; Kemp *et al.*, 2005; Lim & Li, 2007; Herberstein *et al.*, 2009; Théry & Gomez, 2010) i que podrien servir als lacèrtids en les tasques relacionades amb la localització i la discriminació de les preses.

D'altra banda, l'evolució dels senyals cromàtics dels lacèrtids està lligada a la possessió de un sistema visual que percep l'UV i, per tant, inclou el rang UV, de la mateixa manera que d'altres porcions de l'espectre. Així, doncs, les taques de color que reflecteixen l'UV que trobem en moltes espècies de lacèrtids (Font & Molina-Borja, 2004; Molina-Borja *et al.*, 2006; Pérez i de Lanuza & Font, 2007, 2011; Font *et al.*, 2009; Bajer *et al.*, 2010, 2011; Olsson *et al.*, 2011; Capítols 4, 5 i 6) tenen la potencialitat per ser dissenyades per a la senyalització com ocorre en altres famílies de llargardaixos (Fleishman *et al.*, 1993; Lappin *et al.*, 2006; Stapley & Whiting, 2006; Whiting *et al.*, 2006). Com a conseqüència, la major part dels treballs previs sobre la comunicació visual dels lacèrtids hauran de ser revisats per tal d'avaluar la importància de les coloracions UV. Per exemple, l'extens estudi realitzat amb les coloracions nupcials de *L. agilis* (e.g. Olsson & Silverin, 1997; Olsson, 1993, 1994a,b,c; Anderholm *et al.*, 2004; Olsson *et al.*, 2005a,b), obvià durant molt de temps la reflectància UV dels mascles (Pérez i de Lanuza & Font, 2007; Olsson *et al.*, 2011;

vegeu el Capítol 5). De la mateixa manera, les funcions i les característiques de les coloracions dels lacèrtids que inclouen l'UV haurien de ser revisades, per exemple, en *Psammotromus algirus* (Carretero, 2002; López *et al.*, 2004), *Iberolacerta monticola* (Galán, 2006, 2008, 2010), *I. cyreni* (antigament *I. monticola*; López *et al.*, 2004) o *Podarcis hispanica sensu lato* (López & Martín, 2001).

De fet, diverses característiques de les coloracions UV dels lacèrtids suggereixen un paper prominent en la comunicació (Bajer *et al.*, 2010, 2011; Olsson *et al.*, 2011; Capítols 4, 5, 6 i 7). És especialment suggeridor que la sensibilitat a l'UV dels lacèrtids (similar a la demostrada a altres llargardaixos diürns; Loew, 1994; Loew *et al.*, 2002; Shi & Yokoyama, 2003) depenga de l'opsina SWS1 amb un màxim d'absorbància al voltant dels 360 nm, longitud d'ona pròxima als màxims de reflectància de la majoria de les coloracions UV dels lacèrtids (Font & Molina-Borja, 2004; Pérez i de Lanuza & Font, 2007; Molina-Borja *et al.*, 2006; Font *et al.*, 2009; Bajer *et al.*, 2010; Capítols 4, 5 i 6). Per tant, la percepció de les taques UV esdevé un aspecte fonamental en l'estudi de la comunicació visual en els lacèrtids, que mereixerà la nostra especial atenció a partir d'ara.

3.4.2 Visió UV i visió en color en els llargardaixos

Les característiques de la retina i la transmitància del medi ocular dels lacèrtids coincideixen amb les de la majoria d'espècies de llargardaixos diürns estudiades (Fleishman *et al.*, 1993, 1997, 2011; Loew *et al.*, 2002; Bowmaker *et al.*, 2005; Macedonia *et al.*, 2009). La capacitat de visió en l'UV és comuna a totes elles, sense que en cap cas hi haja un filtratge selectiu de les longituds d'ona UV, com ocorre en altres grups animals, en què el medi ocular filtra l'UV per prevenir danys en la retina (Boulton *et al.*, 2001; Tratsk & Thanos, 2003; Azzam *et al.*, 2004). Un altre element compartit és l'existència de quatre tipus de gotes lipídiques, presumptament associats a quatre tipus de cons, així com la presència de cons dobles amb un membre principal amb una gota lipídica i un membre accessori amb pigmentació difusa. La coexistència de quatre tipus de cons amb sensibilitats diferents en la retina suggereix la possibilitat que els lacèrtids i la resta de llargardaixos diürns presenten una visió en color tetracromàtica.

De la mateixa manera que amb *Platysaurus broadleyi* (Cordylidae, Scleroglossa; Fleishman *et al.*, 2011), els lacèrtids presenten un sistema visual més semblant al dels Iguania diürns estudiats (pertanyents a les famílies Chamaeleonidae, Crotophytidae, Polychrotidae), que al dels gecònids (Scleroglossa), més pròxims filogenèticament però que tindrien el seu origen en un ancestre amb visió nocturna (Loew *et al.*, 1996). Açò confirma que la visió UV i la visió basada en quatre tipus de cons (potencialment tetracromàtica) és el caràcter ancestral dels llargardaixos i que és compartit pels

principals clades de llargardaixos diürns. Els nostres resultats dupliquen el nombre d'espècies de llargardaixos diürns en què s'ha demostrat la visió UV. Així, el fort biaix en favor de les espècies d'Iguania queda compensat, si més no parcialment.

3.4.3. Ecologia visual dels lacèrtids i dels *Anolis*

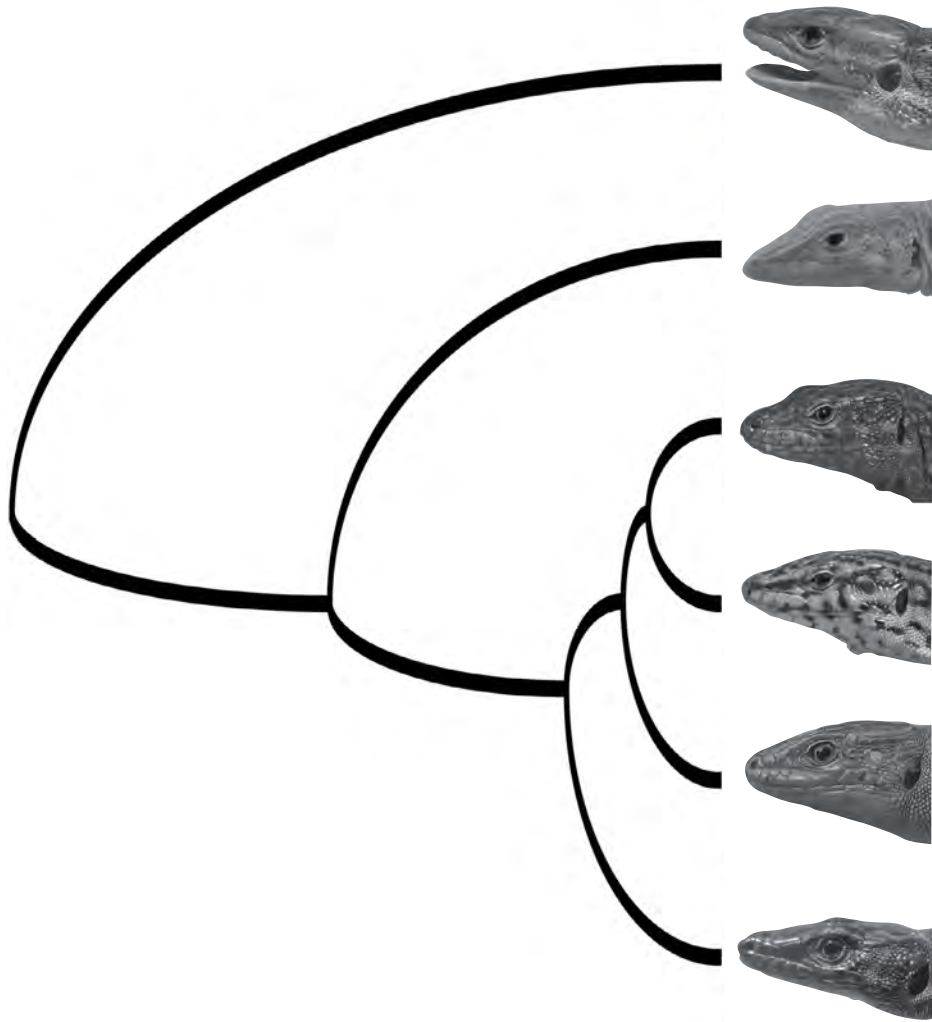
Encara que entre els animals terrestres el sistema de visió en color està àmpliament conservat (Chittka, 1996; Osorio & Vorobyev, 2005; Hart & Hunt, 2007; Hunt *et al.*, 2009), repetidament s'ha proposat que les propietats lumíniques de l'ambient i les funcions de la visió en modifiquen les característiques (e.g. en la sensibilitat espectral, Lall *et al.*, 1980; en la freqüència de les gotes lipídiques; Partridge, 1989). En peixos, la dependència per aquests factors ha suposat que hagen anat produint-se canvis en la sensibilitat al llarg de l'evolució (Bowmaker, 1998; Partridge & Cummings, 1999), cosa que ha incrementat la variabilitat dels seus sistemes sensorials.

Fins ara, els únics estudis comparats de la visió en un grup de llargardaixos diürns s'havien fet amb un conjunt d'espècies del gènere *Anolis*, propi d'hàbitats tropicals (Fleishman *et al.*, 1997; Loew *et al.*, 2002). Loew i col·laboradors (2002) proposaren la hipòtesi que la sensibilitat visual de les diverses espècies depenia de les condicions lumíniques particulars del microhàbitat de cada espècie i/o de les característiques cromàtiques dels senyals visuals de cada espècie (Fleishman *et al.*, 1993). No obstant, els seus resultats indicaren que no hi havia relació entre la sensibilitat dels *Anolis* i cap d'aquestes dues variables; això els feia concloure que es tracta d'un grup visualment generalista i argumentaren que el factor determinant per a la sensibilitat visual dels *Anolis* és la radiància horitzontal, la qual està homogeneïtzada dràsticament per la reflectància de la vegetació verda del bosc (Fleishman *et al.*, 1997).

El cas dels lacèrtids és diametralment oposat. La variabilitat en les condicions lumíniques dels hàbitats dels lacèrtids serà menor perquè la majoria d'espècies ocupen hàbitats oberts i assolellats, molt menys variables en la seua irradiància que els boscos tropicals dels *Anolis* (Fleishman *et al.*, 1997). No obstant, la radiància sí que serà molt més variable que en els ecosistemes tropicals, perquè els lacèrtids ocupen ecosistemes mediterranis, desèrtics i d'alta muntanya, amb una estructura de l'hàbitat molt variable (i.e. bidimensional o tridimensional, substrats de diferents colors en funció de la geologia, diferents graus de densitat de la vegetació, canvis estacionals en la composició i el color de la vegetació, etc.). Així, doncs, caldria valorar com interactuen la irradiància i la radiància en el disseny de la sensibilitat dels lacèrtids, per saber si hi ha variacions entre espècies.

De totes maneres, tot i que de moment no tenim dades microespectrofotomètriques de cap lacèrtid, la constància en el disseny de la retina i en les propietats òptiques del medi ocular suggereixen que tampoc no hi ha una gran variabilitat en la sensibilitat de les

diverses espècies de lacèrtids, que possiblement també seran generalistes visuals. Així, doncs, durant l'evolució dels lacèrtids probablement haurà actuat, i continua actuant, una selecció estabilitzadora potent, que fa que no canvien les seues característiques. De fet, l'observació continuada del comportament dels lacèrtids, ens fa sospitar que les condicions en què estan actius (i.e. dies assolellats, períodes de temps ben il·luminats) no solen ser limitadores per a poder discriminar els estímuls cromàtics d'importància (i.e. alimentació, evitació de depredadors, comunicació, etc.). Segons els nostres resultats, fins i tot en la percepció de l'espectre UV, que sembla de gran importància per als lacèrtids (vegeu els Capítols 4, 5 i 6) i que és la part de l'espectre visible dels llargardaixos més sensible a la degradació causada per l'ambient a l'hora de transmetre's pel medi, està aparentment molt conservada a pesar de la varietat d'hàbitats que ocupen els lacèrtids, i que no totes les espècies presenten coloracions corporals UV.



Capítol 4

Els colors dels lacèrtids

4.1 Introducció

La teoria prediu que la coloració dels animals evoluciona sota la influència d'un compromís entre dues forces antagòniques. Per un costat, els senyals visuals tendeixen a incrementar la conspicuïtat per garantir l'eficàcia de la comunicació. Per l'altre, els caràcters de color són seleccionats per maximitzar la cripsi, per tal de disminuir la detecció per part d'observadors no desitjats. Com hem indicat anteriorment, aquestes dues pressions selectives no actuen sempre de la mateixa manera, ni sobre tots els individus, ni sobre totes les taques de color d'un animal. Aquestes diferències en el conjunt de les forces selectives són les que donen lloc a la gran diversitat de colors i patrons de coloració dels animals. La grandària d'una taca de color, la seua intensitat, el seu color i la seua distribució sobre la superfície de l'animal condicionen el grau de conspicuïtat o cripsi que presenta (Endler, 1990; Gómez & Théry, 2007; Bradbury & Vehrencamp, 2011). Per tant, la manera com fem la classificació de les coloracions dels animals no és trivial, sobretot si volem extraure'n conclusions respecte a la importància biològica d'aquestes coloracions. Només a partir d'una classificació basada en la percepció dels animals, podrem fer bones prediccions sobre l'evolució dels caràcters cromàtics i testar-les.

Fins ara, tots els intents de fer una descripció més o menys exhaustiva de la coloració dels lacèrtids s'han dut a terme emprant mètodes basats en la percepció visual humana (Arnold, 1989; Arnold & Ovenden, 2002; Arnold *et al.*, 2007). Les primeres guies de camp es limitaven a presentar imatges d'una visió dorsal dels animals (i.e. des del punt de vista de l'observador humà), però les guies més recents comencen a incloure

fotografies o dibuixos de visions laterals i ventrals dels llargardaixos (E. G. Barbadillo, 1999; Arnold & Ovenden, 2002; Masó & Pijoan, 2011); això sí, en l'espectre visible humà.

Encara que quasi totes les descripcions d'espècies o subespècies solen fer referència a la coloració corporal, els treballs comparatius en lacèrtids són molt escassos. Segurament, les revisions taxonòmiques d'Arnold (Arnold, 1989; Arnold *et al.*, 2007), que inclouen com a caràcters morfològics vàlids per a la reconstrucció filogenètica alguns trets de la coloració dels lacèrtids (e.g. OVS, ocells), són els estudis més acurats sobre algun aspecte de la coloració dels lacèrtids fins al moment.

En general, les explicacions per a les diferents coloracions dels lacèrtids s'han donat de manera especulativa o intuïtiva, basant-se en explicacions provinents de descripcions fetes en guies de camp o similars (Salvador, 2002; Arnold & Ovenden, 2002; Arnold *et al.*, 2007) i, sovint, sense el suport experimental necessari. Aquestes interpretacions destaquen aspectes relacionats amb la termoregulació, la comunicació, l'evitació dels depredadors, o expliquen de manera vaga el desenvolupament de les coloracions, els seus canvis estacionals o el dicromatisme sexual en algunes espècies d'aquest grup (e.g. Huey & Pianka 1977; Diaz 1993; Castilla *et al.*, 1999; Martín & Forsman 1999; Faraone & Lo Valvo, 2006; Salvador, 2002; Aragón *et al.*, 2004). Per exemple, les coloracions nupcials que apareixen en diverses espècies de lacèrtids s'han interpretat com una adaptació que permet als receptors identificar el sexe i/o l'estatus reproductiu de l'emissor (e.g. Salvador *et al.*, 1996; Pérez-Mellado, 1998a,c; Martín & Forsman, 1999; Martín & López, 1999, 2001; Carretero, 2002). Ara bé, aquests estudis no han considerat objectivament les coloracions, ni les han estudiades sota un punt de vista que els conferisca significat biològic (i.e. el dels receptors primaris de les coloracions). Fins i tot els estudis experimentals més acurats sobre algun aspecte de la coloració dels lacèrtids (e.g. Olsson, 1993, 1994b,c; Olsson & Silverin, 1997; Martín & López, 2001; López *et al.*, 2004) han arrossegat aquesta manca d'objectivitat. La reflectància UV, per exemple, s'ha obviat sistemàticament i se'n desconeixia per complet l'abast en els lacèrtids, com a mínim fins els darrers anys (Thorpe & Richard, 2001; Font & Molina-Borja, 2004; Molina-Borja *et al.*, 2006; Pérez i de Lanuza & Font, 2007, 2011; Václav *et al.*, 2007; Font *et al.*, 2009; Stuart-Fox *et al.*, 2009; Bajer *et al.*, 2010, 2011; Olsson *et al.*, 2011).

L'ús de l'espectrofotometria de reflectància ens ha permès, encara que de manera parcial, fer la primera aproximació a l'estudi objectiu de la coloració d'aquesta família, així com realitzar la primera proposta de quines són les classes de coloracions que presenten. La nostra intenció en aquest capítol, és de poder descriure de manera objectiva les coloracions presents en els lacèrtids, fer-ne una classificació basada en les propietats espectrals de les coloracions, avaluar-ne el grau de dicromatisme sexual i, adoptant una perspectiva filogenètica (Hofmann *et al.*, 2006, 2007b), fer una primera reconstrucció històrica de l'evolució d'aquestes coloracions.

4.2 Material i mètodes

4.2.1 Espectrofotometria de reflectància i fotografia en l'UV

Hem emprat les mesures de reflectància descrites al Capítol 2. La fotografia en l'UV ens ha sigut d'especial ajuda a l'hora d'identificar aquelles àrees amb una reflectància destacada en aquesta part de l'espectre.

4.2.2 Estudi de la gamma de color dels lacèrtids en l'espai cromàtic tetraèdric

Hem processat els espectres mitjans de totes les taques de color de la nostra mostra per tal d'obtenir una valoració global de quins color estan representats en les coloracions dels lacèrtids, considerant el seu sistema de visió en color. Per fer-ho, hem emprat TCS i hem calculat els volums cromàtics per als dos sexes de les coloracions dorsals, ventrals i laterals (i.e. OVS, ocells, galtes) per separat.

4.2.3 Classificació de les coloracions en funció dels espectres

Basant-nos en la forma dels espectres obtinguts i en la possibilitat que aquests espectres siguin percebuts com a colors primaris o secundaris per part dels lacèrtids, hem descrit un conjunt de categories de la coloració. Tot i que, per garantir una interpretació més senzilla, la majoria dels noms de les categories que hem emprat fan referència als colors percebuts pels humans, la classificació depèn estrictament de la distribució de les reflectàncies entre els 300 i els 700 nm. Com que per a les categories que inclouen reflectància UV no existeix cap nom comú, hem optat per unir el prefix UV al nom del color que percep l'ull humà (e.g. UV-V = ultraviolat-verd, indica un espectre percebut com a *verd* pels humans amb un segon pic en l'UV; vegeu, per exemple, la Figura 5.2.1). A més a més, per tal de classificar les coloracions dels lacèrtids al llarg de l'espectre, hem emprat les variables $\lambda_{\text{màx}}$ i $\lambda R_{0,5}$, que són respectivament la longitud d'ona en què se situa el pic de màxima reflectància i la longitud d'ona en què la radiància és la meitat entre la radiància màxima i la mínima.

4.2.4 Dicromatisme sexual

Hem valorat el dicromatisme sexual, comparant totes les variables del color entre els sexes dins de cada espècie. S'ha de fer notar que aquestes anàlisis de dicromatisme sexual només fan referència a diferències cromàtiques o d'intensitat dels espectres de reflectància, mai del patró de coloració en conjunt o d'una part d'ell (i.e. porció del cos coberta per una determinada coloració, freqüència del caràcter a la població, etc.; vegeu, però, el Capítol 7).

4.2.5 Evolució dels caràcters de color

Hem realitzat la primera reconstrucció dels caràcters ancestrals de les coloracions dels lacèrtids. Aquest apartat ha de considerar-se com a provisional, perquè, a diferència del que ocorre amb altres grups per als quals s'ha fet aquest tipus d'anàlisi (Gómez & Théry, 2004, 2007; Hofmann *et al.*, 2006, 2007b; Nicholson *et al.*, 2007; Prager & Andersson, 2010; Caro *et al.*, 2011; Gumm & Mendelson, 2011), els coneixements actuals sobre la filogènia dels lacèrtids presenten importants mancances i punts controvertits (e.g. Renoult *et al.*, 2009a,b; Kaliontzopoulou *et al.*, 2011). Per exemple, són freqüents les incongruències entre els mètodes de reconstrucció, o entre els fragments de DNA analitzats (mitocondrials, nuclears), també existeix una important manca de resolució per tal de resoldre el que podrien ser politomies febles, són freqüents les espècies críptiques en diversos gèneres i segurament existeixen algunes politomies fortes (Arnold, 1989, 1997; Capula, 1994a,b, 2002; Fu & Murphy, 1997; Castilla *et al.*, 1998; Fu, 1998; Harris *et al.*, 1998a,b, 1999, 2002a,b, 2003, 2004, 2005; Oliverio *et al.*, 1998, 2000; Harris & Arnold, 1999, 2000; Harris *et al.*, 1999; Sá-Sousa *et al.*, 1999; Fu *et al.*, 2000; MacCulloch *et al.*, 2000; Murphy *et al.*, 2000; Geniez, 2001; Harris & Sá-Sousa, 2001, 2002; Almeida *et al.*, 2002; Lin *et al.*, 2002; González *et al.*, 2003; Mayer & Arribas, 2003; Pinho *et al.*, 2003, 2006, 2007a,b, 2008; Arribas & Carranza, 2004; Carranza *et al.*, 2004, 2006; Crochet *et al.*, 2004; Podnar *et al.*, 2004, 2005; Busack *et al.*, 2005; Godinho *et al.*, 2005, 2006; Poulakakis *et al.*, 2005a,b; Arribas *et al.*, 2006; Arnold *et al.*, 2007; Geniez *et al.*, 2007; Makokha *et al.*, 2007; Mayer & Pavlicev, 2007; Perera *et al.*, 2007; Valakos *et al.*, 2007; Brown *et al.*, 2008; Kapli *et al.*, 2008; Lymberakis *et al.*, 2008; Terrasa *et al.*, 2008; Renoult *et al.*, 2009a,b; Salvi *et al.*, 2010; Fitze *et al.*, 2011, 2012; Guo *et al.*, 2011; Kaliontzopoulou *et al.*, 2011; Kapli *et al.*, 2011). Així, doncs, hem hagut de configurar una filogènia operativa de consens, descrita a la Figura 4.1, que inclou dades parcials de diversos treballs (Poulakakis *et al.*, 2003, 2005a,b; Harris *et al.*, 2004; Arnold *et al.*, 2007; Brown *et al.*, 2008; Terrasa *et al.*, 2008; Fonseca *et al.*, 2008, 2009; Kaliontzopoulou *et al.*, 2011, 2012) i que ha estat supervisada per M. A. Carretero (CIBIO, Portugal). Com a conseqüència d'això, algunes de les espècies per a les quals disposem de mesures de coloració no han pogut ser incloses en aquestes anàlisis.

Les variables de coloració contínues (i.e. calculades a partir dels espectres) que hem considerat, corresponen a les OVS UV-blau, la coloració ventral d'un sol pic de reflectància situat a longituds d'ona llarga (i.e. *blanc, groc, taronja*) i les coloracions dorsals (i.e. entre el *verd* i el *marró*). Cada un d'aquests grups de coloracions el podem considerar com a continu per les seues característiques espectrals (Figura 4.2) i, per tant, tots poden ser comparats en una reconstrucció històrica d'una manera justificada (vegeu la Caixa 2). No s'han considerat coloracions similars de diferents parts del cos en una mateixa anàlisi (e.g. OVS UV-blau i ocells UV-blau), perquè assumim que el seu origen i possiblement les pressions selectives que les dissenyen varien d'unes superfícies a unes altres.

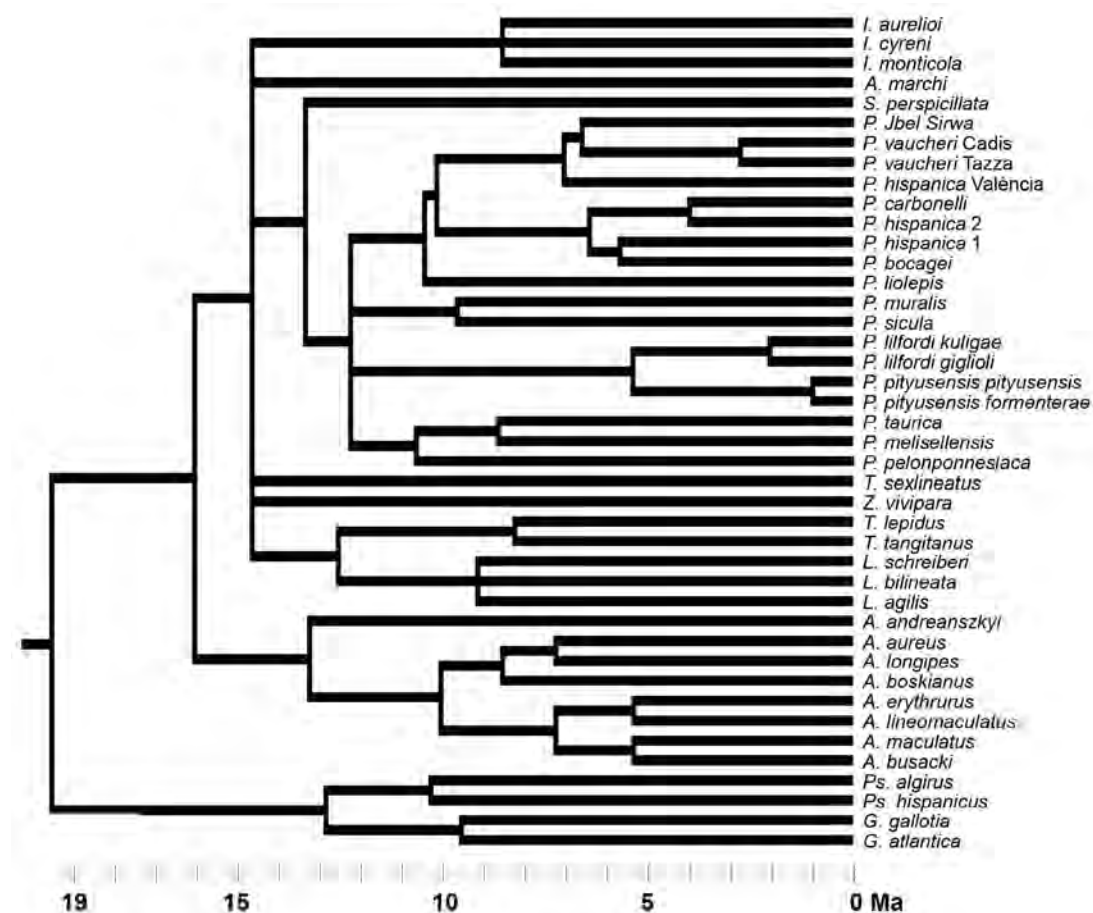


Figura 4.1. Hipòtesi filogenètica assumida per a la reconstrucció històrica dels caràcters de coloració. Vegeu-ne els detalls al text. Ma = milions d'anys.

L'ús de variables categòriques implica limitacions, pel fet que les categories, tot i ser objectives, suposen assumpcions arbitràries a l'hora d'assignar-hi els espectres (Hofmann *et al.*, 2006). No obstant això, les categories ens permeten fer una millor interpretació que únicament amb les variables quantitatives. A més a més, les variables categòriques permeten incloure els policromatismes, freqüents en els lacèrtids, i prevenir anàlisis incorrectes amb les variables espectrals (Caixa 2). Així, doncs, hem emprat l'anàlisi comparada per a dades categòriques basant-nos en les categories de color de la nostra classificació. Aquesta anàlisi l'hem realitzada considerant les categories de color presents en els lacèrtids independentment de la seua localització corporal.

La reconstrucció dels caràcters ancestrals de coloració s'ha realitzat amb el programa Mesquite 2.74 (Maddison & Maddison, 2011). Les reconstruccions per a les variables quantitatives s'han fet considerant el model de *squared change parsimony* (que

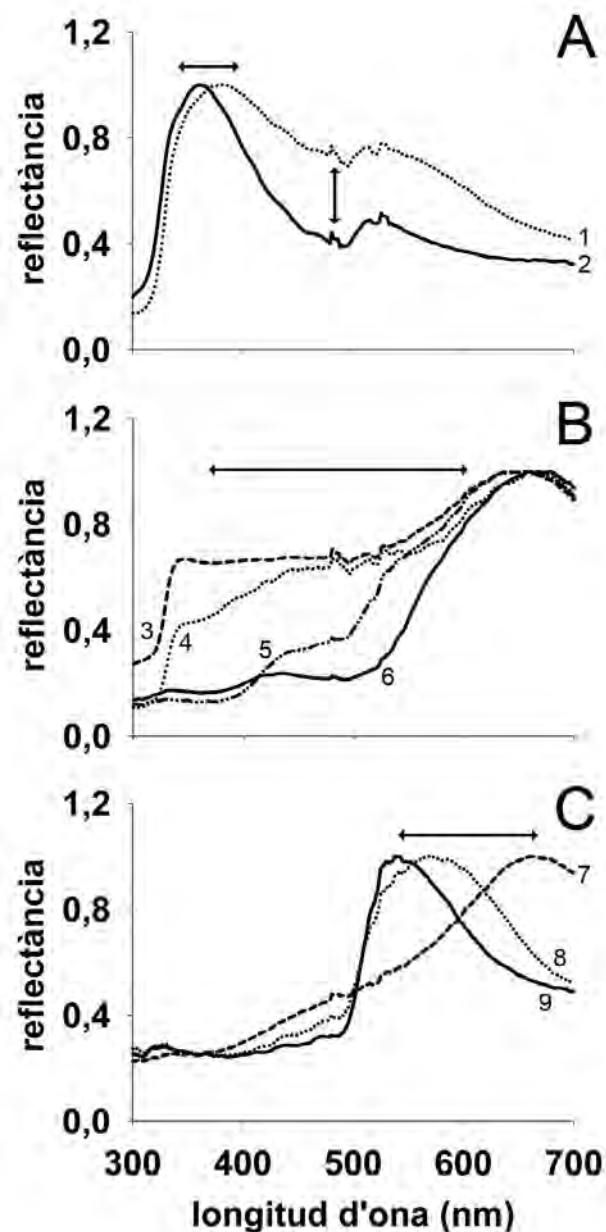


Figura 4.2. Variació espectral dins de cada una de les tres agrupacions d'espectres considerades per a les anàlisis: coloracions UV-blau (A), coloracions ventrals amb un sol pic de reflectància situat a longituds d'ona llarga (B), coloració dorsal entre el verd i el marró (C). Dins de cada agrupació d'espectres assumim que la variació és contínua i implica canvis (representats per les fletxes) en una o dues variables espectrals: la localització del pic de reflectància i el cromà en (A), el la variació en cromà (i.e. la caiguda de la reflectància cap a longituds d'ona curta) en (B) i la localització del pic de reflectància en (C). Els espectres corresponen a un ocell de *Timon lepidus* (1), un ocell de *Podarcis sicula* (2), el ventre blanc de *P. hispanica* tipus 1 (3), la gola blanca de *Podarcis* de Jbel Siroua (4), el ventre groc de *P. muralis* (5), la gola taronja de *P. vaucheri* de Jbel Tazzeka (6), el dors marró de *Psammodromus algirus* (7), el dors verd de *Podarcis vaucheri* de Jbel Tazzeka (8), el dors verd de *P. pityusensis pityusensis* (9). Per facilitar la comprensió, cada espectre s'ha normalitzat respecte el valor de %màx corresponent.

és el permès per a filogenèsies amb politomies). Per a les reconstruccions amb variables categòriques (i.e. coloracions amb un pic en l'UV; coloracions amb un únic pic de longitud d'ona llarga; vegeu els resultats), hem emprat el mètode de màxima parsimònia sense ordenar les categories, assumint que el canvi entre qualssevol de les dues categories té el mateix cost. Hem optat per aquest model perquè, tot i que les coloracions amb un únic pic de reflectància de longitud d'ona llarga podrien suggerir canvis graduals entre categories (e.g. pot hipotetitzar-se que el color *groc* és un estat intermedi entre el *blanc* i el *taronja*; Hofmann *et al.*, 2007a,b), la manca d'informació empírica de com podrien

produir-se els canvis entre les categories, i la presència de tot tipus de combinacions de categories (i.e. policromatismes) en les espècies actuals, ens desaconsellen assumir algun tipus d'ordre entre les categories.

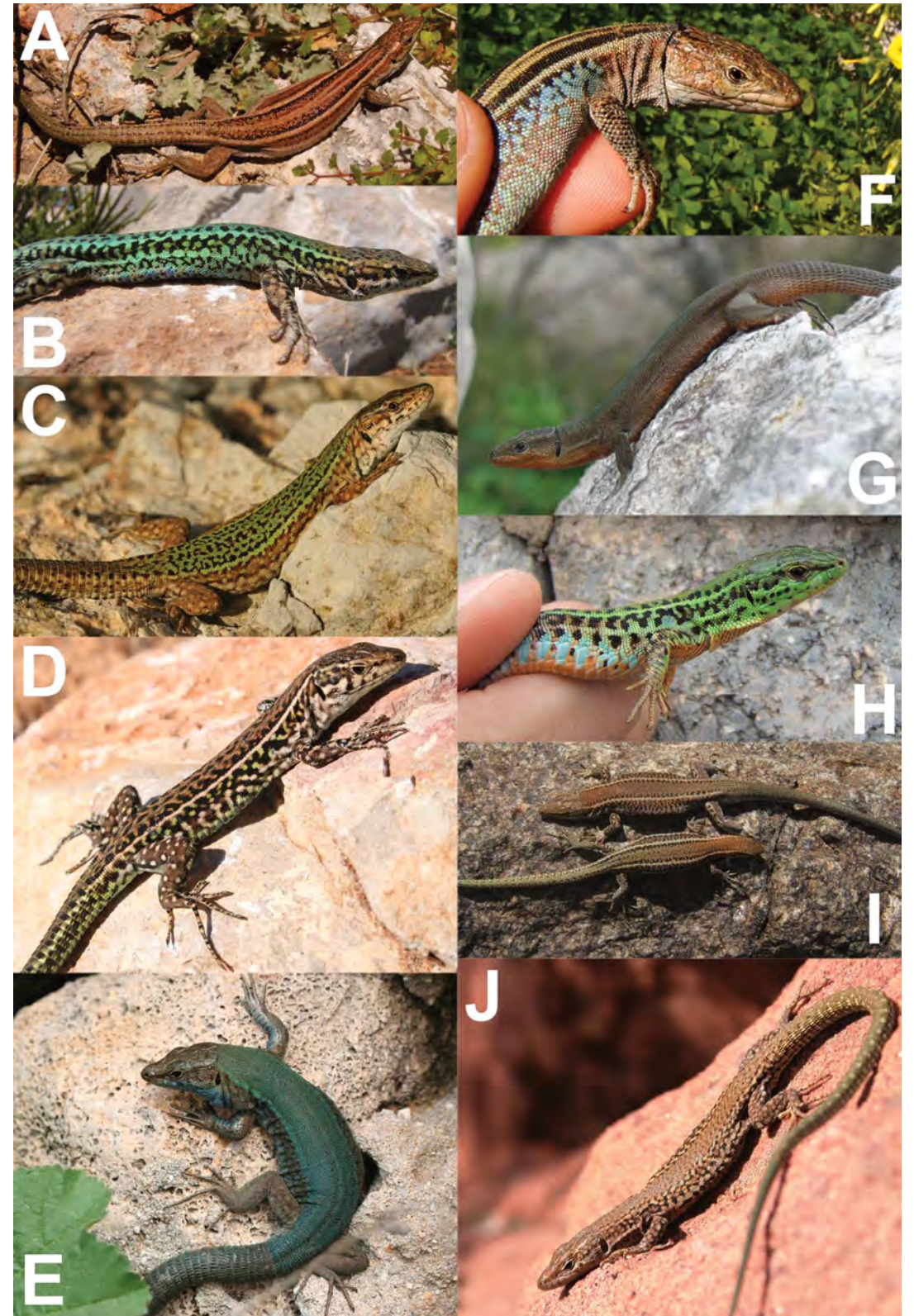
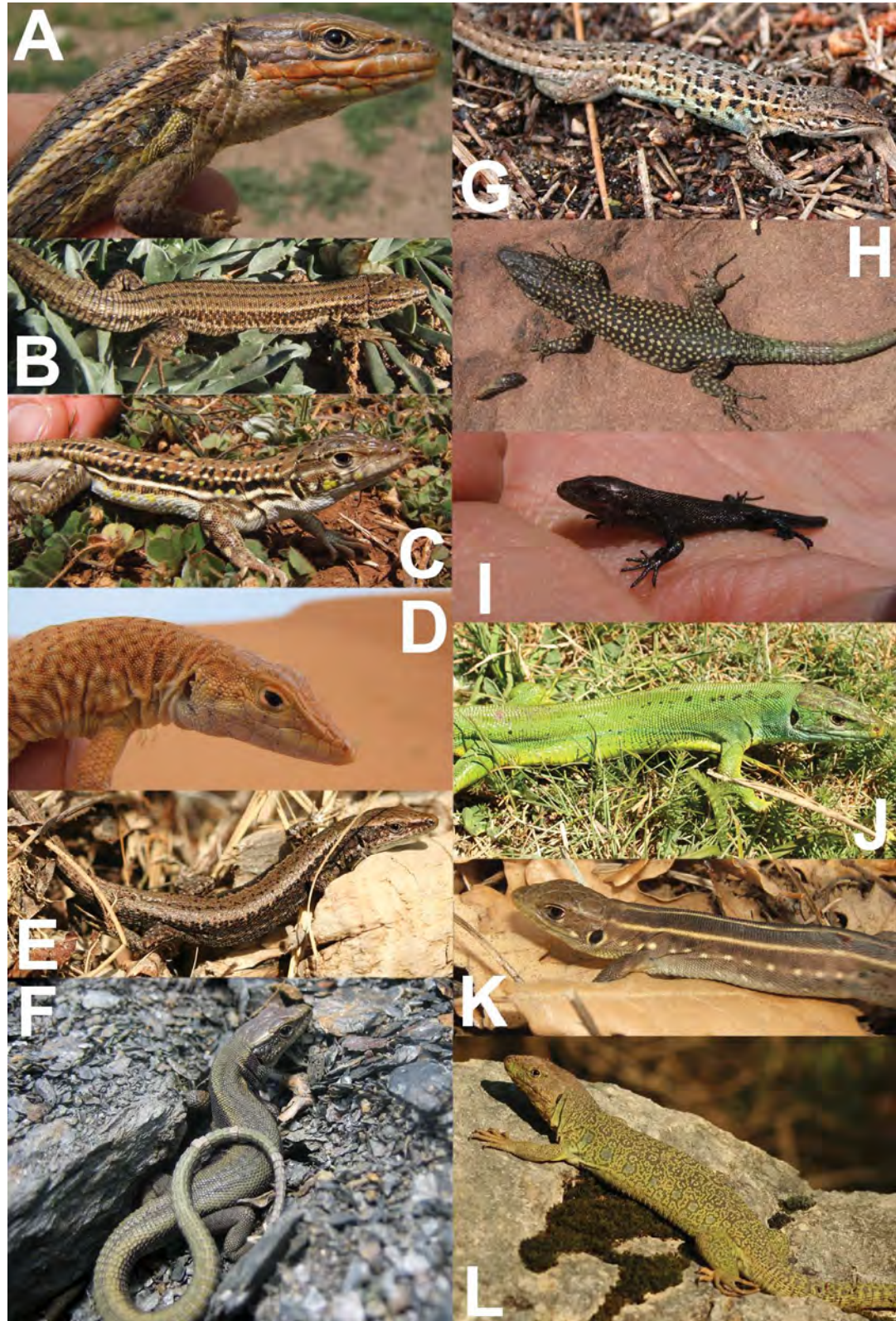
Hem emprat el test descrit per Blomberg *et al.*, 2003 per a caràcters continus per tal d'avaluar l'existència i la quantitat de senyal filogenètic dels caràcters de coloració mesurats. Com que la nostra hipòtesi filogenètica inclou distàncies de les branques en milions d'anys, no hem adoptat cap tipus de transformació. L'anàlisi ha estat realitzada amb PHYSIG.M per a Matlab (Blomberg *et al.*, 2003; facilitat per T. Garland Jr) i ens ha permès calcular l'estadístic *K*. Valors de *K* iguals a *u* indiquen que els trets analitzats estan perfectament correlacionats amb la filogenèsia sota condicions de *Brownian motion*. En general, els valors majors indiquen l'existència de senyal filogenètic (i.e. els tàxons més emparentats mostraran valors més semblants de la variable analitzada) i els valors menors a *u* indiquen una tendència a un menor senyal filogenètic del que esperaríem si assumim *Brownian motion* per a la filogenèsia proposada. De tota manera, no sempre un valor menor a *u* suposa que no existesca senyal filogenètic (Blomberg *et al.*, 2003). Per testar la significació, realitzarem 1000 simulacions per comparar els valors reals de *K* amb la distribució de valors creats aleatòriament. Mentre un *P*-valor < 0,05 ens indica l'existència de senyal filogenètic, un *P*-valor > 0,95 indicaria *antisenyal filogenètic*, és a dir, que les espècies pròximes tendeixen a diferir en els valors dels caràcters analitzats.

Per estudiar si existeix algun tipus de coevolució entre les diverses variables quantitatives de la coloració, emprarem l'anàlisi de Contrasts Independents de Felsenstein (Felsenstein, 1985; Harvey & Pagel, 1991; Garland & Ives, 2000) amb el paquet PDAP 1.15 per a Mesquite (Midford *et al.*, 2005). De la mateixa manera que a les reconstruccions dels caràcters ancestrals, quan en alguna espècie mancava la coloració a estudi, o no era correcte fer-ne la comparació, l'espècie ha sigut exclosa de l'anàlisi. Com que les diverses variables s'han emprat en més d'una correlació, per precaució hem ajustat el nivell de significació pel mètode seqüencial de Bonferroni descrit per Holm (1979), per tal de reduir el nombre de casos significatius atzarosos deguts a les múltiples comparacions.

4.3 Resultats

4.3.1 Espectrofotometria de reflectància i fotografia en l'UV

Les Figures 4.3, 4.4, 4.5 i 4.6 mostren exemples de l'aspecte de les coloracions més representatives mesurades en els lacèrtids de la nostra mostra. La Figura 4.7 resumeix els espectres de reflectància de part de les coloracions que trobem a les diverses superfícies de lacèrtids. Note's, tant en les fotografies com en els espectres, que les coloracions més variables, tant per la forma com per la intensitat dels espectres,



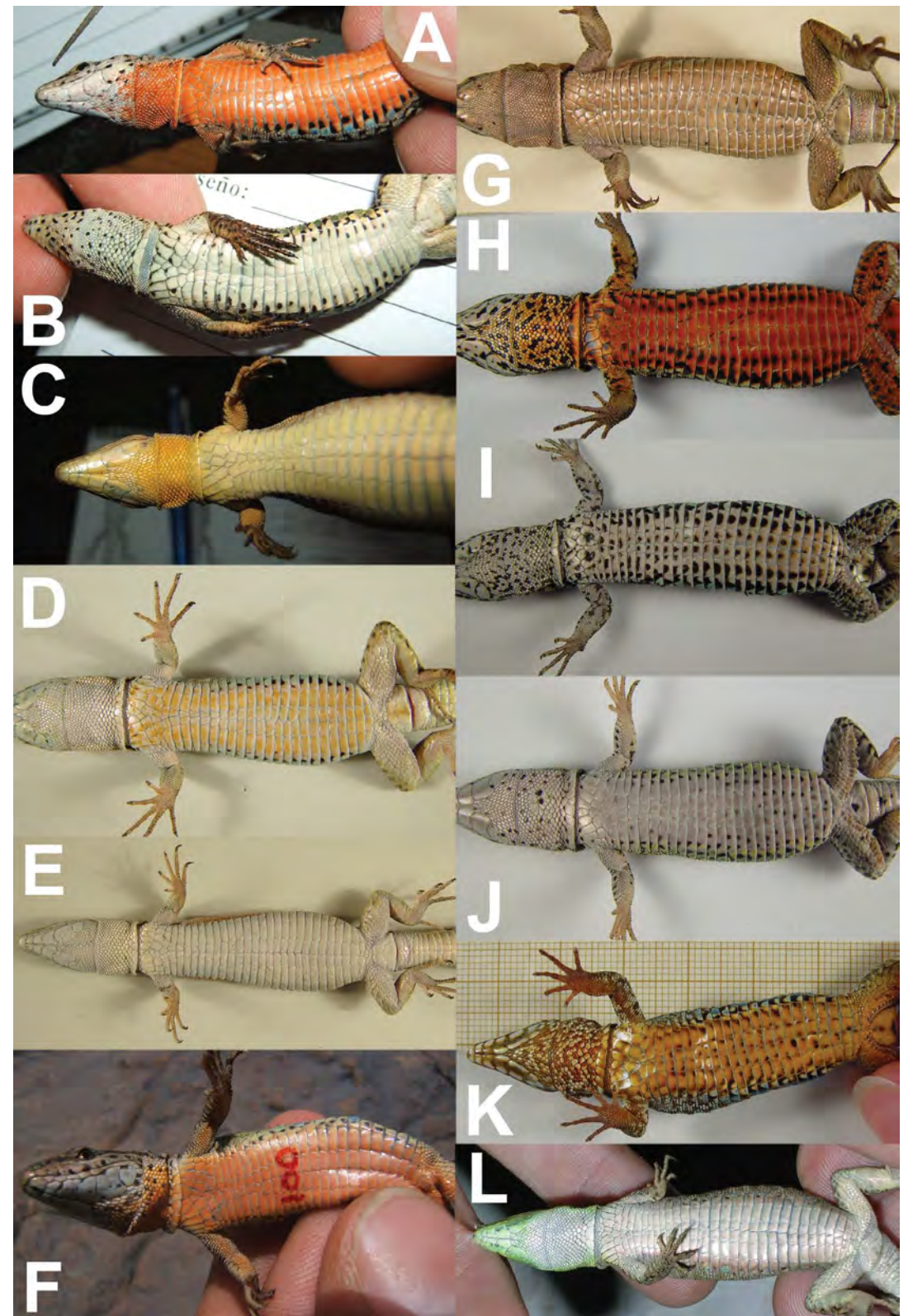
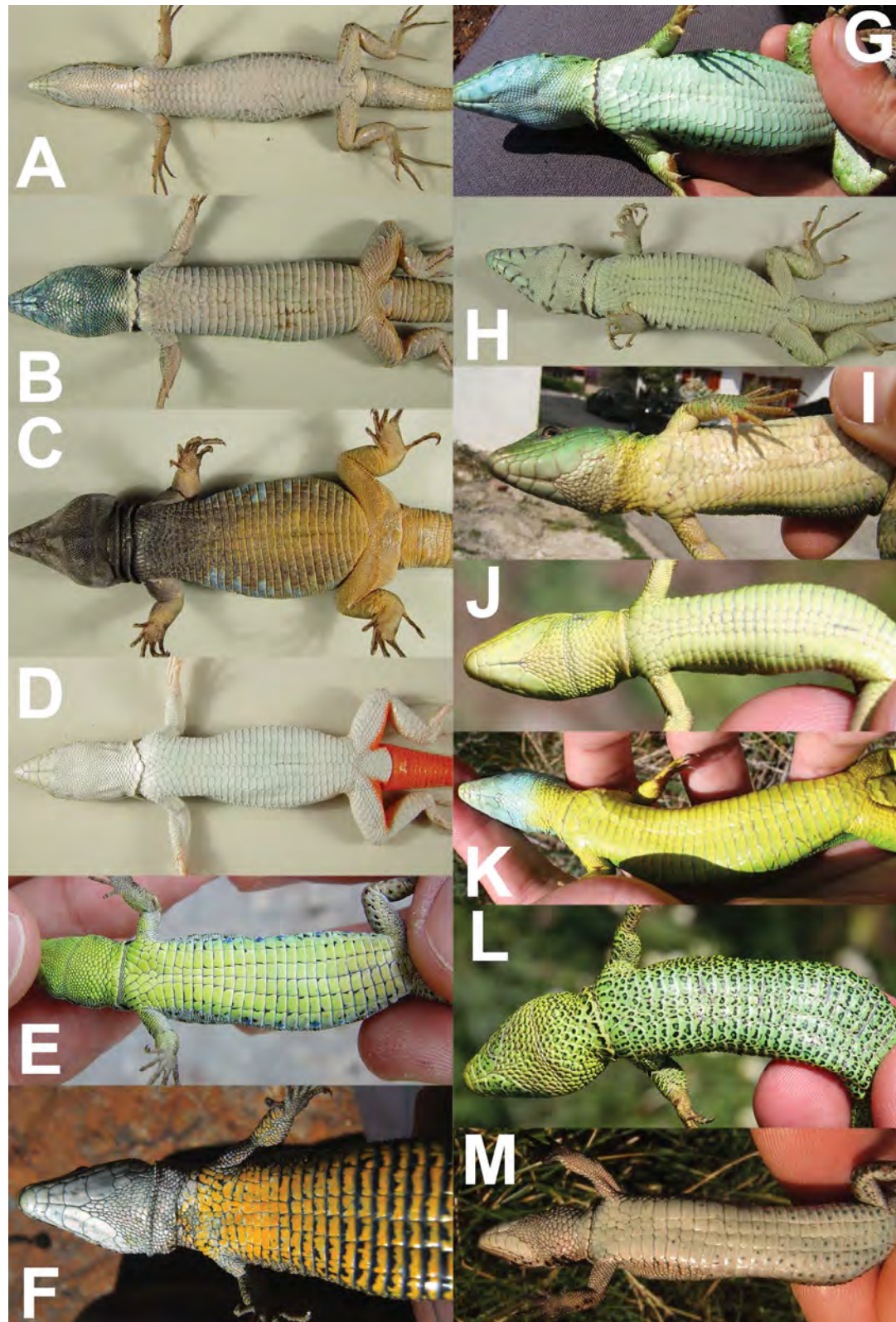


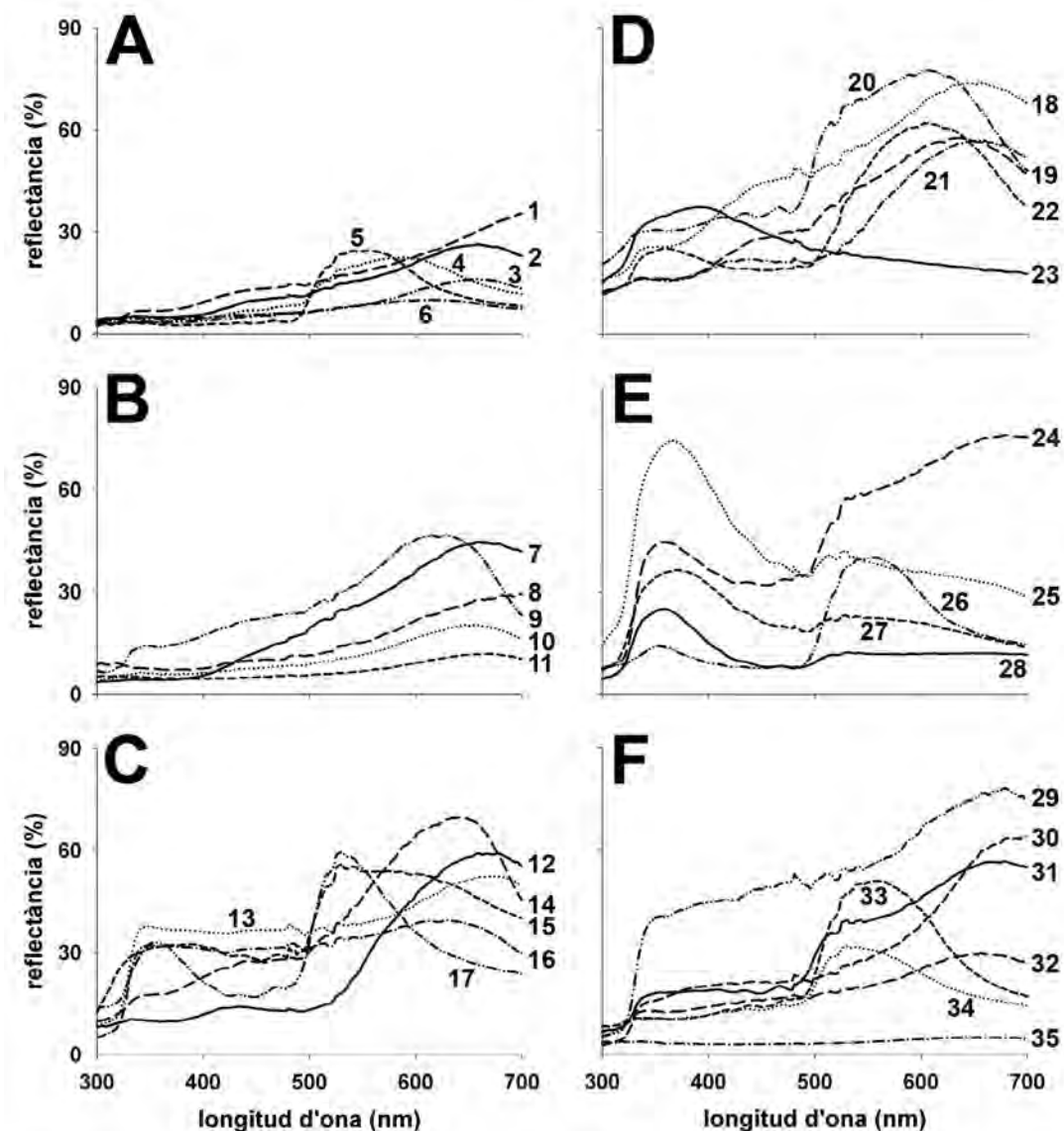
Figura 4.3. (pàgina 106). Fotos digitals convencionals de diverses espècies de lacèrtids on es mostra part de les coloracions mesurades de les quals es mostren els espectres a la Figura 4.7. (A) Mascle de *Psammodromus algirus* de Jbel Siroua (espectres 7 i 28 de la Figura 4.7). (B) *Atlantolacerta andreanskyi* (espectre 3 Figura 4.7). (C) Mascle d'*Acanthodactylus erythrurus* de Jbel Tazzeke (espectres 1 i 24 Figura 4.7). (D) *A. dumerili*. (E) *Algyroides marchi* (espectres 8 i 35 Figura 4.7). (F) *Iberolacerta bonnali* de Benasc. (G) Mascle de *Psammodromus hispanicus*. (H) Mascle de *Scelarcis perspicillata chabanaudi* de Jbel Oukaimeden. (I) Juvenil de *Zootoca vivipara* de la Font Viva. (J) Femella de *Lacerta bilineata* (espectres 5 i 34 Figura 4.7). (K) Juvenil de *L. trilineata* de Kalambaka. (L) Femella de *Timon lepidus* de Cazorla (espectre 4 Figura 4.7 i espectres apartat 5.2). Les fotos no estan a la mateixa escala.

Figura 4.4. (pàgina 107). Fotos digitals convencionals de diverses espècies del gènere *Podarcis* on es mostra part de les coloracions mesurades de les quals es mostren els espectres a la Figura 4.7. (A) Femella de *Podarcis peloponnesiaca* (espectre 9 Figura 4.7). (B) Mascle de *P. vaucheri* de Jbel Tazzeke (espectre 27 Figura 4.7). (C) Femella de *P. pityusensis pityusensis* (espectres Capítol 5). (D) Mascle de *P. tiliguerta* de l'Alguer. (E) Mascle de *P. lilfordi kuligae* (espectres Capítol 5). (F) Mascle de *P. peloponnesiaca* (espectre 9 Figura 4.7). (G) Mascle de *P. melisellensis*. (H) Mascle de *P. taurica* (espectre 33 Figura 4.7). (I) Mascle (dalt) i femella (baix) de *Podarcis* de Jbel Siroua. (J) Mascle de *P. liolepis* del Desert de les Palmes. Les fotos no estan a la mateixa escala.

Figura 4.5. (pàgina 108). Fotos digitals convencionals de diverses espècies de lacèrtids on es mostra part de les coloracions mesurades de les quals es mostren els espectres a la Figura 4.7. (A) Femella de *Psammodromus hispanicus*. (B) Mascle de *Gallotia atlantica*. (C) Mascle de *G. galloti galloti*. (D) Mascle jove d'*Acanthodactylus erythrurus*. (E) Mascle d'*Iberolacerta monticola* (espectre 20 Figura 4.7). (F) Mascle d'*I. aurelioi* (espectres de la mateixa espècie a 16 i 22 Figura 4.7). (G) Subadult de *Timon tangitana*. (H) Juvenil de *T. lepidus*. (I) Mascle de *Lacerta trilineata* (espectre 15 Figura 4.7). (J) Juvenil de *L. bilineata*. (K) Femella de *L. bilineata* (espectres 17 i 26 Figura 4.7). (L) Mascle de *L. agilis* (espectres a l'apartat 5.1). (M) Femella de *Zootoca vivipara*. Les fotos no estan a la mateixa escala.

Figura 4.6. (pàgina 109). Fotos digitals convencionals de diverses espècies del gènere *Podarcis* on es mostra part de les coloracions mesurades de les quals es mostren els espectres a la Figura 4.7. (A) Mascle taronja de *Podarcis liolepis*. (B) Mascle blanc de *P. liolepis* (espectre 18 Figura 4.7). (C) Femella groga de *P. liolepis*. (D) Mascle de *P. hispanica* de València. (E) Femella de *P. hispanica* de València. (F) Mascle taronja de *P. vaucheri* d'Oukaimeden (espectres de la mateixa espècie a 12 i 21 Figura 4.7). (G) Mascle de *P. lilfordi* de l'illa de l'Aire. (H) Mascle de *P. bocagei*. (I) Mascle de *P. hispanica* tipus 1. (J) Mascle de *P. carbonelli* (espectre 25 Figura 4.7). (K) Mascle de *P. muralis* del Penyagolosa (espectres de la mateixa espècie al Capítol 6). (L) Femella de *P. sicula* (espectre 13 Figura 4.7). Les fotos no estan a la mateixa escala.

Figura 4.7. (pàgina següent). Espectres de reflectància representatius de les coloracions presents als lacèrtids corresponents a la regió dorsal (A, B), a la regió gular (C), el ventre (D), les OVS (E), i la regió lateral (F). Els espectres corresponen a la mitjana de les mesures dels mascles de l'espècie que presenten la coloració (vegeu les grandàries mostrals a la Taula 2.1). Dors marró clar d'*Acanthodactylus erythrurus* (1), dors marró clar de *Podarcis carbonelli* (2), dors marró d'*Atlantolacerta andreanskyi* (3), dors verd de *Timon lepidus* (4), dors verd de *Lacerta bilineata* (5), dors marró fosc d'*Iberolacerta aurelioi* (6), línia groga dorsal de *Psammodromus algirus* (7), cap marró fosc d'*Algyroides marchi* (8), línia clara dorsal de *Podarcis peloponnesiaca* (9), costat marró fosc de *Zootoca vivipara* (10), cap marró d'*Acanthodactylus maculatus* (11), gola taronja de (ve de la pàgina anterior) *Podarcis vaucheri* de Jbel Tazzeke



(12), gola blanca de *P. sicula sicula* (13), gola groga de *P. taurica* (14), gola groc-UV de *Lacerta trilineata* (15), gola blanca d'*Iberolacerta aurelioi* (16), gola verd-UV de *Lacerta bilineata* (17), ventre blanc de *Podarcis liolepis* (18), ventre groc de *P. vaucheri* de Jbel Tazzeke (19), ventre verd d'*Iberolacerta monticola* (20), ventre taronja de *Podarcis vaucheri* de Jbel Tazzeke (21), ventre posterior groc-UV d'*Iberolacerta aurelioi* (22), ventre blau-UV de *Podarcis lilfordi kuligae* (23), OVS groc-UV d'*Acanthodactylus erythrurus* (24), OVS blau-UV de *Podarcis carbonelli* (25), OVS verd-UV de *Lacerta bilineata* (26), OVS UV-blau de *Podarcis vaucheri* de Jbel Tazzeke (27), ocel UV-blau de *Psammodromus algirus* (28), OVS blanca d'*Acanthodactylus aureus* (29), OVS blanca de *Takydromus sexlineatus* (30), galta groga de *Psammodromus algirus* (31), OVS blanca d'*Atlantolacerta andreanskyi* (32), llavi verd de *Podarcis taurica* (33), costat verd de *Lacerta bilineata* (34), costat marró fosc d'*Algyroides marchi* (35).

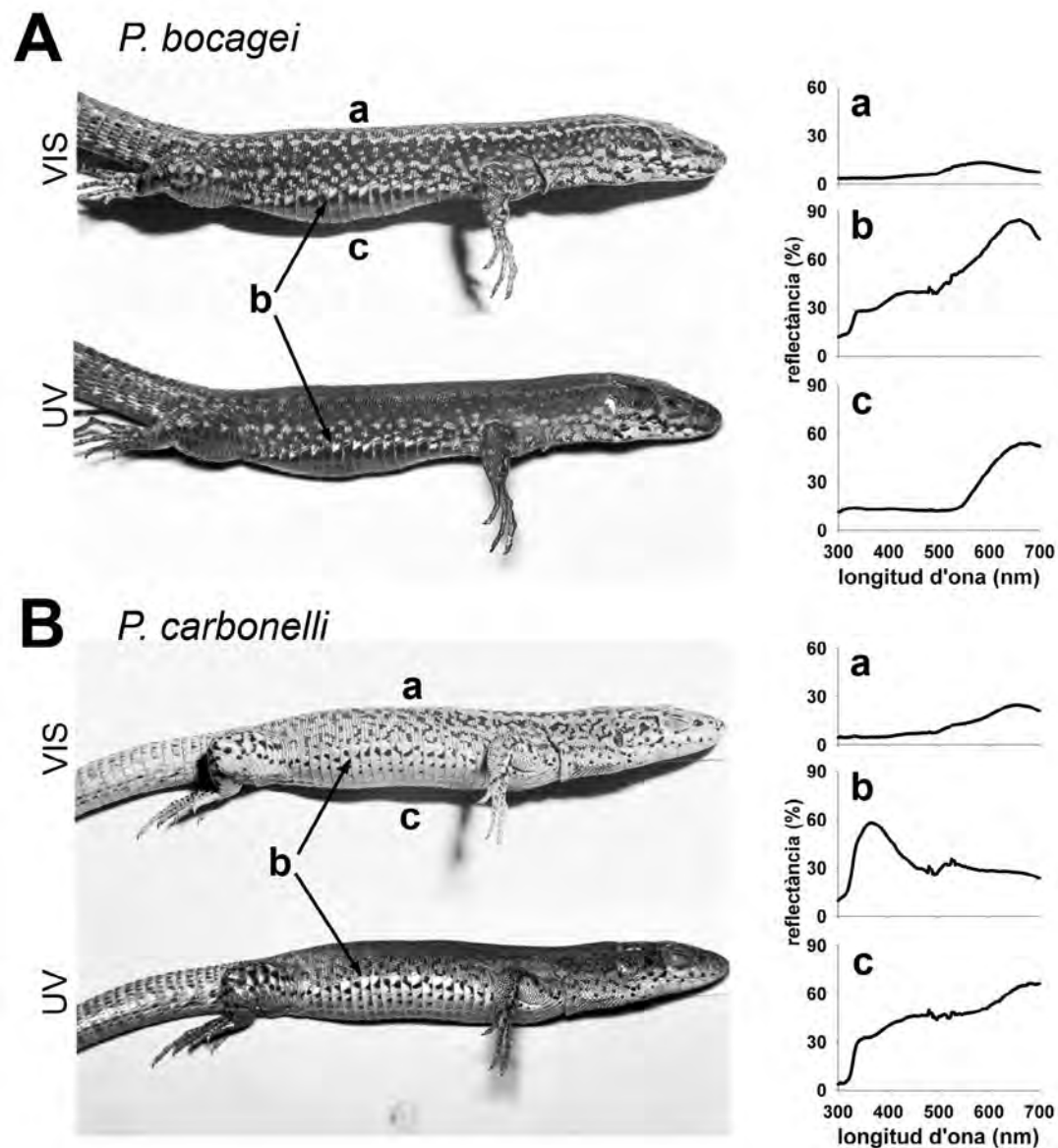


Figura 4.8. Fotos en l'espectre visible (VIS) i ultraviolat (UV) de *Podarcis bocagei* (A) i *P. carbonelli* (B). A la dreta, els espectres corresponents al dors (a), les OVS (b) i el ventre (c) d'ambdues espècies.

es troben situades a les regions laterals, ventrolaterals o ventrals. En canvi, les coloracions dorsals són més homogènies i mai no inclouen una reflectància destacada en l'espectre UV. La Figura 4.8 mostra l'aspecte de les coloracions de *Podarcis bocagei* i *P. carbonelli* en l'espectre visible humà i en l'UV, així com els espectres corresponents a les coloracions principals.

4.3.2 Estudi de la gamma de color dels lacèrtids en l'espai cromàtic tetraèdric

A la Figura 4.9, es troben representats els punts cromàtics de totes les coloracions dels lacèrtids. Dels volums cromàtics resultants, el de les coloracions dorsals dels mascles és 0,00050 i el de les femelles 0,00044, el volum de les coloracions ventrals és 0,00084 per als mascles i 0,00049 per a les femelles i el volum de les coloracions laterals és 0,00085 per als mascles i 0,00075 per a les femelles.

4.3.3 Classificació de les coloracions en funció dels espectres

Categories

La Taula 4.1 detalla les categories de color observades i la distribució entre les diverses espècies de les coloracions mesurades de la mostra. No totes les categories estan repartides per igual en les diverses superfícies. La Figura 4.10 esquematitza la distribució corporal de la variabilitat en les categories del color dels lacèrtids.

Diverses variables són les que defineixen les categories dels colors observades: (1) el nombre de pics de reflectància que inclou l'espectre (i.e. un de sol, o un de principal i un altre de secundari), (2) una reflectància destacada en l'espectre UV, i (3) l'amplària del pic de reflectància. Així, en funció d'aquestes variables, trobem colors que es diferencien només per la ubicació espectral del pic de reflectància, per la presència o absència d'un pic secundari en l'UV (o simplement de la reflectància en l'UV en el cas d'algunes coloracions *blanques*) o, en les coloracions amb el pic de reflectància situat a longituds d'ona llarga, perquè la reflectància s'estén per un rang major o menor de longituds d'ona. Aleshores, les categories que hem descrit són:

- 1) Colors amb un pic simple: blau (B), verd (V), groc (G), taronja (T), marró (M), blanc sense reflectància UV (b), pic que s'estén per l'UV i el blau (UV-B), blanc amb reflectància UV (UV-b).
- 2) Colors amb un pic secundari en l'UV: UV-verd (UV-V), UV-groc (UV-G).
- 3) Coloracions iridescents o sospitoses de ser-ho (CI).

Vercken i col·laboradors (2007) i San José (2012) descriuen mascles de *Z. vivipara* amb una coloració taronja amb un pic secundari en l'UV. Aquesta coloració correspondria a una categoria UV-taronja (UV-T), però com que sembla ser un color rar i a la nostra mostra no apareix cap exemplar amb coloracions *taronja* (i.e. la nostra població de *Z. vivipara* està íntegrament formada per animals amb el coloracions ventrals blanques), no hem inclòs aquesta categoria a l'estudi.

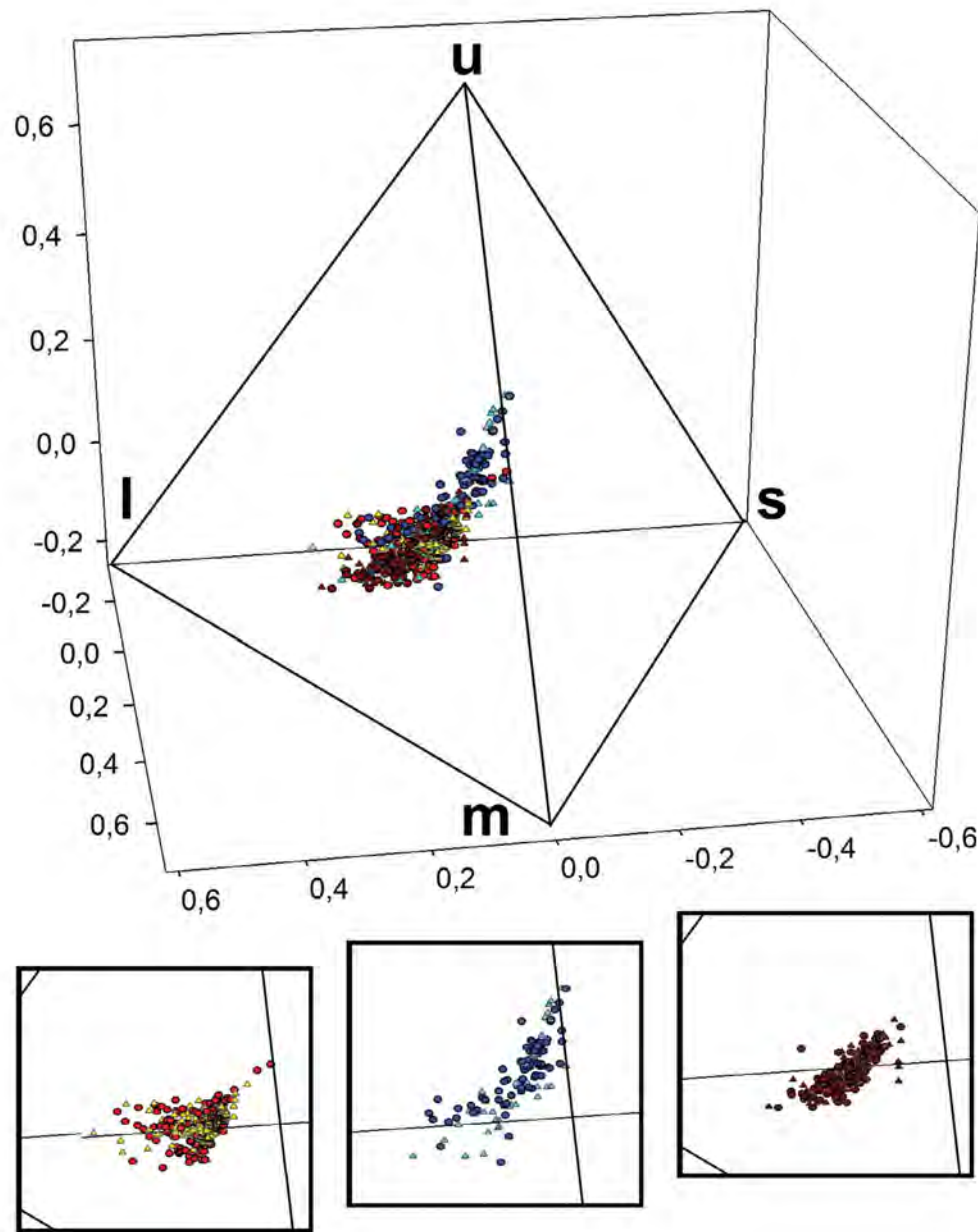


Figura 4.9. Representació en l'espai cromàtic tetraèdric dels punts cromàtics de les coloracions principals de les espècies considerades en aquest estudi. Els triangles representen els punts cromàtics de les femelles i els cercles, els dels mascles. Els colors dels símbols no responen a l'aspecte de les coloracions representades. En marró, les coloracions dorsals, en groc i roig les coloracions de les femelles i els mascles respectivament i en blau clar i blau fosc les coloracions laterals cridaneres (i.e. OVS, ocells) de les femelles i els mascles respectivament. Als requadres es mostren els punts de cadascun dels conjunts de coloracions ampliats i per separat.

Taula 4.1. Distribució de les coloracions dels lacèrtids per espècies. Les categories estan determinades per la localització del pic o els pics de reflectància i per l'amplària d'aquests. Colors amb un pic simple: blau (B), verd (V), groc (G), taronja (T), marró (M), blanc sense reflectància UV (b), pic que s'estén per l'UV i el blau (UV-B), blanc amb reflectància UV (UV-b). Colors amb un pic secundari en l'UV: UV-verd (UV-V), UV-groc (UV-G). Coloracions iridescents o sospitoses de ser-ho (CI). El símbol X indica la presència en una espècie donada de, com a mínim, una taca de color assignada a una de les categories. El símbol x indica dades provinents d'altres estudis que no coincideixen amb els resultats mostrats ací (vegeu els comentaris particulars més endavant). En cada cel·la poden figurar dos símbols separats per una barra, el primer correspon als mascles adults i el segon a les femelles adultes. * Martín & López (2009) i Stuart-Fox *et al.* (2009) presenten espectres de *Lacerta schreiberi* obviant la possibilitat que la coloració nupcial dels mascles que descriuen com a UV-blau siga de fet iridescent. ** Huyghe *et al.* (2007, 2009a,b, 2010a,b) descriuen en *Podarcis melisellensis* i Arnold & Oveden (2002) en *P. peloponnesiaca* tres coloracions ventrals alternatives (*blanc, groc i taronja*, sense mesures objectives). *** La coloració groga de *P. muralis* està present només a certes poblacions (vegeu també Cheylan, 1988; Sacchi *et al.*, 2007a,b, 2009; Galeotti *et al.*, 2010). **** A algunes poblacions de *Zootoca vivipara* també es coneixen altres coloracions ventrals: les femelles poden ser G o T i els mascles, segons es descriu a Vercken *et al.* (2007), són taronja amb un pic secundari en l'UV.

espècie	B	V	G	T	M	b	UV-B	UV-V	UV-G	UV-b	CI
Gallotiinae											
<i>G. atlantica</i>					X/X			X/X		X/X	
<i>G. galloti</i>					X/X	X/X	X/X			X/X	
<i>G. g. eisentrauti</i>			X/X		X/X	X/X	X/X			/X	
<i>P. algirus</i>			X/X	X/	X/X		X/X			X/X	
<i>P. hispanicus</i>					X/X	X/X		X/X		X/X	
Lacertinae											
Lacertini											
<i>A. marchi</i>					X/X				X/X		
<i>D. oxycephala</i>					X/X		X/X			X/X	X/X
<i>I. aurelioi</i>					X/X				X/X	X/X	
<i>I. monticola</i>		X/X	X/X		X/X		X/				
<i>I. cyreni</i>					X/X	X/X	X/				
<i>L. agilis</i>					X/X			X/		X/X	
<i>L. bilineata</i>	X/X	X/X						X/X	X/X		?/?
<i>L. trilineata</i>		X/X	/X					X/X	X/		
<i>L. schreiberi*</i>	x/	X/X			X/X			X/X	X/X	X/X	X/
<i>P. bocagei</i>		X/	X/X		X/X				X/X		
<i>P. carbonelli</i>					X/X	X/X	X/			X/X	
<i>P. hispanica</i>					X/X		X/			X/X	
<i>P. hispanica</i> tipus 2			X/X	X/X	X/X		X/X		/X	X/X	
<i>P. jbel Siroua</i>					X/X	X/X	X/		/X	X/X	
<i>P. liolepis</i>			X/X	X/X	X/X	X/X	X/			/X	

Els colors dels lacèrtids

espècie	B	V	G	T	M	b	UV-B	UV-V	UV-G	UV-b	CI
<i>P. hispanica</i> tipus 1					X/X	X/X	X/			X/X	
<i>P. lilfordi</i>											
<i>P. l. kuligea</i>		X/			X/X		X/X				
<i>P. l. glioli</i>				X/X	X/X		X/X				
<i>P. melisellensis</i> **	X/X	x/x	x/x	x/x	X/X	X/X	X/X			X/X	
<i>P. muralis</i> ***			X/X	X/X	X/X	X/X	X/X				
<i>P. peloponnesiaca</i> **					X/X		X/			X/X	
<i>P. pytiusensis</i>											
<i>P. p. pytiusensis</i>	X/X				X/X	X/X	X/X				
<i>P. p. formenterae</i>	X/X	X/X			X/X	X/X	X/X				
<i>P. sicula</i>											
<i>P. s. sicula</i>	X/X				X/X	X/X	X/X			X/X	
<i>P. s. campestris</i>	X/X				X/X	X/X	X/X			X/X	
<i>P. taruica</i>	X/X			X/	X/X	/X	X/X			/X	
<i>P. vaucheri</i>											
Nord d'Àfrica	X/	X/	X/X	X/X	X/X	X/X	X/X				
Platja de la Barrosa		X/X			X/X		X/				
<i>S. perspicillata</i>											
<i>S. p. chabanaudi</i>	X/				X/X	X/X					X/
<i>S. p. pellegrini</i>			X/X		X/X					X/X	
<i>T. sexlineatus</i>					X/X	X/X				X/X	
<i>T. lepidus</i>	X/X				X/X	X/X	X/X				
<i>T. tangitanus</i>	X/X				X/X	X/X	X/X				
<i>Z. vivipara</i> ****			/x	/x	X/X	/X			x/	X/	
Eremiadini											
<i>A. andreanszkyi</i>					X/X					X/X	
<i>A. aureus</i>					X/X					X/X	
<i>A. boskianus</i>					X/X					X/X	
<i>A. busacki</i>					X/X	X/		X/		X/X	
<i>A. dumerili</i>					X/X					X/X	
<i>A. erythrurus</i>				/X	X/X			X/X		X/X	
<i>A. lineomaculatus</i>			/X		X/X			X/		X/X	
<i>A. longipes</i>					X/X					X/X	
<i>A. maculatus</i>					X/X					X/X	
tàxons per categoria	4	15	14	9	46	22	25	6	13	32	3

Els colors dels lacèrtids

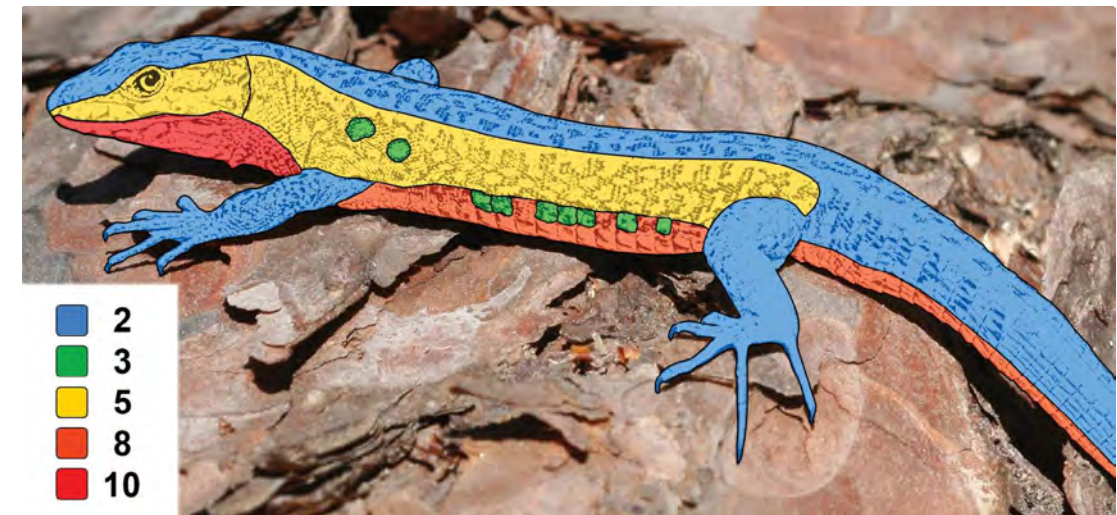


Figura 4.10. Variabilitat en les categories de color que poden presentar les diverses espècies de lacèrtids en les diverses superfícies corporals. El codi de color indica el nombre de categories possibles en cada cas.

$\lambda_{m\grave{a}x}$ i $\lambda R_{0,5}$

La distribució dels valors de $\lambda_{m\grave{a}x}$ (Figura 4.11A) mostra com la localització dels màxims de reflectància és multimodal, amb diverses zones de l'espectre on es concentren els pics principals de reflectància: al voltant dels 365 nm, 530 nm, 655 nm i 695 nm (encara que aquests últims pics corresponen a espectres amb el pic situat per sobre del límit de l'espectre visible dels lacèrtids, i.e. > 700 nm). Els pics secundaris es troben tots situats en l'espectre UV, principalment entre els 350 i els 355 nm; per tant, els pics secundaris es troben esbiaixats cap a longituds d'ona més curta respecte dels pics de les coloracions amb un sol pic UV (test de Student: $t_{80} = 469161$, $P < 0,0001$). Per als valors de $\lambda R_{0,5}$, la distribució és més repartida (Figura 4.11B); hi ha un conjunt d'espectres que presenten el seu valor mitjà de reflectància en l'espectre UV que corresponen als blancs que s'estenen per part de l'UV (i.e. els veritables blancs dels lacèrtids, UV-b), i una franja de longituds d'ona entre els 500 nm i quasi els 600 nm que correspon a totes aquelles coloracions amb el pic situat a longituds d'ona llarga, en què la reflectància disminueix cap a les longituds d'ona curta (i.e. M, G, T, b), que es diferencien justament en la reflectància a longituds d'ona mitjanes (per això la distribució dels valors de $\lambda R_{0,5}$ en aquest rang és molt més repartida).

Per tant, aquestes dues variables expliquen molt bé les categories de coloració proposades a l'apartat anterior i permeten d'explicar la quasi totalitat de la variabilitat en la coloració dels lacèrtids de la nostra mostra.

4.3.4 Dicromatisme sexual

A la Taula 4.2, es resumeixen els valors per a les variables de coloració emprades, separats per espècies i també per sexes, i s'inclou l'anàlisi del dicromatisme sexual per a cada variable i cada espècie. No s'aprecia cap patró consistent en el dicromatisme sexual per a aquestes variables, encara que en conjunt sembla que les espècies de la tribu Eremiadini són menys dicromàtiques sexualment. Hi ha espècies que apareixen

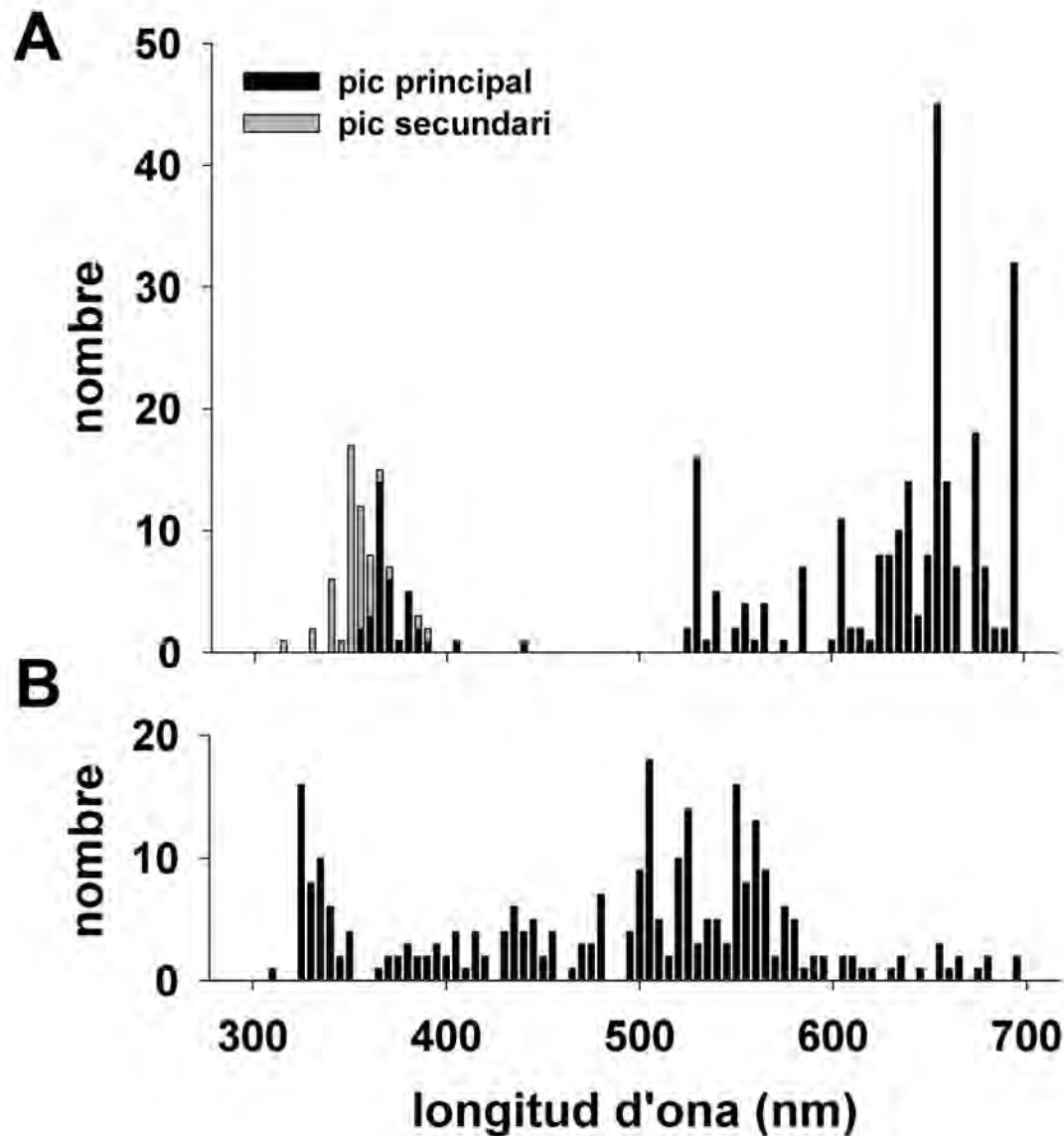


Figura 4.11. (A) Distribució dels pics de reflectància de 277 taques de color de lacèrtids (mascles i femelles), amb els pics principals i els secundaris per separat. (B) $\lambda R_{0,5}$ de les mateixes 277 taques de color. Per tal de no sobreestimar les coloracions ventrals i dorsals, no s'hi representen les mesures per a la pota posterior dreta i per a la cua.

Taula 4.2. Valors obtinguts per a les variables de coloració de les mesures de les OVS, el ventre i el dors de les espècies estudiades. Quan les coloracions mesurades no estan presents en alguna espècie o en algun dels dos sexes s'indica amb un guió. Si tot i no existir la coloració, n'existeix una d'espectralment equivalent, les cel·les corresponents es presenten en gris clar (e.g. els ocells UV-blau de *Psammodromus algirus*). Quan la coloració present no és comparable amb la resta per tractar-se d'una coloració corresponent a altres categories de color (e.g. coloracions ventrals amb un pic secundari en l'UV), les cel·les corresponents es presenten en gris fosc. En aquest darrer cas, per a les OVS els valors de $\lambda_{m\grave{a}x}$ representen la localització del màxim de reflectància del pic secundari i per al ventre representen la del pic principal. Per tal d'evitar confusions, a les coloracions amb dos pics de reflectància s'han obviat els valors corresponents a aquelles variables que impliquen una interpretació diferent de la de les coloracions amb un sol pic (e.g. $\lambda_{0,5}$ o MC en les coloracions ventrals amb un pic secundari en l'UV no són comparables amb les de la resta de coloracions ventrals amb un sol pic de reflectància situat a longituds d'ona llarga). Els estadístics fan referència a les comparacions intersexuals dins de cada espècie. En aquells casos en què la manca de valors impedeix fer-ne l'anàlisi, s'indica el dicromatisme (D) causat per la presència de categories de color diferents o la manca d'aquest (ND) perquè les coloracions presents en els dos sexes són equivalents. Els resultats significatius per a les comparacions entre els sexes s'indiquen en negreta. El nivell de significació s'indica amb asteriscs: * = $P < 0,05$; ** = $P < 0,01$; *** = $P < 0,001$. Baix de cada secció corresponent a una coloració es comptabilitza el total de tàxons sexualment dicromàtics per cada variable. *Psa* = *Psammodromus algirus*; *Psh* = *P. hispanicus*; *Gg* = *Gallotia galloti*; *Ga* = *G. atlantica*; *Ic* = *Iberolacerta cyreni*; *Ia* = *I. aurelioi*; *Im* = *I. monticola*; *Sp* = *Scelarcis perspicillata chabanaudi*; *PvA* = *Podarcis vaucheri* d'Andalusia; *PvT* = *P. vaucheri* de Jbel Tazzeka; *PJS* = *Podarcis* de Jbel Siroua; *PV* = *Podarcis* de València; *Ph2* = *P. hispanica* tipus 2; *Pc* = *P. carbonelli*; *Pb* = *P. bocagei*; *Ph1* = *P. hispanica* tipus 1; *Pli* = *P. liolepis*; *Pt* = *P. taurica*; *Pme* = *P. melisellensis*; *Pp* = *P. peloponnesiaca*; *Ps* = *P. sicula*; *Pmu* = *P. muralis*; *Plk* = *P. lilfordi kuligae*; *Plg* = *P. lilfordi giglioli*; *Ppp* = *P. pityusensis pityusensis*; *Ppf* = *P. pityusensis formenterae*; *Amr* = *Algyroides marchi*; *Zootoca vivipara* = *Zv*; *Tl* = *Timon lepidus*; *Tt* = *T. tangitanus*; *La* = *Lacerta agilis*; *Ls* = *L. schreiberi*; *Lb* = *L. bilineata*; *Ts* = *Takydromus sexlineatus*; *Aan* = *Atlantolacerta andreanszkyi*; *Aau* = *Acanthodactylus aureus*; *Abo* = *A. boskianus*; *Abu* = *A. busacki*; *Ad* = *A. dumerili*; *Ae* = *A. erythrurus*; *Ali* = *A. lineomaculatus*; *Alo* = *A. longipes*; *Amc* = *A. maculatus*.

	OVS					
	$\lambda_{m\grave{a}x}$ (nm)		C_{UV}		$Qt \times 10^{-2}$	
<i>Psa</i>	361±1 378±6	Z = -2,33 *	0,33±0,01 0,26±0,03	F_{1,18} = 11,73 **	204±14 211±39	F _{1,18} = 0,03
<i>Psh</i>	372±5 -	D	0,22±0,01 -	D	391 ±20 -	D
<i>Gg</i>	378±4 367±2	Z = -2,20 *	0,34±0,01 0,33±0,01	F _{1,18} = 0,50	337±42 251±33	F _{1,18} = 2,66
<i>Ga</i>	357±0 346±5	Z = -1,63	0,25±0,02 0,22±0,01	Z = -0,78	158±73 182±65	Z = 0,00
<i>Ic</i>	388 -	D	0,25 -	D	250 -	D
<i>Ia</i>	361±4 375±6	F _{1,13} = 3,55	0,12±0,01 0,15±0,01	F_{1,13} = 15,72 ***	321±16 359±24	F _{1,13} = 1,81
<i>Im</i>	394±6 -	D	0,28±0,02 -	D	229±24 -	D
<i>Sp</i>	-	ND	-	ND	-	ND
<i>PvA</i>	364±3 -	D	0,30±0,02 -	D	264±10 -	D

Els colors dels lacèrtids

<i>PvT</i>	370±2	D	0,29±0,01	D	268±21	D
<i>PJS</i>	377±3	D	0,26±0,01	D	327±14	D
<i>PV</i>	368±2	D	0,27±0,01	D	450±23	D
<i>Ph2</i>	361±2	D	0,30±0,01	D	280±16	D
<i>Pc</i>	367±1	D	0,30±0,01	D	425±42	D
<i>Pb</i>	-	ND	-	ND	-	ND
<i>Ph1</i>	383±5	D	0,26±0,01	D	475±41	D
<i>Pli</i>	370±4	D	0,24±0,01	D	361±40	D
<i>Pt</i>	372±1 383	Z = -1,58	0,23±0,01 0,47	Z = -0,71	535±28 379	Z = -1,41
<i>Pme</i>	363±3	D	0,28±0,02	D	279±44	D
<i>Pp</i>	373±1	D	0,26±0,01	D	502±10	D
<i>Ps</i>	369±2 370±9	Z = -0,15	0,30±0,02 0,26±0,01	$F_{1,5} = 4,13$	359±34 404±68	$F_{1,5} = 0,44$
<i>Pmu</i>	367±1 373±3	Z = -1,39	0,31±0,01 0,25±0,01	$F_{1,35} = 22,90$ ***	295±14 264±13	$F_{1,35} = 2,16$
<i>Plk</i>	362±2 363±2	$F_{1,45} = 0,28$	0,46±0,01 0,44±0,01	$F_{1,45} = 1,08$	228±9 203±13	$F_{1,45} = 2,37$
<i>Plg</i>	366±2 363±2	$F_{1,39} = 2,13$	0,40±0,01 0,40±0,01	$F_{1,39} = 0,82$	265±13 209±14	$F_{1,39} = 8,21$ **
<i>Ppp</i>	367±1 367±2	$F_{1,37} = 0,16$	0,32±0,01 0,27±0,01	$F_{1,37} = 17,54$ ***	304±14 303±13	$F_{1,37} = 0,01$
<i>Ppf</i>	370±2 367±2	$F_{1,38} = 2,64$	0,33±0,01 0,30±0,01	$F_{1,38} = 6,22$ **	316±11 269±9	$F_{1,38} = 10,48$ **
<i>Amr</i>	337±1 341±1	$F_{1,9} = 0,06$	0,12±0,02 0,13±0,01	Z = -0,24	202±2 234±57	$F_{1,9} = 1,09$
<i>Zv</i>	-	ND	-	ND	-	ND
<i>Tl</i>	384±2 407±8	Z = -2,65 **	0,22±0,01 0,21±0,01	$F_{1,17} = 0,13$	394±44 378±20	Z = -0,25
<i>Tt</i>	383±1 394±6	Z = -1,55	0,27±0,03 0,29±0,02	Z = -0,78	248±45 268±13	Z = 0,00
<i>La</i>	352±1	D	0,18±0,01	D	270±13	D
<i>Ls</i>	352±1 387±0	$F_{1,15} = 1767$ ***	0,15±0,01 0,14±0,02	$F_{1,15} = 0,18$	363±18 334±3	$F_{1,15} = 0,34$
<i>Lb</i>	360±7 343±6	$F_{1,3} = 3,43$	0,14±0,01 0,09±0,01	$F_{1,3} = 35,12$ **	213±20 205±22	$F_{1,3} = 0,06$

Els colors dels lacèrtids

<i>Ts</i>	-	ND	-	ND	-	ND
<i>Aan</i>	-	ND	-	ND	-	ND
<i>Aau</i>	-	ND	-	ND	-	ND
<i>Abo</i>	-	ND	-	ND	-	ND
<i>Abu</i>	369±1	D	0,13±0,01	D	495±41	D
<i>Ad</i>	-	ND	-	ND	-	ND
<i>Ae</i>	360±1	D	0,15±0,00	D	572±18	D
<i>Ali</i>	354±3	D	0,17±0,01	D	483±35	D
<i>Alo</i>	-	ND	-	ND	-	ND
<i>Amc</i>	-	ND	-	ND	-	ND
total		21		22		19

ventre								
	$\lambda_{\text{màx}} \text{ (nm)}$		$\lambda_{0,5} \text{ (nm)}$		MC		$Qt \times 10^{-2}$	
<i>Psa</i>	626±8 627±7	$F_{1,23} = 0,00$	452±12 443±15	$F_{1,23} = 0,18$	0,50±0,01 0,50±0,00	$F_{1,23} = 0,00$	605±16 601±29	v
<i>Psh</i>	648±4 661±4	$F_{1,22} = 3,92$	402±18 420±27	$F_{1,22} = 0,34$	0,48±0,00 0,48±0,00	$F_{1,22} = 0,00$	691±20 681±32	$F_{1,22} = 0,07$
<i>Gg</i>	673±7 681±4	$F_{1,18} = 0,98$	496±24 471±11	Z = -0,89	0,47±0,01 0,50±0,00	$F_{1,18} = 6,50$ *	299±23 369±37	$F_{1,18} = 2,05$
<i>Ga</i>	658±1 670±10	Z = -1,55	401±63 336±2	Z = -1,55	0,47±0,00 0,49±0,01	Z = -1,55	491±03 725±04	Z = -1,55
<i>Ic</i>	599±9 671±8	$F_{1,7} = 33,60$ ***	467±14 489±16	$F_{1,7} = 1,05$	0,56±0,02 0,49±0,01	$F_{1,7} = 10,04$ *	320±12 354±63	Z = 0,00
<i>Ia</i>	604±3 624±7	Z = -2,32 *	-	-	-	-	407±27 493±26	$F_{1,13} = 5,15$ *
<i>Im</i>	608±10 619±8	$F_{1,6} = 0,69$	-	-	-	-	585±70 622±38	$F_{1,6} = 0,66$
<i>Sp</i>	636±7 649±15	$F_{1,8} = 0,81$	430±1 458±33	Z = -1,28	0,53±0,01 0,50±0,01	$F_{1,8} = 4,27$	529±26 450±65	$F_{1,8} = 0,24$
<i>PvA</i>	621±7 621±10	$F_{1,22} = 0,00$	481±13 449±16	$F_{1,22} = 2,29$	0,52±0,00 0,52±0,01	$F_{1,22} = 0,01$	320±19 365±19	$F_{1,22} = 2,65$
<i>PvT</i>	655±7 663±4	$F_{1,29} = 0,84$	551±5 476±10	Z = -3,62 ***	0,43±0,00 0,49±0,01	$F_{1,29} = 58,02$ ***	368±33 459±16	$F_{1,29} = 6,62$ *
<i>PJS</i>	650±9 645±6	$F_{1,26} = 0,25$	428±13 423±15	$F_{1,26} = 0,07$	0,50±0,00 0,49±0,01	$F_{1,26} = 0,44$	426±34 453±20	$F_{1,26} = 0,52$
<i>PV</i>	665±2 671±3	$F_{1,128} = 2,21$	446±8 427±11	$F_{1,128} = 2,05$	0,49±0,00 0,48±0,01	$F_{1,128} = 0,10$	553±13 556±18	$F_{1,128} = 0,03$

Els colors dels lacèrtids

<i>Ph2</i>	657±4 680±7	$F_{1,19} = 9,73$ **	531±16 445±36	$Z = -2,46$ *	0,44±0,01 0,46±0,00	$F_{1,19} = 3,62$	356±20 413±23	$F_{1,19} = 2,92$
<i>Pc</i>	676±4 663±5	$Z_{1,18} = 5,23$ *	411±21 366±18	$Z_{1,18} = 2,64$	0,50±0,00 0,49±0,01	$Z_{1,18} = 0,27$	578±45 495±38	$Z_{1,18} = 1,96$
<i>Pb</i>	634±7 621±28	$F_{1,44} = 0,24$	527±6 523±2	$Z = -1,49$	0,44±0,00 0,46±0,01	$Z = -1,95$	366±18 453±25	$F_{1,44} = 8,09$ **
<i>Ph1</i>	649±3 662±5	$F_{1,45} = 5,69$ *	377±18 370±15	$F_{1,45} = 0,82$	0,48±0,00 0,49±0,01	$Z = -0,45$	491±20 479±15	$Z = -0,15$
<i>Pli</i>	647±5 637±10	$F_{1,11} = 0,92$	471±12 512±7	$F_{1,11} = 6,67$ *	0,51±0,01 0,49±0,01	$F_{1,11} = 2,14$	550±26 571±28	$F_{1,11} = 0,25$
<i>Pt</i>	638±6 658	$Z = -1,41$	528±10 450	$Z = -1,41$	0,47±0,01 0,50	$Z = -0,71$	535±61 552	$Z = -0,71$
<i>Pme</i>	649±3 650±6	$Z = -0,10$	557±3 508±11	$Z = -3,82$ ***	0,41±0,01 0,48±0,01	$F_{1,30} = 33,69$ ***	350±17 484±23	$F_{1,30} = 23,24$ ***
<i>Pp</i>	663±6 652±36	$Z = 0,00$	492±84 364±27	$F_{1,3} = 1,34$	0,50±0,01 0,51±0,02	$F_{1,3} = 0,36$	461±104 674±72	$F_{1,3} = 2,13$
<i>Ps</i>	658±9 635±24	$F_{1,6} = 1,31$	399±17 422±55	$F_{1,6} = 0,24$	0,50±0,01 0,51±0,02	$F_{1,6} = 0,26$	543±35 589±73	$F_{1,6} = 0,43$
<i>Pmu</i>	667±4 651±8	$F_{1,19} = 3,35$	536±19 526±16	$F_{1,19} = 0,15$	0,44±0,01 0,46±0,00	$F_{1,19} = 6,38$ *	401±28 461±29	$F_{1,19} = 2,19$
<i>Plk</i>	394±6 397±3	$F_{1,36} = 0,18$	- -	- -	- -	- -	291±16 284±21	$F_{1,36} = 0,07$
<i>Plg</i>	658±4 661±4	$F_{1,32} = 0,31$	556±2 557±3	$F_{1,32} = 0,05$	0,43±0,00 0,44±0,00	$F_{1,32} = 0,30$	319±19 334±16	$F_{1,32} = 0,38$
<i>Ppp</i>	628±4 633±6	$F_{1,40} = 0,47$	465±5 454	$Z = -0,57$	0,53±0,00 0,52±0,01	$F_{1,40} = 0,52$	445±15 477±22	$F_{1,40} = 1,56$
<i>Ppf</i>	587±7 583±9	$F_{1,38} = 0,27$	434±2 420±4	$Z = -2,87$ **	0,59±0,00 0,57±0,00	$F_{1,38} = 2,70$	486±12 524±123	$F_{1,38} = 4,52$ *
<i>Amr</i>	630±4 606±1	$Z = -2,13$ *	- -	- -	- -	- -	372±127 413±20	$F_{1,9} = 1,18$
<i>Zv</i>	625±9 662±7	$F_{1,7} = 7,41$ *	471±52 536±13	$F_{1,7} = 3,70$	0,49±0,01 0,46±0,00	$F_{1,7} = 6,96$ *	476±14 409±27	$F_{1,7} = 1,60$
<i>Tl</i>	647±6 655±5	$F_{1,26} = 0,80$	443±5 445±6	$F_{1,26} = 0,10$	0,54±0,00 0,52±0,00	$F_{1,26} = 3,50$	540±24 537±29	$F_{1,26} = 0,00$
<i>Tt</i>	624±36 620±53	$Z = 0,00$	413±16 458±5	$Z = -1,55$	0,54±0,01 0,56±0,06	$Z = 0,00$	569±64 554±84	$Z = 0,00$
<i>La</i>	540±6 674±7	D	- 381±12	D	- 0,50±0,01	D	351±25 465±13	D
<i>Ls</i>	660±5 670	$F_{1,15} = 0,55$	- -	- -	- -	- -	415±13 406±11	$F_{1,15} = 0,05$
<i>Lb</i>	568±1 576±6	$F_{1,3} = 1,02$	- -	- -	- -	- -	354±22 389±15	$F_{1,3} = 1,88$
<i>Ts</i>	700 698±1	$Z = -0,94$	410 422±12	$Z = -0,45$	0,49 0,52±0,01	$Z = -1,34$	525 449±40	$Z = -1,34$
<i>Aan</i>	652±5 661±4	$F_{1,10} = 1,84$	475±17 483±37	$F_{1,10} = 0,05$	0,49±0,01 0,47±0,00	$F_{1,10} = 3,54$	447±40 416±57	$F_{1,10} = 0,20$
<i>Aau</i>	667±10 681±9	$F_{1,5} = 0,91$	347±1 347±5	$F_{1,5} = 0,01$	0,51±0,00 0,51±0,00	$F_{1,5} = 0,06$	706±12 728±50	$F_{1,5} = 0,09$

Els colors dels lacèrtids

<i>Abo</i>	632±2 641±18	$Z = -0,71$	355±9 357±13	$F_{1,6} = 0,02$	0,53±0,01 0,53±0,00	$F_{1,6} = 0,01$	720±61 693±81	$F_{1,6} = 0,07$
<i>Abu</i>	670±4 686	$Z = -1,46$	431±9 376	$Z = -1,49$	0,50±0,00 0,51	$Z = -1,46$	635±56 768	$Z = -0,88$
<i>Ad</i>	659±10 654±26	$F_{1,6} = 0,05$	337±1 335±2	$F_{1,6} = 0,01$	0,53±0,00 0,53±0,01	$F_{1,6} = 0,05$	752±76 770±20	$Z = 0,00$
<i>Ae</i>	659±4 663±5	$F_{1,26} = 0,30$	340±1 338±1	$F_{1,26} = 2,31$	0,51±0,00 0,51±0,00	$F_{1,26} = 0,53$	779±19 706±34	$F_{1,26} = 4,04$
<i>Ali</i>	648±7 624±17	$F_{1,10} = 2,54$	355±8 354±12	$F_{1,10} = 0,01$	0,52±0,00 0,52±0,01	$F_{1,10} = 0,20$	733±22 683±60	$F_{1,10} = 1,05$
<i>Alo</i>	676±20 647±14	$Z = -0,78$	341±2 335±1	$Z = -1,55$	0,52±0,01 0,54±0,00	$Z = -1,55$	774±131 693±22	$Z = 0,00$
<i>Amc</i>	698 698	-	380 343	-	0,52 0,51	-	625 591	-
total	8		6			7		7
dors								
	λmàx (nm)		C		Qt x 10⁻²			
<i>Psa</i>	666±4 660±7	$F_{1,22} = 0,47$	0,30±0,01 0,28±0,03	$F_{1,22} = 0,53$	104±6 127±12	$F_{1,22} = 3,47$		
<i>Psh</i>	669±4 673±6	$F_{1,22} = 0,32$	0,31±0,02 0,33±0,02	$F_{1,22} = 0,26$	101±5 98±6	$F_{1,22} = 0,14$		
<i>Gg</i>	651±11 668±5	$F_{1,19} = 2,33$	0,26±0,02 0,35±0,02	$F_{1,19} = 15,70$ ***	103±16 99±7	$F_{1,19} = 0,08$		
<i>Ga</i>	679±21 690±10	$Z = -0,41$	0,34±0,07 0,30±0,05	$Z = -0,78$	102±2 141±19	$Z = -1,55$		
<i>lc</i>	652±9 699±1	$Z = -2,14$	0,28±0,03 0,29±0,03	$F_{1,5} = 0,46$	87±10 67±13	$F_{1,5} = 1,42$		
<i>la</i>	614±1 621±6	$Z = -0,96$	0,21±0,01 0,25±0,02	$F_{1,12} = 3,78$	80±3 95±7	$Z = -1,47$		
<i>lm</i>	651±5 653±8	$F_{1,6} = 0,02$	0,29±0,03 0,27±0,03	$F_{1,6} = 0,30$	78±5 134±43	$F_{1,6} = 1,70$		
<i>Sp</i>	667±11 649±8	$Z = -0,61$	0,15±0,02 0,27±0,04	$F_{1,9} = 12,70$ **	53±7 47±8	$F_{1,9} = 0,51$		
<i>PvA</i>	633±7 640±5	$F_{1,22} = 0,65$	0,35±0,01 0,35±0,01	$F_{1,22} = 0,00$	103±5 96±4	$F_{1,22} = 1,20$		
<i>PvT</i>	576±6 630±4	$F_{1,45} = 54,38$ ***	0,35±0,01 0,31±0,01	$F_{1,45} = 6,47$ *	106±5 103±6	$F_{1,45} = 0,19$		
<i>PJS</i>	658±3 651±4	$F_{1,28} = 1,96$	0,35±0,01 0,31±0,01	$F_{1,28} = 0,80$	94±5 102±6	$F_{1,28} = 4,03$		
<i>PV</i>	666±2 677±3	$F_{1,126} = 10,67$ ***	0,47±0,05 0,42±0,02	$F_{1,126} = 0,47$	149±5 135±6	$F_{1,126} = 2,54$		
<i>Ph2</i>	641±4 648±7	$F_{1,13} = 0,75$	0,30±0,01 0,26±0,01	$F_{1,13} = 5,97$ *	61±5 53±4	$F_{1,13} = 1,42$		
<i>Pc</i>	659±6 690±3	$F_{1,17} = 20,33$ ***	0,36±0,02 0,42±0,09	$Z = -0,98$	162±12 130±12	$F_{1,17} = 3,19$		
<i>Pb</i>	565±24 658±3	$F_{1,43} = 11,96$ ***	0,37±0,01 0,27±0,02	$F_{1,43} = 22,70$ ***	136±9 112±8	$F_{1,43} = 3,74$		

Els colors dels lacèrtids

Ph1	638±6 647±5	$F_{1,45} = 1,78$	0,21±0,02 0,23±0,02	$F_{1,45} = 0,50$	110±6 96±8	$F_{1,45} = 1,93$
Pli	677±6 680±7	$F_{1,13} = 0,10$	0,36±0,02 0,40±0,02	$F_{1,13} = 1,26$	123±15 90±23	$F_{1,13} = 1,59$
Pt	548±4 556	$Z = -0,71$	0,42±0,05 0,44	$Z = 0,00$	144±13 111	$Z = -1,41$
Pme	570±6 594±6	$F_{1,33} = 6,47$ *	0,31±0,01 0,32±0,01	$F_{1,33} = 0,66$	51±2 53±3	$F_{1,33} = 0,48$
Pp	641±3 663±8	$F_{1,3} = 9,01$	0,29±0,01 0,23±0,01	$F_{1,3} = 27,17$ *	137±14 138±36	$F_{1,3} = 0,00$
Ps	565±12 564±23	$F_{1,5} = 3,14$	0,32±0,03 0,27±0,05	$F_{1,5} = 0,00$	87±53 104±6	$F_{1,5} = 0,66$
Pmu	645±4 647±5	$F_{1,44} = 0,03$	0,26±0,01 0,26±0,01	$F_{1,44} = 0,02$	78±4 77±5	$F_{1,44} = 0,02$
Plk	666±7 679±4	$F_{1,27} = 2,84$	0,26±0,01 0,21±0,03	$F_{1,27} = 3,63$	62±3 62±4	$F_{1,27} = 0,01$
Plg	668±4 678±3	$F_{1,37} = 4,16$ *	0,21±0,01 0,21±0,01	$F_{1,37} = 0,02$	62±4 73±3	$F_{1,37} = -1,94$
Ppp	542±3 556±4	$F_{1,40} = 8,94$ **	0,35±0,01 0,33±0,01	$F_{1,40} = 1,37$	88±5 91±4	$F_{1,40} = 0,11$
Ppf	530±2 538±4	$Z = -1,94$	0,29±0,01 0,26±0,01	$F_{1,38} = 2,63$	70±3 73±4	$F_{1,38} = 0,51$
Amr	640±2 618±1	$F_{1,9} = 18,52$ **	0,24±0,01 0,21±0,02	$F_{1,9} = 1,04$	79±7 52±18	$F_{1,9} = 2,73$
Zv	649±15 655±5	$F_{1,7} = 0,27$	0,27±0,02 0,28±0,01	$F_{1,7} = 0,29$	106±17 100±5	$F_{1,7} = 0,21$
Tl	594±4 601±7	$F_{1,20} = 0,74$	0,41±0,01 0,37±0,01	$F_{1,20} = 4,33$	136±10 131±16	$F_{1,20} = 0,78$
Tt	595±12 557±32	$Z = -0,78$	0,40±0,05 0,43±0,02	$Z = 0,00$	148±3 145±6	$Z = 0,00$
La	693±2 699±1	$Z = -2,51$ *	0,37±0,01 0,36±0,02	$F_{1,26} = 0,92$	93±11 79±2	$F_{1,26} = 0,32$
Ls	559±6 580±3	$F_{1,15} = 1,67$	0,45±0,02 0,38±0,00	$F_{1,15} = 2,52$	115±8 98±18	$F_{1,15} = 0,53$
Lb	551±8 540±9	$F_{1,3} = 0,80$	0,51±0,04 0,40±0,02	$Z = 0,00$	115±36 89±4	$F_{1,3} = 9,35$
Ts	700 698±2	$Z = -0,94$	0,36 0,33±0,01	$Z = -1,34$	59 58±8	$Z = -0,45$
Aan	661±5 658±5	$F_{1,10} = 0,19$	0,36±0,03 0,33±0,03	$F_{1,10} = 0,51$	95±11 101±17	$F_{1,10} = 0,10$
Aau	696±0 693±5	$F_{1,5} = 0,15$	0,40±0,01 0,40±0,01	$F_{1,5} = 0,01$	124±22 179±10	$F_{1,5} = 7,09$
Abo	684±10 699±0	$Z = 0,00$	0,41±0,03 0,40±0,03	$F_{1,6} = 0,83$	174±12 132±13	$F_{1,6} = 0,07$
Abu	696±1 696	$Z = -0,95$	0,44±0,02 0,44	$Z = -0,88$	139±9 177	$Z = -1,46$
Ad	692±4 690±6	$F_{1,6} = 0,11$	0,50±0,01 0,49±0,01	$F_{1,6} = 0,84$	198±16 200±13	$F_{1,6} = 0,01$

Els colors dels lacèrtids

Ae	698±1 700±0	$F_{1,26} = 1,03$	0,33±0,01 0,30±0,02	$F_{1,26} = 1,69$	58±14 193±24	$F_{1,26} = 0,01$
Ali	649±5 696±4	$F_{1,10} = 0,04$	0,40±0,02 0,40±0,05	$F_{1,10} = 0,00$	136±12 214±31	$F_{1,10} = 8,08$ *
Alo	696±0 697±0	$Z = -1,23$	0,49±0,03 0,48±0,03	$Z = -0,78$	167±14 183±29	$Z = -0,78$
Amc	700 698	-	0,41 0,42	-	179 122	-
total		9		6		1

com a dicromàtiques per a unes i/o altres variables, per la presència d'unes o altres coloracions (e.g. presència d'OVS UV-blau en els mascles, però no en les femelles de moltes espècies de *Podarcis*; vegeu també la Taula 4.1) o, fins i tot, hi ha espècies que hem de considerar no dicromàtiques sexualment, si més no per als caràcters considerats (vegeu també el Capítol 7). Com ja hem fet notar abans, la reduïda grandària mostral per a part de les espècies de la nostra mostra suposa que alguns dels resultats hagen de valorar-se amb compte i, en aquests casos, els resultats podrien distar del dicromatisme sexual real. De totes maneres, podem concloure que la major part de coloracions sexualment dicromàtiques impliquen les OVS UV-b i en menor mesura les coloracions ventrals.

4.3.5 Evolució dels caràcters de color

Les Figures 4.12 i 4.13 mostren la reconstrucció històrica d'algunes de les variables quantitatives que descriuen els caràcters del color analitzats. Les reconstruccions suggereixen que els lacèrtids actuals provenen d'un ancestre comú amb valors intermedis per a quasi totes les seues variables, excepte per a les variables de la tonalitat. Els valors de la intensitat del ventre i el dors tendeixen a incrementar-se, especialment en els Eremiadini, mentre que en la resta de grups els canvis respecte a l'ancestre són menors. Com que és en els Lacertini que es concentren les coloracions G i T, el cromà (calculat com a $\lambda R_{0,5}$) d'aquestes espècies tendeix a ser major en general. Els grans canvis en la tonalitat (mesurada com a H) es donen només en algunes branques, la majoria terminals, que corresponen a les espècies que adopten coloracions poc comunes (e.g. UV-G o UV-V en el ventre; V en el dors). La majoria de les variables de la coloració dels lacèrtids estudiades són làbils i mostren molt poc senyal filogenètic (Taula 4.3).

La Taula 4.4 mostra els resultats de les correlacions entre variables quantitatives del color. Hi ha un alt grau de correlació entre les coloracions dels dos sexes (totes les variables de les coloracions compartides donen lloc a correlacions altament significatives). En pocs casos, les variables de les diferents coloracions dels mascles correlacionen entre elles. En canvi, les coloracions ventrals i dorsals de les femelles sí que estan correlacionades en quasi totes les seues variables.

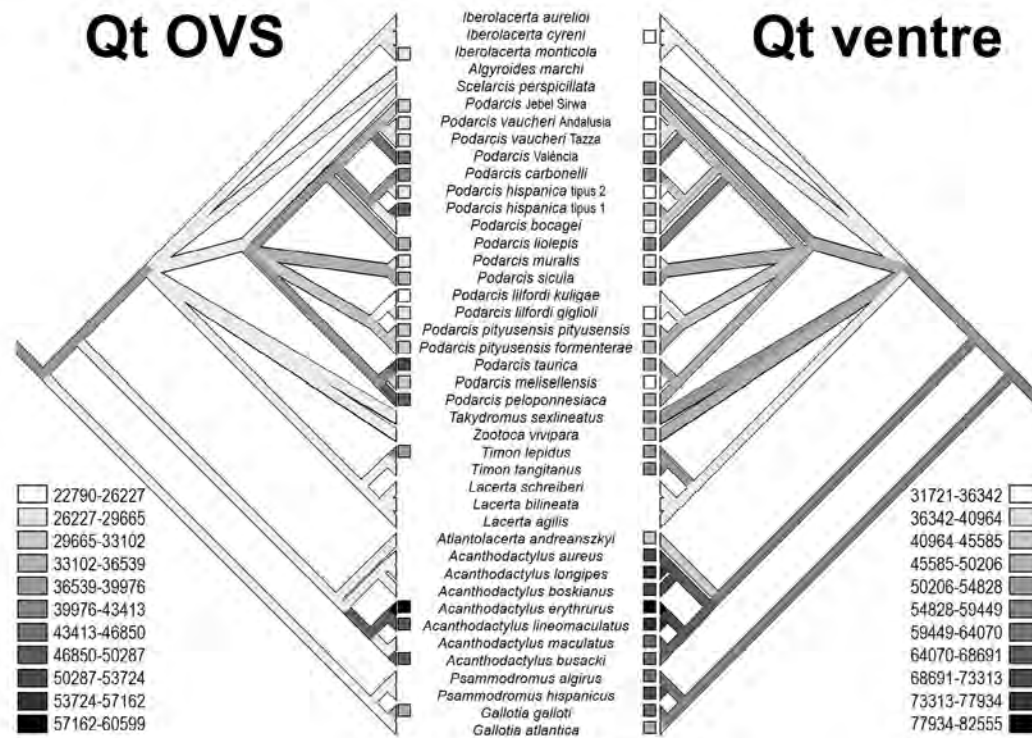


Figura 4.12. Reconstrucció dels valors de Qt de les OVS UV-blau i de les coloracions del ventre amb un únic pic de longitud d'ona llarga dels mascles de les espècies de lacèrtids incloses a la nostra hipòtesi filogenètica. Els extrems de les branques terminals que no estan acompanyats d'un requadre corresponen als tàxons als que manquen les OVS UV-blau o que presenten altres tipus de coloració ventral (i.e. amb un pic secundari en l'espectre UV o amb un únic pic en l'UV com a *Podarcis lilfordi kuligae*).

A la Figura 4.14, es representa la reconstrucció històrica de les categories de color amb presència d'un pic UV (i.e. UV-B, UV-V, UV-G) per a mascles i femelles, i a la Figura 4.15 la reconstrucció de les categories de color amb un únic pic situat en longituds d'ona llarga (i.e. UV-b, b, G, T).

4.4 Discussió

Encara que al Capítol 7 és on analitzarem en profunditat l'acció de les principals forces selectives que afecten l'evolució de les coloracions dels lacèrtids, la classificació feta ací ens permet de fer una valoració objectiva de la seua variabilitat i subratllar quins són els processos que subjauen a aquesta variabilitat. Com ja hem repetit en diverses ocasions, la variabilitat entre les coloracions dels animals està imposada pel fet que cada espècie (o fins i tot cada població o cada sexe) respon a un conjunt de pressions selectives particulars, al llarg d'una història evolutiva determinada. L'estudi de la

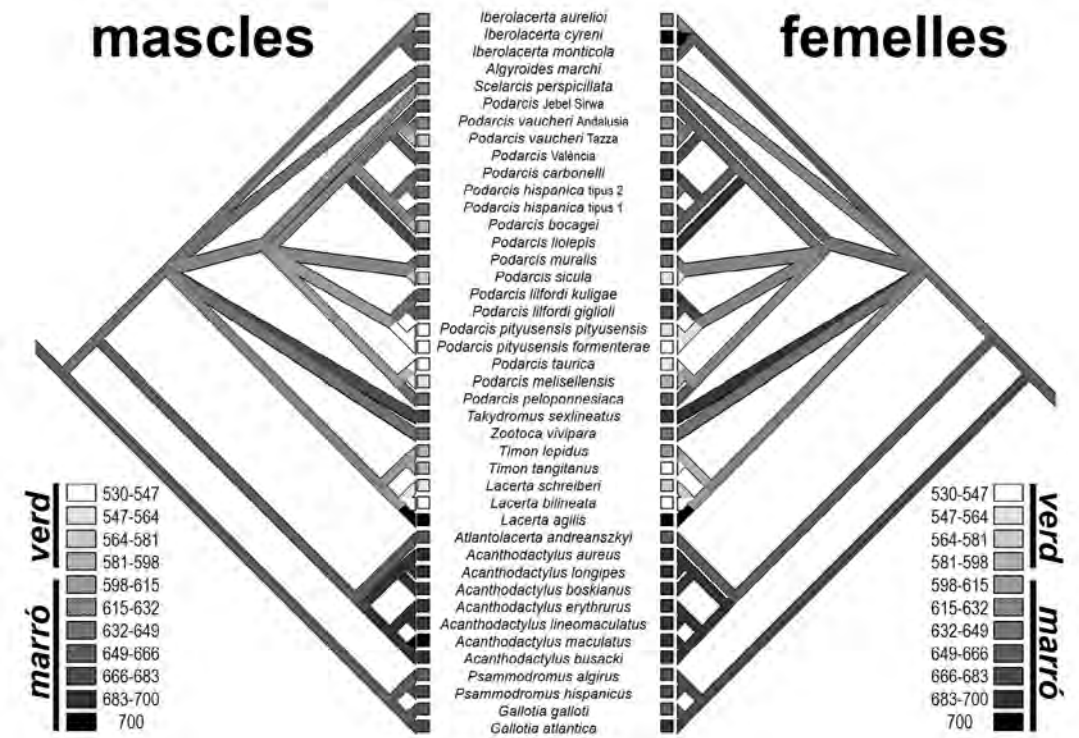


Figura 4.13. Reconstrucció dels valors de λ_{\max} del dors dels mascles i de les femelles de les espècies de lacèrtids incloses a la nostra hipòtesi filogenètica. Valors de λ_{\max} per sota dels 587,69 nm van associats a coloracions que nosaltres percebem com a *verdes*, per sobre dels 604,87 nm observem les coloracions com a *marrons*.

diversitat de les coloracions que trobem en els lacèrtids podrà ajudar-nos a determinar quins tipus de pressions les han dissenyades.

4.4.1 Categorització dels colors dels lacèrtids

La classificació objectiva de les coloracions dels lacèrtids revela una complexitat major del que hauríem pogut esperar fins ara. Això es deu principalment al fet de considerar l'espectre visible dels lacèrtids per compte de l'humà. Així, la variabilitat en la reflectància en l'espectre UV implica pràcticament duplicar el nombre de categories de color que hem de considerar, ja que hem trobat diverses coloracions amb pics secundaris en l'UV o, si més no, una reflectància UV important. Fins ara, aquestes coloracions les hauríem classificades conjuntament amb d'altres, percebudes com a semblants per a l'ull humà, però sense reflectància en l'UV. Per exemple, les categories V i UV-V a ull nu les classificaríem com a *verd*, les categories G i UV-G com a *groc*, i les categories b i UV-b, com a *blanc*. A més, la diversitat de *blaus* que hem descobert, els quals inclouen coloracions potencialment iridescents (vegeu la Caixa 2 i el Capítol 5), incrementen la variabilitat de les coloracions dels lacèrtids.

Taula 4.3. Estadístics que expliquen el senyal filogenètic per a les variables de les principals coloracions dels lacèrtids. Per a l'evolució de les OVS UV-blau només s'han considerat els mascles. Els *P*-valors són la probabilitat de produir per atzar un valor de MSE igual o menor que l'observat, basat en 1000 permutes en PHYSIG (Blomberg *et al.*, 2003). En negreta els estadístics de les variables amb senyal filogenètic estadísticament significatiu.

	variable	sexe	<i>K</i>	MSE observat	<i>P</i> -valor	<i>N</i>	
dors	λmàx	m	0,591	0,841	0,197	42	
		f	0,584	0,831	0,199	42	
	H	m	0,581	0,827	0,180	42	
		f	0,601	0,856	0,207	42	
	C	m	0,587	0,835	0,200	42	
		f	0,581	0,827	0,161	42	
	Qt	m	0,588	0,837	0,164	42	
		f	0,787	1,120	0,001	42	
	ventre	λmàx	m	0,726	1,012	0,025	35
			f	0,398	0,556	0,791	36
λ _{0,5}		m	0,519	0,729	0,400	35	
		f	0,624	0,870	0,139	36	
H		m	0,679	0,954	0,065	35	
		f	0,615	0,858	0,165	36	
MC		m	0,676	0,938	0,076	35	
		f	0,590	0,824	0,225	36	
Qt		m	0,804	1,129	0,003	35	
		f	0,737	1,029	0,013	36	
OVS	λmàx		0,707	1,022	0,072	20	
	H		0,594	0,859	0,220	20	
	C _{UV}		2,350	3,398	<0,00001	20	
	Qt		0,418	0,604	0,590	20	

Les categories que hem fet són semblants a les que s'han descrit en estudis comparats fets amb altres vertebrats amb visió UV i potencialment tetracromàtics, com les aus i els peixos (e.g. Marshall, 2000a; Eaton & Lanyon, 2003; Marshall *et al.*, 2003a; Andersson *et al.*, 2007; Gómez & Théry, 2007). Per exemple, la classificació que fan Marshall i col·laboradors dels colors dels peixos que habiten els esculls hawaïans, descriu dos grans tipus d'espectres equivalents als que hem trobat en els lacèrtids (i que aquests autors fan extensius a aus i flors). Un tipus està constituït pels espectres amb forma d'esglaió (*step-shaped spectra*), que descriuen els grocs i rojos dels peixos, espectralment molt semblants a les nostres categories G o T. L'altre tipus correspon als espectres que dibuixen un pic únic de reflectància (*peak-shaped spectra*) dels verds, blaus, violats i UV dels peixos, molt semblants als nostres V i UV-B. Les coloracions amb un pic

Taula 4.4. Coeficients de correlació (*r*) dels contrastos independents de Felsenstein. Significació després de la correcció de Holm-Bonferroni per a comparacions múltiples *P*-valor: * < 0,05; ** < 0,01; *** < 0,001. Entre parèntesis els graus de llibertat. En les correlacions entre coloracions diferents V = coloració ventral, D = coloració dorsal, croma indica la mesura de croma corresponent a cada coloració (i.e. C_{UV}, MC o C).

ambdós sexes			entre coloracions		
				mascles	femelles
dors	λmàx	0,86*** (32)	OVS x V	λmàx	0,16 (11)
	H	0,82*** (32)		H	0,30 (11)
	C	0,72*** (32)		croma	-0,18 (11)
ventre	Qt	0,60*** (32)	Qt	0,76*** (11)	-
	λmàx	0,78*** (25)	OVS x D	λmàx	-0,11 (13)
	λ _{0,5}	0,87*** (25)		H	0,35 (13)
	H	0,89*** (25)		croma	-0,46* (13)
	MC	0,84*** (25)	Qt	0,78*** (13)	-
	Qt	0,58*** (25)	V x D	λmàx	0,29 (25)
		H		0,20 (25)	0,58*** (26)
		croma		-0,02 (25)	-0,01 (26)
			Qt	0,58*** (25)	0,57*** (26)

secundari en l'UV que acompanya un pic principal de longitud d'ona mitjana o llarga, també són freqüents entre aus i peixos, encara que, a diferència del que hem observat en els lacèrtids, com a mínim en alguns peixos apareixen taques amb un pic secundari, situat entre els 400 i els 500 nm (Marshall, 2000a; Marshall *et al.*, 2003a).

Així, doncs, la inclusió de l'espectre UV és fonamental per a la correcta classificació de les coloracions dels lacèrtids. De no incloure l'UV, estaríem perdent gran part de la informació. De fet, les coloracions amb un pic de reflectància en l'espectre UV estan molt ben representades en els lacèrtids: un 52% dels tàxons estudiats presenten coloracions UV-B (que és la tercera categoria més estesa després de les coloracions M i UV-b), i un 83% dels tàxons presenten coloracions amb un pic de reflectància en l'UV, bé siga únic o secundari (i.e. excloent UV-b). A més a més, les coloracions amb pics secundaris en l'UV són les úniques amb més d'un pic. L'estimulació que provocarà aquest tipus de coloracions afectarà més d'un tipus de con, i segurament serà percebuda com a colors diferents i independents d'aquells colors que estan associats únicament a un sol mecanisme sensorial (i.e. colors primaris, associats a l'estimulació d'un sol tipus de con). Així, doncs, molt probablement aquestes coloracions seran percebudes com a colors secundaris (resultat de l'estimulació de més d'un con; Cuthill *et al.*, 2000b,c; Jones *et al.*, 2001; Ham *et al.*, 2007). En tot cas, les coloracions amb pics en l'UV no són cap excepció dels lacèrtids i, de fet, es troben també molt repartides en molts altres grups de llargardaixos. Per exemple, són el

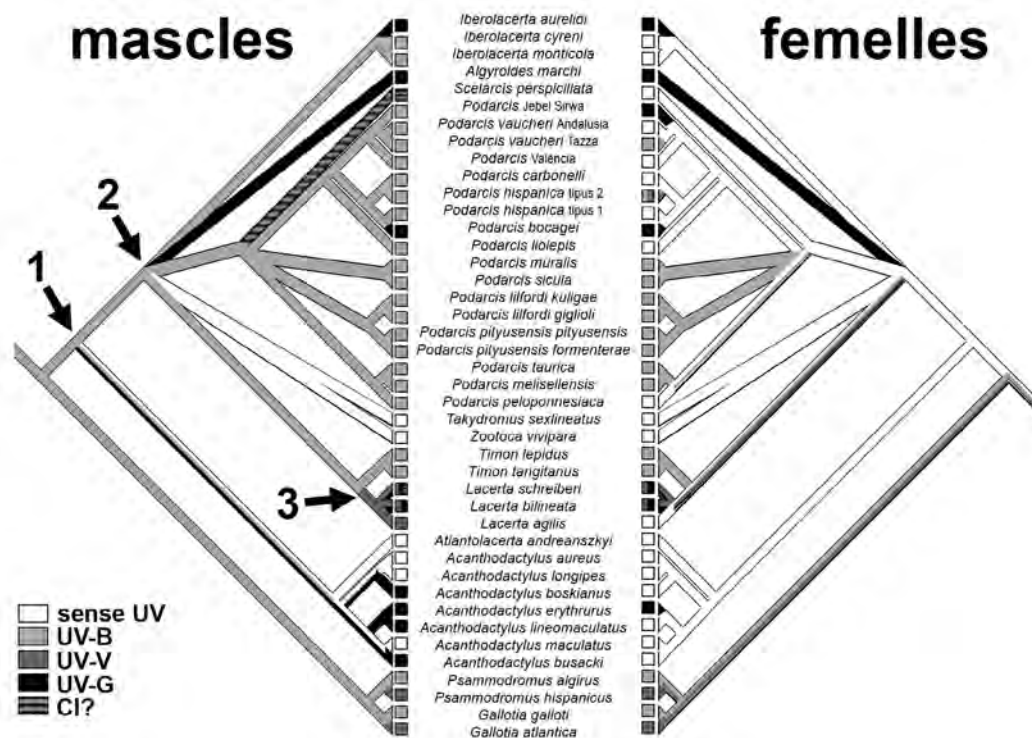


Figura 4.14. Reconstrucció de la presència de les coloracions amb pics en l'UV, independentment de la seua localització corporal. UV-B, UV-V, UV-G representen respectivament les coloracions amb un pic en l'UV-blau, amb el pic principal en el verd i un de secundari en l'UV, i amb el pic principal en el groc i un pic secundari UV. Sense UV indica les espècies que no presenten cap coloració amb un pic en l'UV. CI? indica coloracions potencialment iridescents. En els mascles, el caràcter ancestral és la presència de taques UV-B, que es perden (o modifiquen a UV-G) en Eremiadini (1). Alguns Lacertini també perden aquest caràcter o passen a tenir coloracions UV-G (2). La coloració UV-V és ancestral en *Lacerta* (3) encara que també apareix a algunes espècies de Gallotiinae

tipus de coloracions que trobem en els ventalls gulars de moltes espècies del gènere *Anolis*, on actuen com a senyals cromàtics (Macedonia, 1999, 2001; Fleishman & Persons, 2001; Macedonia, 2001; Leal & Fleishman, 2002; Stoehr & McGraw, 2001; Thorpe & Stenson, 2003; Leal & Fleishman, 2004).

A banda de la importància de considerar l'espectre UV, el probable tetracromatisme dels lacèrtids potser els permetrà percebre com a colors (secundaris) diferents estímuls que el nostre sistema visual considera dins d'una mateixa categoria. Així, doncs, les categories de color que hem assignat a les coloracions de longitud d'ona llarga en funció del crom (i.e. T, G i b, però també M), totes elles semblants en la forma espectral, podrien veure's incrementades si la capacitat de discriminar colors per part dels lacèrtids els permetera de discriminar altres categories dins d'aquesta variabilitat (no necessàriament assimilables a les

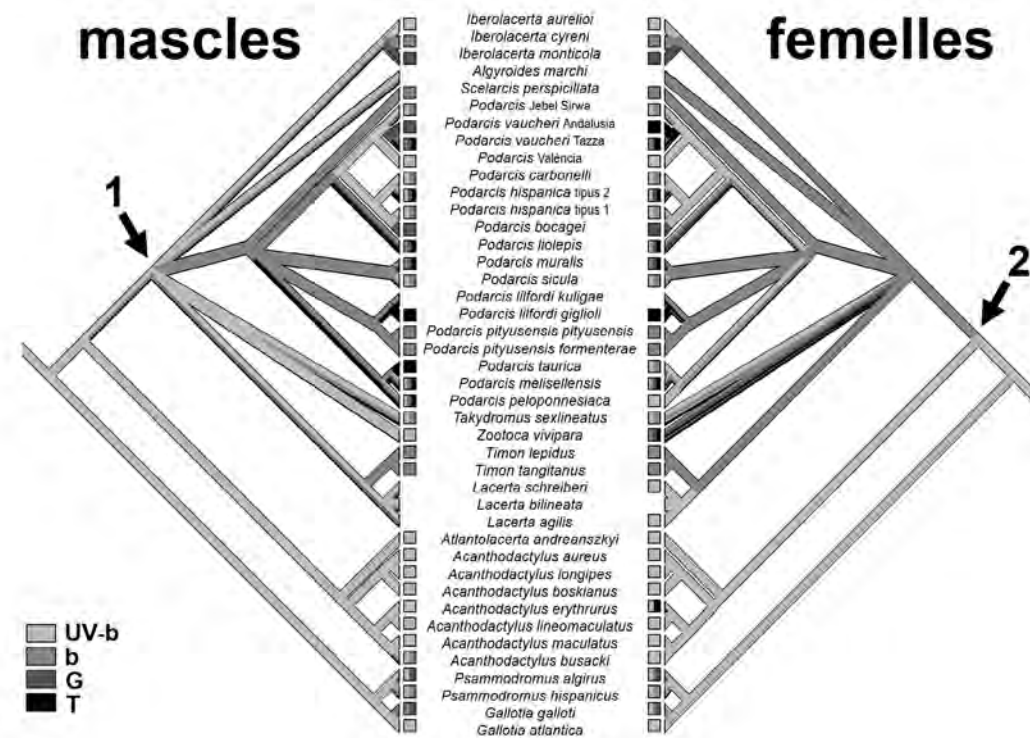


Figura 4.15. Reconstrucció de les coloracions amb el pic de reflectància situat en longituds d'ona llarga, independentment de la seua localització corporal. UV-b, b, G, T són respectivament les categories blanc amb reflectància en l'UV, blanc sense reflectància en l'UV, groc i taronja. El caràcter ancestral de mascles i femelles és UV-b. (1) marca el punt en què els mascles comencen a adoptar coloracions diferents a l'ancestral, que coincideix amb la politomia dels Lacertini. En les femelles, l'ancestre comú dels Lacertini (2) és blanc sense reflectància en l'UV (b).

nostres categories) (Kelber *et al.*, 2003; Hofmann *et al.*, 2006). De tota manera, fins ara no disposem de cap dada que explique com discriminen els lacèrtids aquest tipus d'estímuls i caldrà aprofundir-hi amb futurs esforços, principalment amb estudis de discriminació d'estímuls.

4.4.2 Distribució corporal de les coloracions dels lacèrtids

Una altra de les conclusions que podem extraure dels nostres resultats és que la topologia de les taques de color tampoc sembla casual (Figura 4.10). Les zones ventrals són molt variables respecte a les categories de color que poden presentar els lacèrtids (amb 9 de les 11 categories descrites). Les superfícies dorsals, en canvi, són les menys variables (amb 2 categories de les 11). Ara bé, la major variabilitat la trobem sobre la superfície ventrolateral, ja que hi conflueixen les coloracions dorsals i ventrals, i hi apareixen altres elements acolorits, exclusius d'aquesta regió (e.g. ocells i OVS amb coloracions UV), que n'augmenten la complexitat.

Aquesta distribució de la variabilitat en els patrons de coloració dels lacèrtids podria estar relacionada amb dos factors. En primer lloc, les superfícies ventrals i ventrolaterals normalment queden amagades a observadors potencials no desitjats (e.g. depredadors); en segon lloc, aquestes superfícies són les que estan implicades directament en les exhibicions socials (Verbeek, 1972; Cooper & Greenberg, 1992; Díaz, 1993; López *et al.*, 2004). En canvi, les coloracions dorsals són les més homogènies i conservades entre les diverses espècies (vegeu-ne més detalls al Capítol 7). Les coloracions ventrals i ventrolaterals haurien evolucionat sota pressions relacionades amb la selecció sexual o el manteniment de l'aïllament específic, fenòmens que han produït dissenys equivalents en altres grups de llargardaixos amb senyals cromàtics conspicus situats lateralment, o que es mostren de manera condicional i (quasi) privada (Whiting *et al.*, 2003, 2006; Stuart-Fox & Ord, 2004; Stuart-Fox *et al.*, 2006b; Nicholson *et al.*, 2007).

4.4.3 Dicromatisme sexual

Els nostres resultats confirmen que els lacèrtids són un grup eminentment dicromàtic sexualment. Cooper i Greenberg (1992) indiquen que, de les espècies de lacèrtids de què disposen de dades, un 38% són sexualment dicromàtiques. La nostra mostra, en què trobem alguna mena de dicromatisme sexual en un 72,5% de les espècies, demostra que l'abast d'aquest tipus de dicromatisme és molt major del que crèiem fins ara. Encara que algunes espècies presenten dicromatismes sexuals en les seues coloracions dorsals i ventrals, en general aquestes superfícies són poc dicromàtiques sexualment. En canvi, en les coloracions laterals i ventrolaterals és on es concentra el major nombre de dicromatismes sexuals que hem trobat en les espècies de la nostra mostra, i la presència de coloracions amb pics UV n'és responsable en gran part.

El dicromatisme sexual que hem trobat en la majoria d'espècies podria explicar-se pel fet que els lacèrtids tenen un sistema d'aparellament poliginàndric (Olsson *et al.*, 1996; Olsson & Madsen, 1998; Pianka & Vitt, 2003; Fitze *et al.*, 2005). En les espècies en què existeixen diferències molt pronunciades en l'eficàcia reproductora dels mascles, actua una forta pressió de selecció que afavoreix l'ornamentació sexual, cosa que repercuteix en un increment en el dicromatisme sexual (Andersson, 1994; Kirkpatrick & Ryan, 1991; Owens & Bennett, 1997). De fet, en molts grups d'aus s'ha demostrat que el sistema d'aparellament condiona el grau del dicromatisme sexual (Møller & Birkhead, 1994; Owens & Bennett, 1994, 1997; Dunn *et al.*, 2001; Badyaev & Hill, 2003). Els sistemes poliginics, en què es troba una gran variabilitat en l'èxit reproductor dels mascles, són els que donen lloc a les espècies més dicromàtiques sexualment (Irwin, 1994; Badyaev & Hill, 2003), fet que observem en els lacèrtids (Capítol 7).

Les causes d'aquest dicromatisme tan generalitzat són molt variades. En alguns casos, hi ha taques de color exclusives dels mascles, en altres casos les taques apareixen

en els dos sexes, però ho fan amb una grandària i/o una freqüència diferents (normalment són més nombroses i freqüents en els mascles), i per últim, poden existir diferències espectrals (i.e. de tonalitat, croma o intensitat) entre els sexes. El dicromatisme sexual d'unes i altres espècies també diferirà en funció de la naturalesa dels trets del color que són dicromàtics, ja que les forces selectives que promouen el dicromatisme poden ser diferents, segons que es tracte de coloracions estructurals o pigmentàries, del tipus de pigment, etc. (McGraw *et al.*, 2002; Badyaev & Hill, 2003). Per exemple, Owens i Hartle (1998), a la seua mostra de 73 espècies d'ocells, troben que el dicromatisme sexual basat en coloracions estructurals està relacionat amb la paternitat fora de la parella, però que el dicromatisme basat en melanines es relaciona amb el grau del biaix entre els sexes en les cures parentals (vegeu també el Capítol 6). A més a més, també s'han descrit diversos tipus de dicromatisme sexual per a una única espècie (Hofmann *et al.*, 2007c), cosa que observem en espècies de la nostra mostra, com per exemple *Podarcis vaucheri* o *Acanthodactylus lineomaculatus* (Taula 4.2). Així, doncs, encara que el més probable és que el dicromatisme sexual dels lacèrtids estiga, si més no en part, relacionat amb les funcions comunicatives d'algunes de les seues coloracions i la seua relació amb la selecció sexual (Capítols 6 i 7), pareix que, segons els tàxons, pot diferir la font de variabilitat que s'explota per tal de generar aquest dicromatisme, i que els diversos tipus de dicromatisme responen a processos selectius diferents. Les reconstruccions històriques dels caràcters de color indiquen que l'ancestre comú dels lacèrtids molt probablement no era dicromàtic ventralment ni dorsalment, encara que sembla que sí que seria sexualment dicromàtic per la presència d'OVS UV-B només en els mascles.

No obstant el dicromatisme generalitzat dels lacèrtids, el nostre estudi comparat mostra que hi ha una semblança intraespecífica molt marcada entre les variables de les coloracions de mascles i femelles. De fet, els valors obtinguts per a les variables del color estan positivament correlacionats per als dos sexes en totes les variables espectrals, tant de les coloracions dorsals com de les ventrals. Per tant, a grans trets, les coloracions d'ambdós sexes evolucionen paral·lelament i en un mateix sentit. Això suggereix que factors històrics (en aquelles variables que han mostrat alt senyal filogenètic) i/o ecològics (en les que no han mostrat senyal filogenètic) impedeixen que es distancien excessivament les coloracions de mascles i femelles de la mateixa espècie. A més a més, pot haver casos en què una taca de color present en un sexe siga conseqüència de les fortes pressions de selecció que actuen sobre l'altre sexe. Molts dels processos fisiològics implicats en el desenvolupament de l'ornamentació sexual són compartits per ambdós sexes, i l'efecte d'un procés selectiu que haja actuat prolongadament sobre un sexe podria conduir a la seua expressió en l'altre (Kimball & Ligon, 1999). Un exemple d'això podrien ser les OVS UV-B, presents en els mascles de la majoria d'espècies, si més no de Gallotinae i Lacertini, que apareixen també en les femelles d'algunes espècies (principalment, en part de les espècies de *Podarcis*), però en cap cas no apareixen només en les femelles.

Una altra diferència notable entre els sexes és que les característiques espectrals de les coloracions de les diverses parts del cos semblen evolucionar independentment en els mascles, però no en les femelles, en què apareixen fortes correlacions entre les coloracions ventrals i dorsals. L'única variable que es presenta correlacionada en els mascles, de manera generalitzada, és la intensitat. Així, doncs, en general podem considerar que la divergència en les variables cromàtiques entre les coloracions conspicues (i.e. ventrals i ventrolaterals, vegeu el Capítol 6) i les coloracions críptiques (i.e. dorsals, Capítol 6) és major en els mascles, cosa que ens fa pensar, una vegada més, que les pressions relacionades amb fenòmens com la comunicació i la selecció sexual serien més fortes en aquest sexe.

4.4.4 Reconstrucció històrica de les coloracions dels lacèrtids

Els resultats de les reconstruccions dels caràcters de la coloració dels lacèrtids ens suggereixen que el seu ancestre comú tenia una coloració dorsal marró, presentava un ventre UV-b i taques UV-B, possiblement OVS. Des d'aquest ancestre hauria anat produint-se tot un seguit de canvis en les propietats cromàtiques dels colors, canvis de categoria de color i també la pèrdua d'alguns caràcters, com per exemple de les OVS UV-B en els Eremiadini i en alguns gèneres de Lacertini. Quasi tots els caràcters de la coloració dels lacèrtids són làbils i només algunes variables presenten senyal filogenètic. De manera que la majoria dels canvis s'han produït de manera repartida al llarg de la filogènia.

En general, les coloracions críptiques dorsals són molt poc variables, tot i que trobem una relativa variació en les propietats cromàtiques entre les coloracions marrons (Capítol 7). A partir de l'ancestre marró, només alguns clades adopten una coloració verda (i.e. *Timon* i *Lacerta*, algunes espècies de *Podarcis*), possiblement responen a condicions ambientals particulars (vegeu, això no obstant, el Capítol 7).

Pel que fa a les coloracions conspicues amb un únic pic de longitud d'ona llarga (i.e. UV-b, b, G, T), que conformen les coloracions ventrals principalment, el caràcter ancestral de mascles i femelles és UV-b. Les diferències espectrals entre les quatre coloracions tenen presumiblement una base pigmentària, i potser el caràcter ancestral, UV-b correspon a l'absència de qualsevol pigment (Fox *et al.*, 2003). A partir d'aquest caràcter, que és mantingut pels Gallotiinae i Eremiadini, els Lacertini adopten una coloració blanca (i.e. b, sense reflectància UV), que és el tret ancestral per a les femelles i possiblement també per als mascles, si més no per a *Podarcis*. Les altres dues coloracions, G i T, apareixen a les branques terminals de gran part dels gèneres estudiats. En alguns casos, com en gran part de les *Podarcis* ibèriques, es produeix un retorn al caràcter UV-b per a la coloració ventral.

Aquests canvis en les coloracions ventrals, molt probablement es deuen a l'expressió de pigments en els xantòfors, a variacions en la seua concentració, o a canvis químics en

les molècules dels pigments. De tota manera, els policromatismes intraespecífics, molt freqüents en les espècies de la tribu Lacertini (e.g. Figura 4.15), ens indiquen que en molts casos el que es produeix no és una substitució de la coloració, sinó la incorporació de nous colors a les poblacions, que conviuen amb el caràcter ancestral sense que cap dels morfos siguin desplaçats (com a mínim, en part de les poblacions; Capítol 6 i Caixa 3). Per tant, la variació en el contingut pigmentari dels xantòfors del tegument moltes vegades es donarà a nivell intrapoblacional.

Pel que fa a les coloracions estructurals dels lacèrtids, representades per les coloracions amb un pic de reflectància en l'UV (i.e. principalment UV-B, però també UV-V i UV-G), observem que el caràcter ancestral dels mascles és la presència de taques UV-B. Aquestes canvien a UV-G o desapareixen en els Eremiadini, i en algunes espècies i gèneres dels Lacertini. La coloració UV-V apareix en algunes espècies de Gallotiinae, com ara *Psammodromus hispanicus* i *Gallotia atlantica*. La coloració UV-V també apareix com a caràcter ancestral del gènere *Lacerta*, que és l'únic en què trobem de manera simultània coloracions UV-V i UV-G. Les coloracions amb un pic UV de les femelles apareixen en un nombre menor d'espècies i, quan ho fan, coincideixen amb les categories presents en els mascles.

En aquest cas, el canvi de UV-B a UV-V o UV-G deu estar produït per l'addició d'algun pigment als xantòfors que absorbiria part de les longituds d'ona mitja-curta (Fox *et al.*, 2003). Observem, però, un menor nombre de canvis i una menor variabilitat respecte a l'evolució de les coloracions pigmentàries conspicues. A més a més, no existeixen polimorfismes poblacionals per a aquest tipus de coloracions. Per exemple, en la nostra mostra només hem trobat de manera anecdòtica alguns mascles de *Podarcis hispanica* de València amb coloracions anòmales a les seues OVS (i.e. UV-V i UV-G, per compte de UV-B). D'altra banda, en el gènere *Lacerta*, la presència de coloracions UV-V i UV-G no ha d'interpretar-se com un policromatisme poblacional, ja que ambdues coloracions apareixen simultàniament en superfícies corporals diferents d'un mateix exemplar.

La coloració UV-B és un caràcter molt conservat en els lacèrtids i, en cas de no estar present, normalment és substituïda per coloracions amb un pic secundari en l'UV. Aquest fet, unit al marcat senyal filogenètic que hem trobat en el cromatisme de les OVS UV-B, suggereix que les taques de color UV juguen un paper important en la biologia dels lacèrtids. En general, la importància de les coloracions UV rau en el fet que per a molts observadors no desitjats poden passar desapercebudes i, a la vegada, maximitzen la seua detecció per part dels receptors dels senyals (Guilford & Harvey, 1998; Cummings *et al.*, 2003; Håstad *et al.*, 2005b). Alhora, en tractar-se d'un tipus de coloració estructural, potencialment útil per a la senyalització honesta i poc freqüent en els ambients naturals dels lacèrtids, cosa que la fa molt conspicua, la coloració UV és un bon candidat com a senyal cromàtic (vegeu-ne una discussió detallada al Capítol 6). Tot açò podria explicar la pràctica ubiqüitat de les coloracions UV en els lacèrtids, si més no entre les espècies de Gallotiinae i Lacertini.

Finalment, cal fer constar que, ara com ara, no disposem de dades suficients per a valorar de quina manera els esdeveniments històrics que acompanyen l'origen i expansió dels lacèrtids poden haver condicionat l'evolució de les seues coloracions. En un futur, la incorporació de noves dades i una esperable millora en la resolució de la filogènia de la família, ens ajudaran a testar hipòtesis relacionades amb la història evolutiva del grup. Per exemple, la diversificació dels Lacertini en Euràsia i dels Eremiadini a l'Àfrica a partir d'un origen comú, i els diversos fluxos d'espècies d'un i altre grup per l'Estret de Gibraltar (e.g. Arnold, 1989; Harris & Arnold, 2000; Harris *et al.*, 2002b, 2004; Carranza *et al.*, 2006; Kapli *et al.*, 2008), podrien haver condicionat el disseny dels patrons de coloració dels lacèrtids (e.g. el grau de conspicuïtat i de dicromatisme sexual, en les dues tribus de Lacertinae).

L'aïllament causat per la insularitat en moltes espècies mediterrànies, o el fet que altres espècies hagen passat llargs períodes històrics restringides en refugis del sud d'Europa durant les glaciacions, des dels quals després han passat a estendre la seua distribució i a diversificar-se, també hauran condicionat el disseny de les coloracions i la seua variabilitat dins dels diversos clades (Poulakakis *et al.*, 2003; Carranza *et al.*, 2004; Brown *et al.*, 2008; Runemark *et al.*, 2010). Només a mesura que anirem tenint una mostra més completa i una filogènia més concreta, podrem aprofundir en aquest tipus d'estudis sobre l'evolució de les coloracions dels caràcters cromàtics dels lacèrtids.

4.4.5 Corol·lari

Tot i que hem obtingut resultats concloents, la poca resolució en la filogènia dels Lacertini pot estar enterbolint les nostres anàlisis. De fet, per exemple amb la simple eliminació arbitrària de *Takydromus sexlineatus* o *Zootoca vivipara*, aconseguim una resolució molt major en les reconstruccions del caràcters cromàtics. Així, esperem que, a mesura que anirem incorporant noves dades, que vagen resolent la politomia situada en la base d'aquest clade, podrem obtenir reconstruccions més precises de l'evolució de les coloracions dels lacèrtids.

No obstant, els nostres resultats demostren que existeix una gran variabilitat en la coloració dels lacèrtids i ens permeten detectar tot un seguit d'escenaris evolutius diferents en què la combinació de les pressions selectives ambientals i socials haurà generat solucions diferents i alternatives per al disseny dels caràcters cromàtics de les diferents espècies de lacèrtids. Al capítol següent, aprofundim en alguns aspectes destacats de la coloració d'algunes de les espècies analitzades que representen casos d'estudi interessants. L'ús de la nostra metodologia amb aquestes espècies, que podríem qualificar de molt estudiades i fins i tot d'emblemàtiques, ens ha permès de descobrir (i corregir) diversos errors i mancances que afectaven el coneixement de les seues coloracions i de la seua biologia.

Caixa 2. Cauteles amb l'espectrofotometria: mals usos i males interpretacions

Basant-nos en els resultats que hem obtingut i en l'experiència acumulada en l'ús de l'espectrofotometria de reflectància i l'anàlisi de les seues mesures, podem apuntar diversos camps en què cal actuar amb molta cautela a l'hora d'interpretar els resultats (Galván & Sanz, 2010) i en què seran necessaris futurs avanços. Els punts d'interès més destacats són: (a) les coloracions iridescents, (b) l'obtenció d'espectres quimèrics i (c) la determinació correcta de categories discretes del color.

(a) Iridescència

Algunes superfícies dels animals tenen la particularitat de ser iridescents (McGraw, 2004; Loyau *et al.*, 2007; Rutowski *et al.*, 2007; Maia *et al.*, 2009; Doucet & Meadows, 2009; Meadows *et al.*, 2009; Wilts *et al.*, 2011). És a dir, les característiques espectrals de la llum que reflecteixen aquestes superfícies varien en funció de l'angle en què hi incideix la llum i en funció de l'angle en què són percebudes. Aquestes coloracions, com ja hem esmentat, són un tipus particular de coloració estructural (Kinoshita *et al.*, 2008; Meadows *et al.*, 2009). No tenim cap constància fefaent de la presència de coloracions iridescents en els lacèrtids, però alguns resultats i algunes observacions ens fan sospitar que en algunes espècies hi són presents (Taula 4.1). Qualsevol observador atent haurà detectat que en algunes espècies de lacèrtids, com ara *Podarcis hispanica* o *P. muralis*, la coloració dorsal dels individus de vegades es percep més verdosa i de vegades es percep totalment marró, simplement variant l'angle amb què veiem les sargantanes. Aquest fet ja és suficientment suggeridor per a sospitar que aquesta superfície dorsal es tracta d'una superfície iridescents.

Però això no és tot. Algunes coloracions blaves particulars d'alguns lacèrtids, com les cares i els caps blaus d'algunes espècies del gènere *Lacerta*, sembla que amaguen molt més del que esperaríem a simple vista. Aquestes coloracions, mesurades a *Lacerta schreiberi* amb un angle de 90° respecte a la superfície, han donat lloc a espectres de reflectància singularment rars, amb un pic principal sobre els 587 nm i un de secundari menys definit sobre els 351 nm (Figura C.2.1; Martín & López, 2009; Stuart-Fox *et al.*, 2009). Per a una coloració blava o UV-blau esperaríem un pic simple situat entre els 300 i els 450 nm aproximadament (Taula 4.1, Figura 4.7). De moment, no disposem

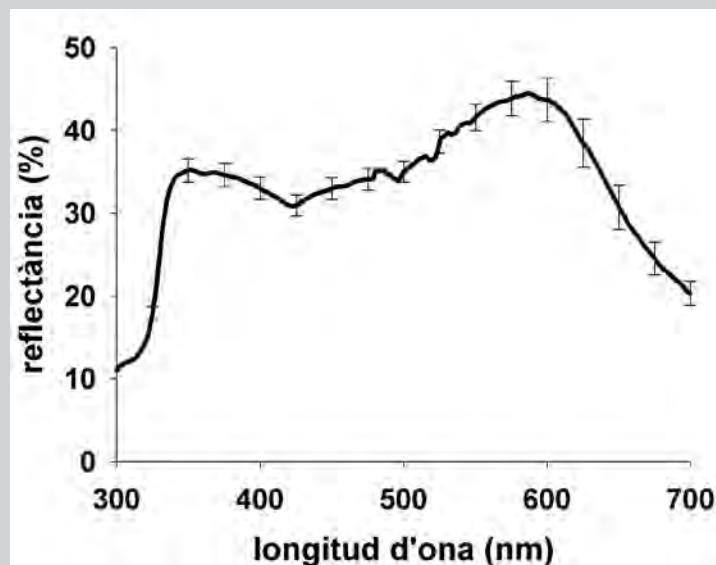


Figura C.2.1. Espectre de reflectància mitjà de la coloració blava del cap dels mascles de *Lacerta schreiberi* (n = 19) mesurada amb la fibra receptora de l'espectrofotòmetre situada a 90° respecte la superfície dels animals.

de cap mesura adequada per a valorar si aquesta és una coloració iridescent o no, però la fotografia pot donar-nos-en alguna pista. Quan els mascles de *L. schreiberi* són fotografiats amb llum natural (cosa que suposa un angle diferent de l'angle recte respecte a l'objectiu de la càmera), les imatges resultants mostren la coloració blava cridanera i característica d'aquestes espècies. En canvi, quan les fotos es prenen amb la il·luminació complementària d'un flaix fotogràfic acoblat a la càmera (i.e. il·luminació perpendicular a les superfícies blaves), les imatges obtingudes mostren una coloració blanca o blanquinosa molt brillant. Aquesta segona aparença és a la que esperaríem que corresponguera un espectre de reflectància pres a 90° respecte a la superfície, tal com el de la Figura C.2.1: amb una reflectància important al llarg de gran part de l'espectre. Per tant, fins que no disposem de mesures espectrofotomètriques fetes variant l'angle d'incidència i de percepció de la llum, caldrà ser cautes amb les interpretacions d'aquest tipus de coloracions i els seus espectres, perquè, tot i que donen resultats positius en els estudis fets fins ara (Martín & López, 2009; Stuart-Fox *et al.*, 2009), la interpretació biològica podria ser inadequada.

(b) Mal ús de l'espectrofotometria i obtenció d'espectres quimèrics

Quan mesurem taques de color menors que l'àrea del feix de llum de la fibra emissora de l'espectrofotòmetre, o les mesures les prenem a les vores de les taques

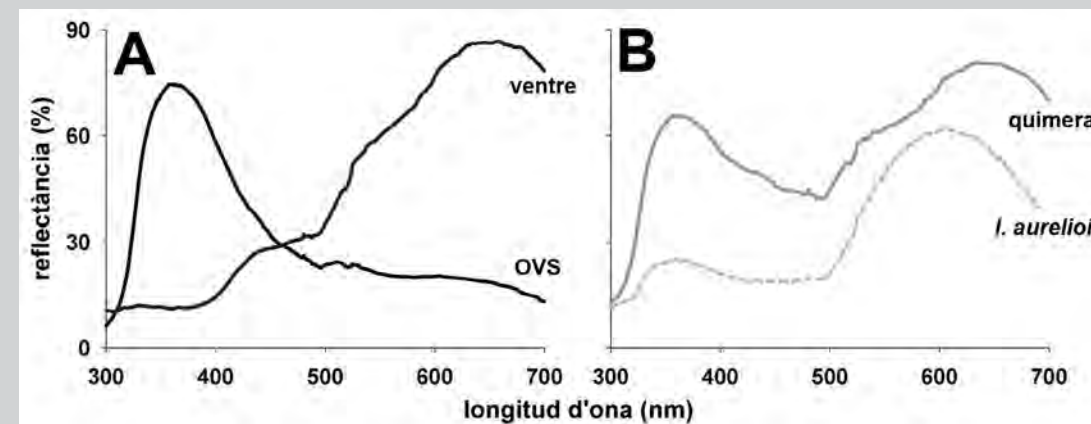


Figura C.2.2. (A) Espectres legítims del ventre groc i d'una OVS UV-blau d'un mascle de *Podarcis muralis* de la població d'Angostrina. (B) Espectre quimèric resultant de mesurar conjuntament part de la superfície ventral groga i part de l'OVS UV-blau, que presenta característiques intermèdies a les dels espectres legítims d'origen, i que recorda a la coloració ventral UV-groc de, per exemple, *Iberolacerta aurelioi*.

de color, és fàcil obtenir espectres que inclouen part de la reflectància de més d'una superfície acolorida diferent. En casos com aquests, la mesura espectral que obtenim presenta propietats intermèdies respecte a les dels espectres que hauríem obtingut de les dues superfícies implicades per separat. L'espectre obtingut, doncs, no correspon a cap coloració natural de la superfície del animal. Açò és el que anomenem espectres quimèrics, que, tot i correspondre a un color que hipotèticament pot existir, no provenen de la nostra mostra (Figura C.2.2). El fet de considerar aquest tipus d'espectres introdueix molt de soroll en les anàlisis i dona lloc a interpretacions errònies. Per exemple, Calsbeek i col·laboradors (2010) critiquen les seues pròpies anàlisis quan estudien la variabilitat fenotípica de la coloració ventral de *P. muralis* (vegeu també la Figura C.2.3, el Capítol 6 i la Caixa 3), perquè els animals amb fenotips intermedis presenten escates intercalades de més d'un color que no poden ser aïllades a l'hora de ser mesurades, cosa que dona lloc a espectres quimèrics i a resultats que no podem considerar com a vàlids.

Possiblement, en els estudis fets amb altres grups d'animals que presenten patrons de coloració amb taques molt més grans que les dels lacèrtids, aquest problema és d'una importància menor. En el nostre cas, però, és crucial estar-hi previnguts i és fonamental adoptar una postura conservadora a l'hora d'incloure les mesures espectrals obtingudes. Fer una inspecció visual d'aquestes mesures abans d'incloure-les en cap anàlisi sol ser suficient i probablement representa la millor opció.

(c) Interpretacions errònies de les categories del color

Errar en la classificació dels espectres obtinguts en categories de color justificades físicament i biològicament pot donar lloc a resultats confusos o directament falsos. Per exemple, la possibilitat que existesquen diversos fenotips de color alternatius en les femelles de *Zootoca vivipara* de la població de Mont Lozère (Massís Central francès; Vercken *et al.*, 2007; Vercken & Clobert, 2008a,b) ha generat una forta controvèrsia metodològica i d'interpretació dels resultats (Cote *et al.*, 2008; Vercken *et al.*, 2008). Deixant de costat la possible existència d'estratègies alternatives en la reproducció, associades als morfotipus de color, o aspectes com la plasticitat fenotípica i la reversibilitat de la coloració, la discussió sobre els morfotipus alternatius en *Z. vivipara* ens brinda un bon exemple de com d'important és interpretar correctament els resultats obtinguts amb l'espectrofotometria i de les possibles interpretacions contradictòries que se'n poden derivar. En un primer treball, Vercken i col·laboradors (2007) proposen l'existència de tres morfotipus de color alternatius, *taronja*, *groc* i *intermedi*, basant-se en resultats espectrofotomètrics. En la rèplica que hi fan Cote i col·laboradors (2008), l'ús de dades espectrofotomètriques els serveix per desmentir l'existència de tres morfotipus de color i defensen que es tracta només d'un fenomen de variació contínua entre els animals *grocs* i els animals *taronja*. Finalment, Vercken i col·laboradors (2008), en la seua contrarèplica, menystenen els resultats basats en l'espectrofotometria, tot indicant que els individus assignats al morfotipus *intermedi* presenten simultàniament tant escates *groques* com *taronja* i que una sola mesura espectrofotomètrica no es pot copsar aquesta variabilitat, i queda descartada com una mesura vàlida (vegeu l'apartat (b) d'aquesta Caixa).

En realitat, per tal de saber si la variabilitat espectral ha d'incloure's en una mateixa categoria de color, o ha d'assignar-se a categories diferents, ens cal algun tipus de demostració experimental que faça palès si els observadors perceben com a categories diferents o no els diferents estímuls. És a dir, cal saber si els animals estudiats perceben les diverses coloracions com a colors primaris o secundaris, o si per contra, no són capaços de distingir-les com a categories cromàtiques independents. Mentre no disposem d'aquestes dades, el màxim que podem fer és prendre les mesures amb prudència i fer-ne algun tipus de valoració restringida a les variables espectrals, acompanyada de la inspecció visual dels espectres i tenint en compte tota la informació disponible del sistema sensorial dels animals a estudi. Per exemple, per als morfotipus de color de *P. muralis* de la població d'Angostrina (vegeu el Capítol 6) podem fer una anàlisi discriminant emprant les variables Q , $\lambda_{\text{màx}}$ i MC (Figura C2.3) que ens dona

com a resultat un 87,6% de casos ben classificats respecte a la classificació original. No obstant això, aquesta anàlisi només ens indica que, basant-nos estrictament en variables físiques, obtenim una bona classificació i que els espectres són diferents, però no com són percebuts per les sargantanes (tot i que per la disposició de les sensibilitats dels diversos cons dels llargardaixos diürns –Figura 1.1– sospitem que els tres espectres donaran lloc a respostes sensorials clarament diferenciades).

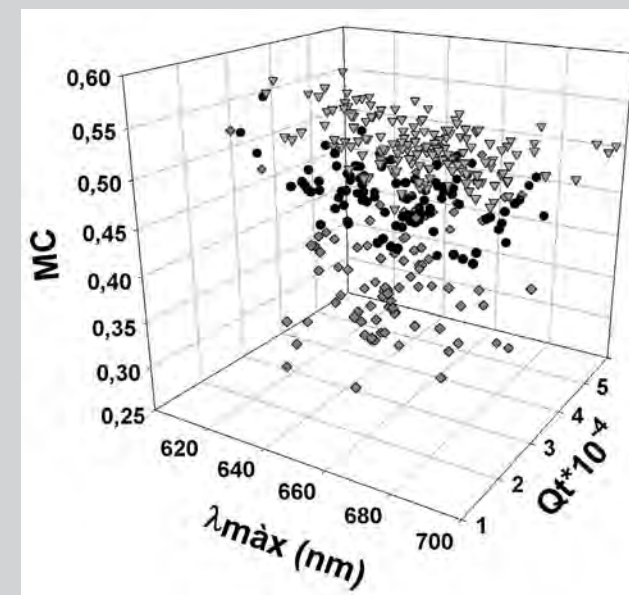
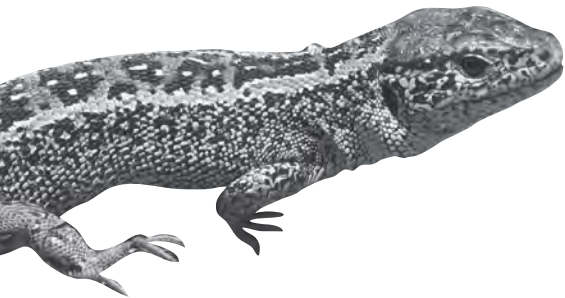


Figura C.2.3. Distribució de les coloracions corresponents als tres morfotipus de color de la població de *Podarcis muralis* d'Angostrina en funció de les tres variables que descriuen el color: croma (en aquest cas el croma de les longituds d'ona mitjanes 400-600 nm, MC), intensitat (Q_t) i tonalitat (en aquest cas la longitud d'ona del pic de màxima reflectància, $\lambda_{\text{màx}}$).

Capítol 5

**Què ens ensenyen les tècniques
objectives de mesura i anàlisi de
les coloracions?**

Tres casos d'estudi



5.1 Introducció

De la descripció objectiva de la coloració dels lacèrtids poden extreure's diverses conclusions d'interès. Ací aprofundim en tres casos d'estudi que exemplifiquen la importància d'evitar l'antropomorfisme per omisió i avaluar objectivament les coloracions dels animals. Els exemples que proposem els hem triat perquè es refereixen a espècies a què s'han dedicat molts esforços previs i que són, d'una o altra manera, emblemàtiques dins de l'estudi dels lacèrtids. La importància d'aquests exemples rau, a més de la seua novetat, en les conseqüències que tenen els estudis objectius de la coloració a l'hora d'estudiar les pressions de selecció relacionades amb l'evolució de les coloracions. Els tres exemples són: 1) la reflectància en l'espectre UV de la coloració nupcial dels mascles de *Lacerta agilis*, que possiblement és el caràcter de coloració més estudiat en un lacèrtid (pàgina 147), 2) el dicromatisme sexual críptic en els ocells del llangardaix ocellat, *Timon lepidus* (pàgina 152), i 3) la diversitat de les coloracions *blaves* dels lacèrtids i el policromatisme en l'UV en *Podarcis lilfordi*, una espècie extremadament variable en el seu cromatisme, a causa de la seua evolució associada a la insularitat (pàgina 164).

El punt d'unió d'aquests exemples el trobem en la importància d'ampliar l'espectre de longituds d'ona rellevants per als lacèrtids pel costat de les longituds UV i al fet que en tots els casos obri la porta a estudis relacionats amb la comunicació. La reflectància en l'UV ha estat molt estudiada en aus i peixos, grups en què s'ha demostrat que és important per a la comunicació (Bennett & Cuthill, 1994; Bennett *et al.*, 1994, 1996, 1997; Andersson *et al.*, 1998; Cuthill *et al.*, 2000a; Macías García & Burt de Perera, 2002;

Siitari *et al.*, 2002, 2007; Smith *et al.*, 2002; Cummings *et al.*, 2003; Losey, 2003; Siebeck *et al.*, 2006; Partridge & Cuthill, 2010). Per contra, només un petit nombre d'estudis ha examinat la funció de la reflectància en l'UV en els llargardaixos. La primera constància d'una coloració UV en llargardaixos és la que donen els ventalls gulars de diverses espècies del gènere *Anolis* (Fleishman *et al.*, 1993). La coloració dels ventalls gulars, tot incloent la reflectància en l'UV, és crucial per a la senyalització i el reconeixement específic (Nicholson *et al.*, 2007), però també s'ha demostrat una funció comunicativa de la reflectància en l'UV en altres llargardaixos (Lappin *et al.*, 2006; Stapley & Whiting, 2006; Whiting *et al.*, 2006; Bajer *et al.*, 2010, 2011).

Pel que en sabem, la reflectància UV es troba extensament representada en les coloracions de molts iguànids i agàmids (Fleishman *et al.*, 1993; LeBas & Marshall, 2000; Blomberg *et al.*, 2001; Fleishman & Persons, 2001; Macedonia, 2001; Stoehr & McGraw, 2001; Thorpe, 2002; Macedonia *et al.*, 2003; Thorpe & Stenson, 2003). Diversos treballs recents, així com els resultats presentats en aquesta tesi, revelen que els patrons de coloració de molts lacèrtids també inclouen una reflectància important en l'UV (Thorpe & Richard, 2001; Font & Molina-Borja, 2004; Molina-Borja *et al.*, 2006; Pérez i de Lanuza & Font, 2007, 2011; Hawlena, 2009; Font *et al.*, 2009; Martín & López, 2009; Bajer *et al.*, 2010; Olsson *et al.*, 2011).

Cas 1

5.2 Reflectància UV en la coloració nupcial de *Lacerta agilis*

5.2.1 Introducció

El llargardaix pirinenc, *Lacerta agilis*, té un dels majors rangs de distribució dels lacèrtids, ja que s'estèn des del llac Baikal fins als Pirineus i des del S de Suècia fins a Grècia (Bischoff, 1988). Potser per això és també una de les espècies de lacèrtid més estudiades i existeix un gran volum de bibliografia referent a la seua morfologia, la seua fisiologia, la seua ecologia i el seu comportament (e.g. Bischoff, 1984, cita aproximadament 150 articles referents a l'espècie). *L. agilis* és una espècie amb un dicromatisme sexual molt marcat, present en gran part de la seua distribució (Arnold & Ovenden, 2002). Aquest dicromatisme es fa especialment patent durant l'estació reproductora, en què les femelles mantenen el patró de coloració que presenten la resta de l'any, amb taques grises, marrons i negres, però els mascles, que també són grisos, marrons i negres dorsalment, exhibeixen una coloració ventral i lateral verda brillant, que actua de coloració nupcial (Figura 5.2.1). Durant aquest període, els mascles lluiten per accedir a les femelles i, després de la còpula, mostren comportaments de guarda de la femella i repel·leixen altres mascles. En els combats, els mascles s'aproximen al rival amb el cos alçat sobre les quatre potes i comprimit sagitalment, i el dors arquejat amb el cap inclinat cap a baix i la gola distesa, mostrant especialment la coloració nupcial lateral i ventrolateral (Kitzler, 1941; Olsson, 1992, 1994a; Weyrauch, 2005).



Figura 5.2.1. Coloració d'un mascle de *Lacerta agilis* (dalt) i d'una femella (baix) en època reproductora. La coloració nupcial *verda* dels mascles és la que té, en tota la seua superfície, un pic secundari situat en l'espectre UV.

L. agilis és possiblement l'espècie de lacèrtid de què disposem de més informació pel que fa a la relació entre coloració i comportament. Els treballs realitzats per Olsson i col·laboradors amb una població de *L. agilis* del sud de Suècia han demostrat que la grandària i/o la intensitat de la coloració *verda* dels mascles pot actuar com un senyal honest de l'habilitat en el combat del portador (Olsson, 1994a; Olsson & Silverin, 1997), o com un indicador de la seua qualitat genètica (Olsson *et al.*, 2005a,b). L'àrea coberta per la coloració *verda* s'incrementa al·lomètricament amb la grandària corporal, i la seua saturació (i.e. cromà) està correlacionada amb el pes i la condició corporal (Olsson, 1993). Els mascles als quals se'ls incrementa artificialment la superfície *verda*, tenen més possibilitats de guanyar els combats provocats experimentalment al laboratori (Olsson, 1994b) i tenen un major èxit reproductor al camp (Anderholm *et al.*, 2004). La grandària de la superfície *verda* dels mascles està correlacionada negativament amb la durada de la guarda (Olsson *et al.*, 2000), i els mascles amb un genotip amb un complex d'histocompatibilitat principal (*Major Histocompatibility Complex*, MHC) més divers tenen una coloració nupcial més extensa i intensa (Olsson *et al.*, 2005a). Pel que sembla, les femelles es veuen atretes per aquells mascles que presenten un genotip per al MHC diferent del propi (Olsson *et al.*, 2003), i responen als mascles amb una coloració "millorada" artificialment, tot ajustant la inversió materna i el *sex ratio* de les cries (Olsson *et al.*, 2005b).

Per desgràcia, tots els estudis que hem detallat al paràgraf anterior han estat realitzats utilitzant mètodes i tècniques optimitzades per a la visió humana (e.g. cartes de color de Munsell (Munsell color, 1976) per a calcular el cromà, fotografia en color convencional, mescles de colorants per imitar a ull nu -humà- la coloració nupcial dels mascles de *L. agilis*, etc.). Per tant, no s'han tingut en compte les diferències potencialment importants entre el nostre sistema visual i el de *L. agilis*. Atès que sabem que la percepció de la llum UV està molt estesa entre els lacèrtids, ha sigut fonamental revisar les característiques de la coloració nupcial dels mascles de *L. agilis* de manera objectiva i considerant tot el seu espectre visible.

Fins fa poc, només alguns estudis recents havien emprat tècniques objectives com l'espectrofotometria de reflectància per avaluar la coloració de *L. agilis* i de les pintures emprades per manipular la coloració nupcial (Anderholm *et al.*, 2004; Olsson *et al.*, 2005b). Aquests estudis, citant dades espectrofotomètriques no publicades, afirmaven que no existia cap tipus de reflectància destacada en l'espectre UV en els mascles de les poblacions sueques de *L. agilis*, i justificaven l'experimentació feta fins aleshores i les tècniques emprades. No obstant, els resultats espectrals que presentem tot seguit foren els primers publicats per a l'espècie i demostraven que, contràriament al que defensaven aquests autors, la coloració nupcial *verda* dels mascles de *L. agilis* exhibeix un pic secundari singularitzat en l'espectre UV (Pérez i de Lanuza & Font, 2007).

5.2.3 Material i mètodes

Hem mesurat amb espectrofotometria de reflectància una mostra de *L. agilis* de la Cerdanya (vegeu-ne els detalls al Capítol 2 i la grandària mostral a la Figura 5.2.2).

5.2.3 Resultats

A la Figura 5.2.2 es mostren els espectres de reflectància dels exemplars mesurats. Les coloracions dorsals de mascles i femelles de *L. agilis* no difereixen espectralment per sota dels 400 nm. En canvi, la superfície lateral i ventral dels mascles mostra un doble pic de reflectància: el principal en l'espectre verd i el secundari en l'UV. Al pic principal, responsable del verd percebut per l'ull humà, el valor mitjà per a $\lambda_{\text{màx}}$ és de $546,13 \pm 7,09$ nm per a la coloració ventral i de $536,69 \pm 2,93$ nm per a la coloració lateral, mentre que el pic UV el té situat en els $359,30 \pm 2,75$ nm per a la coloració ventral i $353,86 \pm 3,02$ nm per a la lateral. El pic principal és més brillant que el secundari i la superfície ventral és més brillant que les escates laterals. Al ventre, el valor mitjà per a $\%_{\text{màx}}$ és $49,84 \pm 3,07$ per al pic principal, mentre que el secundari la té del $29,16 \pm 2,33$. Lateralment, el pic verd té un $28,27 \pm 2,32$ de $\%_{\text{màx}}$ i el pic UV del $12,46 \pm 0,88$. Els valors mesurats de $\%_{\text{màx}}$ es diferencien estadísticament per a les dues superfícies (test de la *t* per a mostres emparellades, pic principal: $t_{16} = 10,33$, $P < 0,0001$; pic secundari: $t_{16} = 9,33$,

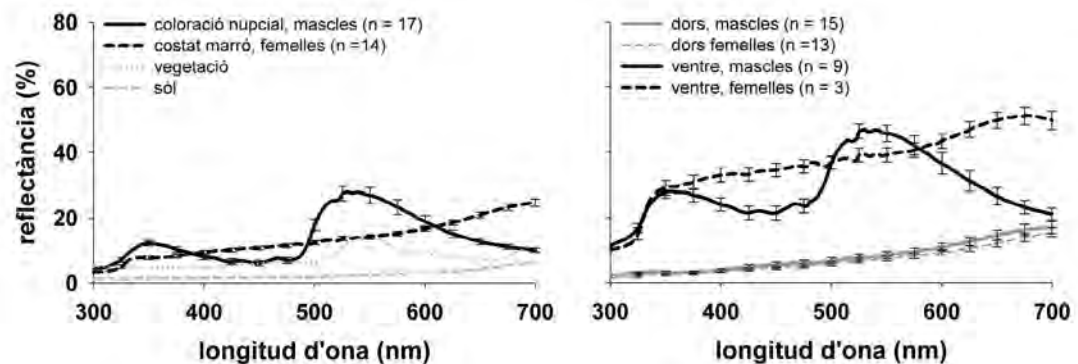


Figura 5.2.2. Espectres de reflectància de *Lacerta agilis* i dels fons naturals comuns del seu hàbitat (vegetació i sol). Barres d'error = \pm 1SEM.

$P < 0,0001$) i per a $\lambda_{\text{màx}}$ del pic secundari (test dels rangs amb signe de Wilcoxon, $Z = -3,58$, $P < 0,001$), però no així per a $\lambda_{\text{màx}}$ del pic principal (test dels rangs amb signe de Wilcoxon, $Z = -0,46$, $P = 0,65$). Per tant, les superfícies que presenten la coloració nupcial dels mascles es diferencien entre elles en el pic secundari (aquest es troba més esbiaixat cap a longituds d'ona menors en la coloració lateral), però no en el principal.

5.2.4. Discussió

La coloració nupcial dels mascles de *L. agilis* és altament reflectant en l'UV pròxim, com a mínim a les poblacions del Pirineu, de manera similar a d'altres espècies, com per exemple dels gèneres *Gallotia* (Thorpe & Richard, 2001; Font & Molina-Borja, 2004; Molina-Borja *et al.*, 2006) o *Podarcis* (vegeu Figura 4.7). De fet, la coloració *verda* de *L. agilis* produeix espectres similars als de la coloració ventral de *L. bilineata* o dels ocells verd de *Gallotia atlantica* de Fuerteventura (Figura 4.7), amb un pic secundari al voltant dels 360 nm.

La reflectància UV dels mascles de *L. agilis* els fa més conspicus a receptors amb sensibilitat a longituds d'ona per sota dels 400 nm (com els lacèrtids, vegeu el Capítol 3). Així, la reflectància UV podria actuar com un amplificador del senyal (Hasson, 1989) millorant la percepció visual de la coloració nupcial (Cummings *et al.*, 2006; Lappin *et al.*, 2006). El fet que aquesta coloració se situa lateralment i ventralment, quedant així relativament oculta excepte per a determinades posicions i moviments (e.g. compressió sagital), és també consistent amb aquesta possible funció per a la senyalització (Olsson, 1992). De fet, tot i que els treballs previs fets amb poblacions sueques de *L. agilis* semblaven indicar que la coloració nupcial dels mascles d'aquestes poblacions no reflectien en l'UV, arran del nostre treball, el grup d'Olsson ha reprès els estudis de la coloració de *L. agilis* emprant mètodes objectius de mesura, i ha detectat que els mascles de les seues poblacions d'estudi sí que reflecteixen en l'UV i que aquesta reflectància és crucial a l'hora de dissuadir els rivals i aconseguir un major nombre de còpules (Olsson *et al.*, 2011).

Per altra part, la reflectància en l'UV fa que hàgem de rebutjar una hipòtesi en concret sobre el valor adaptatiu de la coloració *verda* dels mascles: que les coloracions *verdes* tenen una funció críptica en moments en què l'herba de l'hàbitat on s'exhibeixen els llargardaixos presenta aquest color (i.e. la primavera i el principi de l'estiu). En realitat, l'herba absorbeix quasi totalment la radiació UV i per tant, la coloració nupcial dels mascles de *L. agilis* no pot ser críptica, si més no per als depredadors amb visió UV com les aus o les serps que sembla que són els més importants per a l'espècie (Martín & López, 1990; Pérez-Mellado, 1998a; Salvador & Pleguezuelos, 2002; observacions personals).

Swiezawska (1949), en estudiar la discriminació dels colors dins l'espectre visible humà, va trobar que *L. agilis* és especialment sensible a les regions espectrals dels nostres *groc* i *verd*. Swiezawska explicava que aquesta sensibilitat major respecte a aquestes coloracions estaria relacionada amb la coloració nupcial dels mascles de *L. agilis*. No obstant, encara que desconexem quina reflectància presentarien els estímuls emprats en aquells experiments, caldria incorporar estímuls UV, verd i UV-verd diferenciats per avaluar les preferències cromàtiques de l'espècie.

Cas 2

5.3 Dicromatisme sexual críptic en *Timon lepidus*

5.3.1 Introducció

Com ja hem vist de manera repetida, les diferències entre sexes són una font de variació ben coneguda en les coloracions corporals de molts animals. La contribució de les longituds d'ona de l'espectre UV al dicromatisme sexual en vertebrats, però, ha estat relativament poc estudiada. Treballs recents han demostrat que algunes espècies d'aus són dicromàtiques, tant en l'espectre visible humà com en l'UV (Andersson & Amundsen, 1997; Keyser & Hill, 1999; Mays *et al.*, 2004). En canvi, altres ho són únicament en l'UV (i.e. dicromatisme sexual críptic; Mahler & Kempnaers, 2002; Eaton & Lanyon, 2003). Per exemple, la mallerenga blava [*Cyanistes (Parus) caeruleus*] és sexualment més dicromàtica en l'UV que en la resta de l'espectre (Andersson *et al.*, 1998; Hunt *et al.*, 1998), i els mascles són els que reflecteixen molt més l'UV. De la mateixa manera, en alguns lacèrtids, com ara *Gallotia galloti*, la coloració conspícua lateral i ventrolateral és sexualment dicromàtica en l'UV (vegeu Taula 4.2), i són molt més brillants en l'UV les taques dels mascles que les de les femelles (Molina-Borja *et al.*, 2006).

El llargardaix ocel·lat, *Timon lepidus*, és sexualment dimòrfic, especialment en la grandària del cap, que és molt major en els mascles que no en les femelles, i en les proporcions corporals (Braña, 1996; Pérez-Mellado, 1998b). La coloració corporal figura d'una manera destacada en les descripcions de la variació ontogenètica i geogràfica d'aquesta espècie (Mateo & Castroviejo, 1991; Mateo & López-Jurado, 1994), però

l'evidència al voltant del dicromatisme sexual és equívoca. Les primeres descripcions indicaven que el dicromatisme sexual en l'espècie és lleu o inexistent (Bischoff *et al.*, 1984). Pel contrari, Arnold & Ovenden (2002) apunten que les femelles presenten una coloració menys brillant i tenen menys ocells *blaus* que els mascles. En tot cas, no es tracta d'una espècie de lacèrtid exageradament dicromàtica, com poden ser-ho altres espècies pròximes filogenèticament, com *Lacerta schreiberi* o *L. viridis* (Arnold & Ovenden, 2002). De totes maneres, un defecte que presenten totes les descripcions fetes fins ara de la coloració de *T. lepidus* és que es basen en tècniques subjectives, sense considerar les possibles diferències en la percepció visual entre els lacèrtids i els humans.

Un dels trets més destacats de la coloració del llargardaix ocel·lat, i que li dona el nom, és la presència de diverses sèries d'ocells conspicus a ambdós costats dels individus adults. Normalment, els ocells estan envoltats d'escates d'altres colors que n'incrementen la conspicuïtat (per a l'ull humà). A més dels ocells, *T. lepidus* també pot presentar escates ventrals externes (OVS) d'un aspecte similar al dels ocells (Arnold, 1989; vegeu el Capítol 4). En *T. lepidus*, tant els ocells com les OVS no blanques apareixen com a *blaves* per a l'observador humà. Aquestes taques de color són particularment conspícues en determinats contextos mitjançant posicions i moviments (i.e. compressió sagital, arqueig del dors) durant exhibicions estereotipades dirigides a conespícus i depredadors potencials, cosa que suggereix una possible funció en la comunicació (Weber, 1957; Vicente, 1987).

Prenent com a referència la nostra hipòtesi que algunes coloracions dels lacèrtids poden tenir funcions comunicatives, és raonable pensar que aquest pot ser el cas també de les coloracions conspícues de *T. lepidus*. L'evolució i el manteniment de sistemes estables de comunicació requereixen que els senyals siguin fiables (i.e. que la variació en algunes característiques del senyal –grandària, freqüència, intensitat– estiga correlacionada de manera consistent amb algun atribut de l'emissor o de l'ambient; Searcy & Nowicki, 2005; Capítol 6). Els patrons de coloració extravagants o sexualment dimòrfics sovint transmeten informació relativa a la qualitat de l'emissor (Forsman & Appelqvist, 1999; Ellers & Boggs, 2003), i els treballs previs amb llargardaixos han mostrat que, com a mínim, alguns senyals cromàtics són trets infalsificables dependents de la condició que reflecteixen la qualitat fenotípica (Whiting *et al.*, 2003). Per exemple, com hem vist més amunt amb els mascles de *L. agilis*, la grandària i la saturació de la coloració nupcial estan fortament correlacionades amb la massa corporal i la condició física, dos caràcters que actuen com a bons predictors de l'èxit en els combats entre mascles (Olsson, 1994a,c).

5.2.2 Material i mètodes

Un total de 42 exemplars de llargardaix ocel·lat foren capturats a diversos tarongers del terme d'Oliva (Taula 2.1), entre l'abril i el juliol, i a l'octubre, dels anys

2004 i 2005. Aquesta població pertany a la subespècie *T. lepidus nevadensis* (verificat per J. A. Mateo), que es troba restringida al sud-est de la Península Ibèrica. Els individus foren sexats inequívocament en funció de la grandària relativa i la forma del cap. El SVL mitjà \pm SEM fou de $197,38 \pm 3,68$ mm per als mascles (rang 176-217 mm) i de $179,67 \pm 3,51$ mm per a les femelles (rang 167-200 mm), grandàries que corresponen a individus adults i sexualment madurs en aquesta espècie (Cheylan, 1984; Castilla & Bauwens, 1989; Mateo & Castanet, 1994).

Grandària dels ocells i de la superfície coberta pels ocells

De cada llargardaix de la mostra comptarem el nombre d'ocells *blaus* i d'OVS *blaves* a cada costat del cos. També mesurarem l'àrea de cada ocel a partir de fotos estandarditzades en color (RGB) d'alta resolució d'ambdós costats de cada llargardaix amb el programa de domini lliure per a anàlisi d'imatges ImageTool, versió 3.0 (Dove, 2002). De les imatges digitals, mesurarem l'àrea de cada ocel individualment, així com l'àrea total que ocupaven tots els ocells al costat corresponent de l'animal. A més a més, calcularem l'àrea relativa coberta pels ocells com la proporció de la silueta (i.e. excloent el cap, la cua, les potes i les escates ventrals) ocupada per ocells (i.e. la suma de l'àrea de tots els ocells del costat del cos corresponent). A la Figura 5.3.1A, trobareu un exemple de quin és el perímetre considerat per a quantificar la superfície lateral per tal de fer aquest càlcul.

Anàlisi espectral

Dels espectres de reflectància vam calcular Q_t , $\lambda_{\text{màx}}$, i C_{uv} i C_{cy} com a dues mesures complementàries de cromà, ja que entre els 300 i els 400 nm i els 500 i 600 nm es troba la màxima reflectància i la màxima variabilitat (vegeu-ne els resultats).

Anàlisi estadística

Per tal d'estudiar la variació intersexual en la coloració, primerament utilitzarem una *t* de Student per a mostres independents per comparar els valors mitjans per a mascles i femelles del nombre d'ocells, l'àrea total lateral coberta per ocells i el nombre d'OVS. Per comparar la grandària dels ocells, cada llargardaix contribuï amb un únic valor calculat com la mitjana de la grandària (en mm²) de tots els ocells mesurats d'aquest individu. També utilitzarem tests de la *t* per comparar la grandària (i.e. SVL, pes corporal) dels mascles i les femelles. Com que els mascles de la mostra eren majors que les femelles (vegeu els resultats), en aquells casos en què el test de la *t* donava lloc a resultats significatius, emprarem l'anàlisi de covariància (ANCOVA), amb la variable SVL com a covariable, per avaluar si les diferències sexuals persistien després de fer la correcció per la grandària.

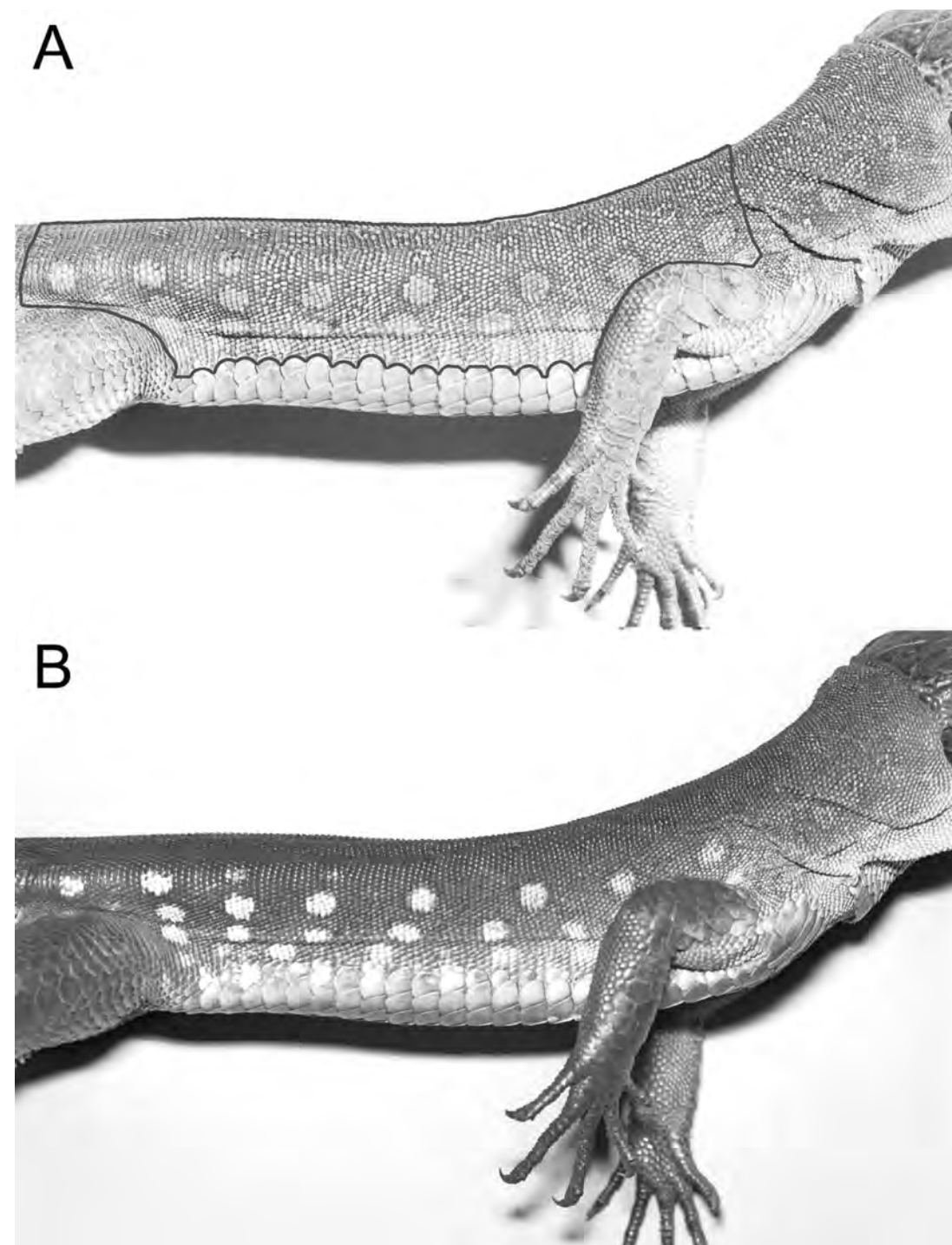


Figura 5.3.1. Mascle de *Timon lepidus* fotografiat blocant l'UV (A) i permetent només el pas de l'UV (B). Les àrees blanques en (B) són reflectants en l'UV (ocells i OVS). La línia en (A) delimita l'àrea emprada per calcular la superfície relativa coberta pels ocells (Taula 5.3.1).

Analitzarem la relació entre els trets de la coloració (nombre, grandària i superfície total de l'àrea coberta pels ocells i el nombre d'OVS) i les variables morfològiques (SVL, BCI, HL i HW) mitjançant correlacions de Pearson. Com que la grandària del cap està correlacionada positivament amb la grandària corporal en els llargardaixos, avaluarem la relació entre la grandària del cap (HL, HW) i els trets de la coloració, utilitzant correlacions parcials de primer ordre controlant per a SVL, per tal de sostroure l'efecte de la grandària corporal.

Utilitzarem el test de la *t* per comparar les variables morfològiques i de coloració entre sexes, i correlacions de Pearson per avaluar les possibles associacions de les variables de la coloració per a un ocel representatiu (el tercer ocel de la tercera filera del costat esquerre dels llargardaixos, present a tots els exemplars i fàcilment mesurable) amb les variables morfològiques i de condició física.

Tots els valors analitzats amb les ANCOVA i les correlacions foren transformats prèviament amb logaritmes decimals per tal d'ajustar-los a les assumpcions de normalitat i d'homoscedasticitat. Aplicarem el mètode de Holm-Bonferroni per tal de reduir el nombre de casos significatius atzarosos deguts a les múltiples comparacions. Els *P*-valors reflecteixen tests de dues cues.

5.2.3 Resultats

Grandària dels ocells, distribució i aparença per a l'ull humà

El dors i els costats de *T. lepidus* estan coberts per escates granulars pràcticament de la mateixa grandària. Els ocells de la nostra mostra eren elements aproximadament circulars de grandària variable, que ocupaven de dues a 47 escates granulars. Els ocells es troben situats regularment, formant una trama de dues a quatre fileres per sis a 15 columnes distribuïdes entre la inserció de les potes davanteres i les posteriors (Figura 5.3.1) i recobreixen entre un 7% i un 13% dels flancs dels llargardaixos (Taula 5.3.1).

Els ocells de la filera més dorsal queden restringits a la meitat posterior de l'abdomen. Per a l'ull humà, cada ocel és uniformement blau i sovint conté una o dues escates negres, localitzades centralment. Les vores dels ocells són clarament delimitades, provoquen un fort contrast sobre el color de fons i de vegades estan encerclades per un marc verd, groc o marró. Tots els mascles tenen quatre fileres d'ocells a cada costat, mentre que les femelles en tenen entre dues i quatre. Els mascles tenen de set a 15 columnes i les femelles de set a 10 per cada costat. Tant els mascles com les femelles són simètrics en el nombre de fileres, però no necessàriament en el de columnes. Cap mascle i només dues femelles de la mostra tenien el mateix nombre d'ocells als dos costats del cos. En ambdós sexes, aproximadament la meitat dels individus tenien més ocells al costat dret i l'altra meitat a l'esquerra.

Taula 5.3.1 Estadístics descriptius i tests de les diferències entre sexes per als quatre trets de la coloració mesurats en *Timon lepidus*. A cada casella es mostra la mitjana \pm SEM per a cada variable. Les diferències entre els sexes s'han mesurat amb un test de la *t* per a mostres independents i, en el cas de la grandària mitjana dels ocells i l'àrea coberta per ocells, per anàlisi de covariància (no mostrades), amb SVL com a covariable. Els nombres entre parèntesis per a l'àrea coberta per ocells indica el percentatge de l'àrea lateral dels llargardaixos coberta per ocells. *N* = grandària mostral per a cada grup. Els valors que romanen significatius després de la correcció de Holm-Bonferroni per a tests múltiples s'indiquen en negreta.

	sexe	<i>N</i>	nombre d'ocells (rang)	grandària mitjana ocells (mm ²)	àrea coberta per ocells (mm ²)	nombre d'OVS UV-blau (rang)
esquerra	♂♂	9-12	25,0 \pm 2,2 (18-39)	14,1 \pm 1,2	386 \pm 61 (12,8)	5,9 \pm 0,6 (4-10)
	♀♀	6-10	19,6 \pm 2,1 (10-31)	8,7 \pm 0,7	158 \pm 27 (7,1)	4,1 \pm 0,7 (0-7)
dreta	♂♂	9-15	25,2 \pm 1,8 (17-42)	13,5 \pm 1,7	393 \pm 84 (11,7)	5,1 \pm 0,5 (0-8)
	♀♀	7-11	19,1 \pm 1,9 (9-28)	8,3 \pm 0,8	165 \pm 30 (7,7)	4,7 \pm 0,6 (0-7)
comparacions entre sexes			<i>t</i> ₁₉ = 1,93 <i>P</i> = 0,07	<i>t</i> ₁₃ = 3,21 <i>P</i> = 0,007	<i>t</i> ₁₃ = 3,09 <i>P</i> = 0,011	<i>t</i> ₂₀ = 1,65 <i>P</i> = 0,12

Els mascles eren més grans (SVL, *t*₂₃ = 3,17, *P* < 0,004; massa corporal, *t*₂₃ = 5,57, *P* < 0,001) i tenien ocells majors que els de les femelles (Taula 5.3.1). Tot i que generalment els mascles tenien més ocells que les femelles, la diferència no fou estadísticament significativa. Quan les diferències en la grandària foren controlades estadísticament (ANCOVA), cap de les diferències intersexuals detectades amb els tests de la *t* no assolía la significació estadística. No existeix, per tant, dimorfisme sexual en els valors corregits per la grandària, cosa que suggereix que les diferències entre mascles i femelles, en la grandària mitjana dels ocells i en l'àrea total lateral coberta pels ocells, són degudes a les diferències de grandària corporal i no poden considerar-se estrictament com un cas de dicromatisme sexual.

Nombre d'OVS, distribució i aparença per a l'ull humà

Al contrari que les escates granulars que recobreixen els costats i el dors, les escates ventrals de *T. lepidus* són rectangulars i estan organitzades en fileres longitudinals. Les OVS són sovint menors que la resta d'escates ventrals i apareixen com a *blaves* o *blanques* a l'ull humà. El color de les OVS *blanques* no es pot diferenciar a ull nu del de les escates més ventrals. Les OVS *blaves* es troben repartides al llarg del cos, aproximadament alineades amb les columnes d'ocells de la zona lateral del mateix costat. Algunes OVS *blaves* no ho són en la seua totalitat, sovint són *blaves* a la seua part més dorsal i *blanques* a la part ventral. Ocasionalment, la coloració *blava* s'estén des de les OVS cap a la part dorsal de l'escata veïna de la següent filera (i.e. més ventral). A cap femella li mancaren completament les OVS *blaves*, però dues en presentaven un nombre extraordinàriament baix (una i tres, respectivament).

Fotografia en l'ultraviolat i espectrofotometria de reflectància

Les fotografies en l'UV revelaren que la reflectància en l'espectre UV està associada als ocells laterals i ventrolaterals *blaus*, a les OVS *blaves* i, en alguns casos, a algunes escates aïllades entre els ocells més ventrals (Figura 5.3.1B). Totes les taques que reflecteixen l'UV estan associades a diferents tonalitats de *blau* per a l'ull humà. Els espectres de reflectància confirmaren que els ocells i les OVS *blaves* reflecteixen en l'UV, sent el color *blau* que percep l'ull humà el resultat de la cua de la reflectància que des de l'UV cau cap a longituds d'ona majors (Figura 5.3.2). Per tant, aquestes coloracions, cal considerar-les com a UV-blau. La inspecció visual de les fotografies en l'UV i els espectres de reflectància de la resta de superfícies no mostren cap altre pic de reflectància en l'UV en la resta de les coloracions presents a *T. lepidus* (Figura 5.3.2E). Les OVS *blanques* tenen el seu pic de reflectància al voltant dels $639,62 \pm 6,90$ nm, mentre que les OVS UV-blau el tenen en l'espectre UV. L'espectre de reflectància de les OVS UV-blau és similar al dels ocells ventrals (compareu els espectres de la Figura 5.3.2A, B, C amb els de la Figura 5.3.2D) i, en els mascles, té un pic de reflectància principal i un de secundari amb $\lambda_{\text{màx}}$ de $388,02 \pm 1,44$ nm i $548,47 \pm 3,29$ nm, respectivament. Encara que els seus espectres de reflectància tenen una forma semblant, les OVS UV-blau presenten, en conjunt, una major intensitat que els ocells (Taula 5.3.2).

Dicromatisme sexual en els espectres de reflectància

Els ocells de mascles i femelles són similars en la intensitat de la seua reflectància i en les dues mesures de cromà, però difereixen considerablement en la localització del pic de reflectància (Taula 5.3.2, vegeu també la Taula 4.2). Els ocells dels mascles presenten el pic més esbiaixat cap a l'UV que els de les femelles i tenen el pic de reflectància situat en l'espectre UV ($\lambda_{\text{màx}}$: $386,58 \pm 0,89$ nm). Per contra, els ocells de les femelles tenen el seu pic de reflectància situat a l'espectre visible humà ($\lambda_{\text{màx}}$: $413,41 \pm 1,68$ nm).

En els mascles, els ocells més dorsals tenen un únic pic de reflectància, mentre que els ocells més ventrals inclouen un segon pic amb un $\lambda_{\text{màx}}$ de $547,03 \pm 3,07$ nm (Figura 5.3.2). Els ocells dorsals també reflecteixen amb una menor intensitat que els ventrals (Taula 5.3.2). Aquest gradient dorsoventral en la reflectància va acompanyat de canvis en la percepció humana dels ocells, en què, per als mascles, va des d'un *blau fosc* dorsalment, fins a un *blau clar* o *blanquinós* (i.e. menys saturat) ventralment. Els espectres de reflectància dels OVS UV-blau dels mascles estaven més esbiaixats cap a l'UV, i tenien més C_{UV} que els de les femelles (Taula 5.3.2).

Relació entre les característiques del color i els indicadors de qualitat

Tant la grandària mitjana dels ocells com la superfície total coberta pels ocells correlacionaren positivament amb l'SVL en els mascles, però no en les femelles (Figura

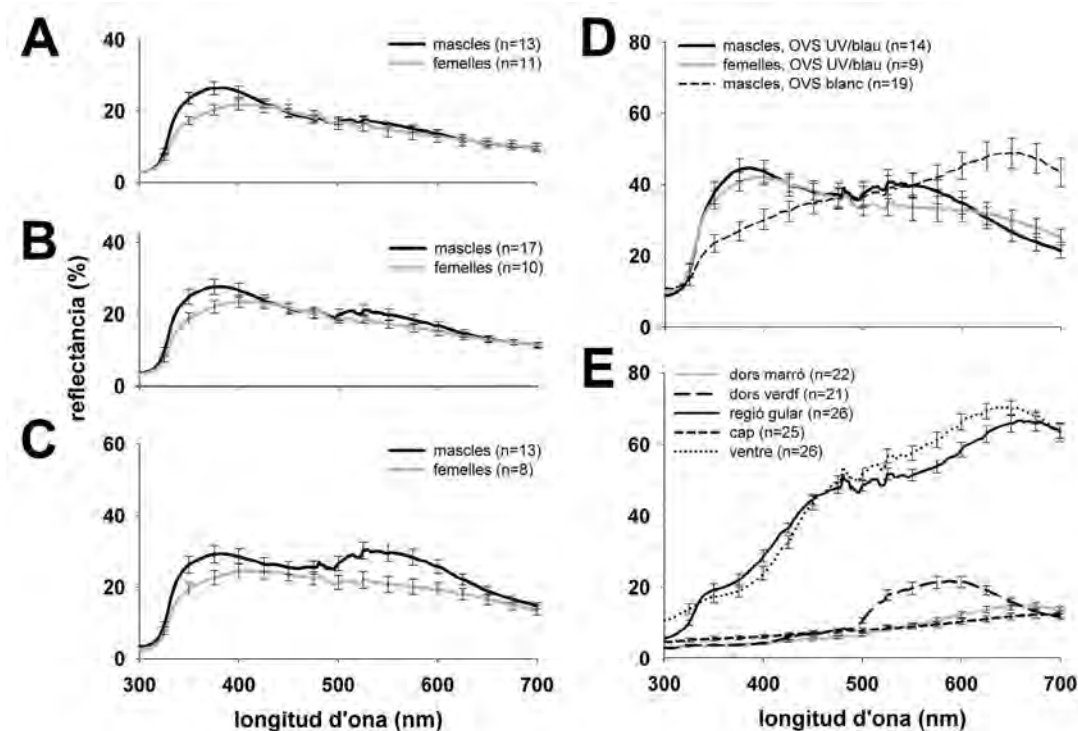


Figura 5.3.2. Espectres de reflectància de mascles i femelles de *Timon lepidus*: (A) 4t ocel de la línia superior del costat dret, (B) 3r ocel de la línia mitja del costat dret, (C) 2n ocel de la línia inferior del costat dret, (D) OVS i (E) coloracions dorsals i ventrals considerant mascles i femelles en conjunt. Línies verticals: barres d'error (± 1 SEM).

5.3.3, Taula 5.3.3). El nombre d'ocells i OVS UV-blau, en canvi, no correlacionava amb SVL en cap dels dos sexes (Taula 5.3.3). Així, els mascles majors tenien ocells més grans i una major àrea recoberta per ocells que els mascles menuts, però no necessàriament més ocells o més OVS UV-blau (Figura 5.3.3). Cap correlació de les característiques del color (i.e. nombre, grandària i superfície dels ocells, i nombre d'OVS) amb BCI o HW no fou estadísticament significativa després de la correcció de Holm-Bonferroni (en tots els casos $r < |0,86|$, $P > 0,03$). De la mateixa manera, no trobarem una correlació significativa entre Q_t , $\lambda_{\text{màx}}$, C_{UV} i C_{GV} del tercer ocel de la tercera filera d'ocells i cap de les variables indicadores de la qualitat (en tots els casos $r < |0,45|$, $P > 0,15$; Taula 5.3.3).

5.2.4 Discussió

Els llargardaixos ocell-lats compten amb ornaments molt elaborats i tenen grans ulls optimitzats per a l'agudesia visual (Bischoff *et al.*, 1984; Hall, 2008). Els resultats d'aquest estudi mostren que els ocells conspicus i les OVS *blaves* que caracteritzen l'espècie són en realitat UV-blau i que, per tant, una caracterització de la coloració d'aquesta espècie basada únicament en la percepció humana és incompleta.

Taula 5.3.2. Mitjanes dels valors de Q_t , C_{UV} , C_{GY} i $\lambda_{m\grave{a}x}$ dels ocells i les OVS de *Timon lepidus* dels dos sexes \pm SEM. Les files d'ocells estan ordenades de més ventrals a més dorsals (i.e. la primera fila és la més ventral, directament per sobre de la fila d'OVS). Els ocells i les OVS dins de cada fila estan numerats en sentit rostrocaudal. Les grandàries mostrals varien perquè la reflectància d'algunes de les taques només s'han pogut mesurar en un subconjunt de la mostra (e.g. els ocells eren massa menuts per a ser mesurats correctament). Els valors que romanen significatius després de la correcció de Holm-Bonferroni per a tests múltiples estan en negreta.

	♂♂	Q_t	t	C_{UV}	t	C_{GY}	t	$\lambda_{m\grave{a}x}$	t
	♀♀	($\times 10^3$)	P	($\times 10^{-2}$)	P	($\times 10^{-2}$)	P	(nm)	P
Costat esquerre									
3a fila, 3r ocel	17	18,3 \pm 1,0	1,03	25,7 \pm 1,1	0,85	26,0 \pm 0,8	1,14	386 \pm 4	-2,91
	11	16,7 \pm 1,1	0,31	24,1 \pm 1,7	0,41	24,4 \pm 1,3	0,26	413 \pm 8	0,01
2a fila, 3r ocel	17	21,6 \pm 1,4	1,51	25,0 \pm 0,9	1,64	26,5 \pm 0,7	0,81	381 \pm 2	-4,16
	10	19,1 \pm 8,7	0,14	22,7 \pm 1,2	0,11	25,5 \pm 1,0	0,43	410 \pm 7	0,002
1a fila, 2n ocel	12	25,8 \pm 1,6	1,65	22,9 \pm 1,2	1,32	28,1 \pm 0,6	1,15	384 \pm 5	-3,58
	7	21,6 \pm 2,0	0,12	20,5 \pm 1,3	0,21	26,9 \pm 0,9	0,27	417 \pm 9	0,002
1a OVS UV-blau	14	39,3 \pm 3,2	0,28	22,2 \pm 0,7	0,09	28,7 \pm 0,6	3,3	384 \pm 2	-2,57
	9	38,0 \pm 2,6	0,78	22,1 \pm 1,2	0,93	25,5 \pm 0,8	0,004	403 \pm 7	0,03
Costat dret									
3a fila, 4t ocel	13	18,9 \pm 1,0	0,91	27,0 \pm 1,0	1,72	24,8 \pm 0,7	0,41	379 \pm 2	-3,39
	11	17,3 \pm 1,5	0,38	23,9 \pm 1,5	0,1	24,3 \pm 1,0	0,69	406 \pm 8	0,005
2a fila, 2n ocel	17	22,0 \pm 2,0	1	23,7 \pm 0,9	1,28	27,9 \pm 0,8	1	381 \pm 3	-3,49
	8	18,9 \pm 1,4	0,33	21,7 \pm 1,2	0,15	26,5 \pm 0,8	0,33	413 \pm 9	0,007
1a fila 2n ocel	13	27,3 \pm 2,1	1,67	22,1 \pm 0,9	1,42	29,7 \pm 0,8	1,88	381 \pm 2	-4,32
	8	22,1 \pm 1,8	0,11	20,1 \pm 1,2	0,17	27,3 \pm 0,9	0,08	418 \pm 8	0,003
1a OVS UV-blau	11	39,4 \pm 4,4	0,33	21,9 \pm 0,7	0,25	28,5 \pm 0,5	3,49	384 \pm 2	-2,93
	8	37,8 \pm 2,0	0,75	21,4 \pm 1,3	0,81	25,4 \pm 0,7	0,003	407 \pm 8	0,02

Per a un observador humà, els ocells dels mascles de *T. lepidus* no pareixen diferents dels de les femelles. Això no obstant, els resultats obtinguts demostren que tant els ocells com les OVS són sexualment dicromàtics, particularment en el rang UV. Aquest fet suggereix que els llargardaixos ocell-lats són més dicromàtics (per a ells o per a altres animals amb visió en l'UV) del que pareix a un observador humà. Tot i els avanços recents en l'estudi de les coloracions sexualment dimòrfiques en els llargardaixos (Wiens, 1999; Wiens *et al.*, 1999; Macedonia *et al.*, 2002, 2004), ben poc es coneixia fins ara del dicromatisme sexual basat en l'UV en aquest grup de vertebrats. En realitat, els estudis previs (Cooper & Greenberg, 1992) podrien haver subestimat la importància del dicromatisme sexual en els llargardaixos per no haver tingut en compte les diferències en la part de l'espectre invisible per als humans (Cuthill *et al.*, 1999; Eaton, 2005; Capítol 4). L'evidència disponible suggereix l'existència de, com a mínim, tres tipus de dicromatisme sexual en les coloracions

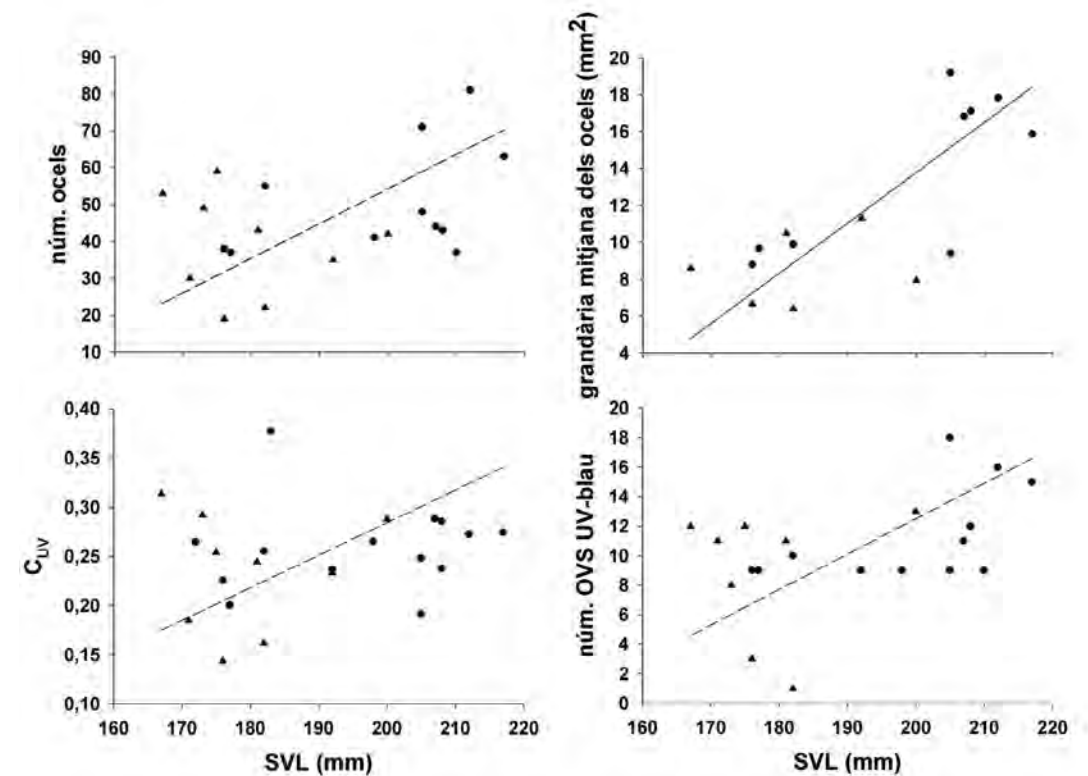


Figura 5.3.3. Relacions entre els trets de la coloració i la grandària corporal (SVL) en *Timon lepidus* dels mascles (cercles) i de les femelles (triangles). Els valors de C_{UV} corresponen al 3r ocel de la 3a filera d'ocells del costat esquerre. L'única correlació que roman significativa després de la correcció de Holm-Bonferroni és la de la grandària dels ocells (Taula 5.3.3). Les línies corresponen al model lineal que millor s'ajusta a les dades (*standard major axis*).

UV, considerant només els lacèrtids. En alguns casos, les taques de color amb reflectància en l'UV són presents només en els mascles o són molt més abundants en els mascles que en les femelles. Aquest és el cas dels ocells i les OVS en molts lacèrtids (vegeu Capítol 4). Per exemple, els mascles de *Psammotromus algirus* tenen més ocells UV-blau que les femelles (Salvador & Veiga, 2008). Encara que aquests autors no els descriuen com a tal, perquè no empen tècniques espectrofotomètriques, considerem que els ocells de la seua mostra són com els de la Figura 4.7 (gràfica 28) i, en *Podarcis muralis* del Pirineu oriental, el 92,3% dels mascles tenen OVS UV-blau, mentre que només el 30,2% de les femelles els presenten (vegeu Capítol 6). Un segon tipus de dicromatisme sexual fou descrit recentment en *Gallotia galloti* de Tenerife (Molina-Borja *et al.*, 2006). En aquesta espècie, les taques laterals i ventrolaterals UV-blau dels mascles són més brillants (i.e. reflecteixen amb una major intensitat) que les de les femelles (Figura 2 de Molina-Borja *et al.*, 2006). Els llargardaixos ocell-lats il·lustren encara un tercer tipus de dicromatisme sexual: en aquest cas, els ocells UV-blau dels mascles i de les femelles tenen aproximadament la mateixa intensitat, però els dels mascles tenen el seu pic de reflectància desplaçat 20-30 nm cap a l'UV, en relació a

Taula 5.3.3. Resultats de les correlacions de Pearson per als trets del color i les mesures de SVL (dades transformades amb logaritmes). Les dades espectrals corresponen al 3r ocel de la 3a fila del costat esquerre. Les grandàries mostrals varien entre 9 i 14 per als mascles i entre 6 i 9 per a les femelles. Els valors que romanen significatius després de la correcció de Holm-Bonferroni per a tests múltiples apareixen en negreta.

	♂♂		♀♀			♂♂		♀♀	
	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>		<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>
nombre d'ocells	0,45	0,16	-0,12	0,72	Qt	-0,27	0,36	0,36	0,34
grandària mitjana dels ocells	0,79	0,01	0,21	0,70	C_{uv}	0,09	0,75	0,06	0,89
àrea coberta per ocells	0,78	0,01	0,14	0,79	C_{gv}	-0,02	0,96	-0,03	0,94
nombre d'OVS UV-blau	0,57	0,05	-0,01	0,99	λmàx	0,04	0,88	0,08	0,83

les femelles. Així, les diferències sexuals poden ser el resultat de diferències en el nombre, la grandària, la tonalitat o la intensitat de les taques UV. Caldrien nous estudis per escatir les pressions selectives que són responsables del dicromatisme sexual en l'UV, tant en els lacèrtids com en altres llangardaixos.

Quina és la funció o quines són les funcions dels ocells i les OVS? La possibilitat que s'ha proposat més sovint en els estudis sobre la coloració dels llangardaixos els assignaria una funció comunicativa en interaccions intraespecífiques agonístiques o sexuals (Cooper & Greenberg, 1992). Algunes taques acolorides conspicues transmeten informació relativa a l'espècie, el sexe o l'estatus reproductiu de l'individu (Galán, 2000; Hager, 2001). També hi ha evidència que els senyals cromàtics poden ser importants per a l'elecció de parella (Hamilton & Sullivan, 2005), o funcionar com a senyals d'estatus, de l'habilitat per al combat o de l'agressivitat (Olsson, 1994b,c; Whiting *et al.*, 2003; Anderholm *et al.*, 2004). La selecció per una senyalització efectiva sovint afavoreix patrons de coloració conspicus i la teoria dels senyals prediu que un senyal visual es més conspicu com més contrasta amb altres parts del cos, o amb el fons en què s'exhibeix (Endler, 1990; vegeu el Capítol 6). Les taques UV-blau dels llangardaixos ocell·lats són responsables de generar un patró marcadament conspicu per tres raons. Primerament, el blau és cromàticament conspicu superposat sobre la pell verda i marró del voltant i, també, perquè pocs objectes naturals són blaus, sobre la vegetació i els substrats de fons que conformen l'escenari en què els senyals cromàtics del llangardaix ocell·lat poden ser percebuts. En segon lloc, les marques circulars amb un gran contrast entre la regió central i la regió circumdant són molt efectives a l'hora d'estimular els camps receptius de la retina dels vertebrats i són, per tant, més conspicues per al sistema visual de molts dels vertebrats que actuen com a receptors potencials que altre tipus de marques (Stevens, 2005; Stevens *et al.*, 2007). Finalment, els ocells i les OVS *blaves* reflecteixen de manera molt marcada en l'UV, cosa que suposa que esdevinguen més conspicus quan es veuen

superposats sobre fons que no reflecteixen l'UV, com a mínim per als animals amb visió en l'UV. A més a més, la localització de les taques UV-blau les fa particularment visibles quan són exhibides als conespecífics o als depredadors terrestres durant les exhibicions amb el cos comprimit sagitalment, cosa plenament consistent amb una funció comunicativa.

En aquelles espècies en què hi ha diferències sexuals en la coloració, les coloracions conspicues poden jugar un paper en el reconeixement sexual (Cooper & Burns, 1987; Cooper & Vitt, 1988). En *G. galloti*, les taques UV-blau sexualment dicromàtiques poden funcionar com a senyals que faciliten el reconeixement sexual (Molina-Borja *et al.*, 2006). De la mateixa manera, els ocells i les OVS UV-blau del llangardaix ocell·lat podrien permetre el reconeixement del sexe dels conespecífics, particularment durant les interaccions a curta distància o en ambients amb poca intensitat lumínica (e.g. als refugis), escenaris en què les longituds d'ona UV són més eficaces. Per altra banda, quan hi ha una variabilitat intrasexual en la coloració, s'ha suggerit que aquestes diferències podrien transmetre informació relativa a característiques intrínseques de l'individu (e.g. edat, dominància, habilitat en el combat). Existeix evidència que relaciona la grandària i/o les característiques espectrals de les taques de color i la qualitat individual dels llangardaixos, encara que es coneix ben poc del paper que hi juga la reflectància en l'UV (vegeu, però, el Capítol 6). En l'espècie *Platysaurus broadleyi*, la tonalitat i la intensitat de la coloració UV de la gola són emprades per senyalitzar l'habilitat en el combat durant la fase de valoració en els combats entre mascles (Stapley & Whiting, 2006; Whiting *et al.*, 2006). En *G. galloti*, l'àrea total coberta per taques UV-blau és major en els mascles més grans (i.e. més pesats), i tant la grandària corporal com l'àrea total coberta per taques UV-blau són predictors significatius de la dominància i de l'habilitat en el combat (Huyghe *et al.*, 2005). En el llangardaix ocell·lat, hem demostrat que els mascles més grans (normalment més vells) tenen els ocells més grans i l'àrea total coberta per ocells és també major que la dels mascles menors (normalment més joves), cosa que suggereix que aquests trets podrien funcionar com a indicadors de la grandària o l'edat, i possiblement també transmeten informació sobre l'habilitat per al combat.

Cas 3

5.4 Els lacèrtids blaus i els blaus dels lacèrtids. Policromatisme UV en *Podarcis lilfordi*

5.4.1 Introducció

Encara que els vertebrats exhibeixen colors de tots els tipus coneguts, les coloracions *blaves* són relativament infreqüents entre els rèptils i els amfibis (Bagnara *et al.*, 2007). No obstant, alguns escatosos mostren coloracions *blaves* molt cridaneres, distribuïdes per tot el seu cos, o per grans porcions d'aquest (per a un exemple particularment exagerat, vegeu la Foto 3 del material suplementari de Macedonia *et al.*, 2009; Figura 5.4.1). De llangardaixos amb el cos *blau*, n'han estat identificats a les famílies Agamidae (e.g. *Acanthocerus atricollis*), Crotaphytidae (e.g. *Crotaphytus dickersonae*), Polychrotidae (e.g. *Anolis gorgonae*), Gekkonidae (e.g. *Lygodactylus williamsi*), Teiidae (e.g. *Cnemidophorus lemniscatus*), Lacertidae (e.g. *Podarcis sicula caerulea*) i també en algunes serps (e.g. *Calliophis bivirgatus*).

Molts lacèrtids no són *blaus* completament, però, per contra, posseeixen taques *blaves* discretes en algunes escates molt concretes dels seus flancs, o associades al cap, com per exemple gran part de les espècies analitzades ací (vegeu el Capítol 4). En moltes espècies de la subfamília Gallotinae i en la tribu Lacertini les taques *blaves* estan localitzades a les OVS i en forma d'ocells a la regió dels múscles o els flancs (Arnold, 1989; Arnold & Ovenden, 2002; Arnold *et al.*, 2007). Les goles *blaves* i els caps *blaus* són també presents en diverses espècies (e.g. *Algyroides nigropunctatus*, *Lacerta schreiberi*),



Figura 5.4.1. Mascle adult de *Crotaphytus dickersonae* de Kino Nuevo prop de Isla Tiburon. Foto de Paul S. Hamilton que acompanya com a material suplementari de Macedonia *et al.*, 2009.

i les cues *blaves* o *blavenques* són comunes entre els juvenils de diversos gèneres (e.g. *Podarcis*, *Iberolacerta*, *Acanthodactylus*, *Omanosaura*) (Arnold & Ovenden, 2002; Hawlena, 2009) (Figura 5.4.2).

Les coloracions *blaves* dels lacèrtids de què tenim constància que presenten el seu màxim de reflectància per sota dels 400 nm (i són per tant UV-blau; vegeu el Capítol 4), inclouen els ocells i les OVS *blaves* (Thorpe & Richard, 2001; Font & Molina-Borja, 2004; Molina-Borja *et al.*, 2006; Font *et al.*, 2009) les goles i els caps *blaus* (Thorpe & Richard, 2001; Font & Molina-Borja, 2004; Molina-Borja *et al.*, 2006; Martín & López, 2009; Bajer *et al.*, 2010) i les cues *blaves* (Hawlena, 2009).

El patró de coloració comú en els Lacertini menuts i mitjans, que hem descrit anteriorment, consisteix en taques UV-blau discretes restringides a algunes zones del cos (flancs, àrea gular, cua), però també hi ha casos ben documentats de lacèrtids en què la coloració *blava* s'estén per zones més grans del tegument, fins i tot cobrint la totalitat de la superfície corporal (Arnold & Ovenden, 2002; Corti & Lo Cascio, 2002; Galán, 2006, 2010; Arribas *et al.*, 2008; Fulgione *et al.*, 2008). En general, la coloració *blava* és veu afavorida per la melanització de la dermis (Bagnara *et al.*, 2007) i sembla particularment comuna en lacèrtids insulars (Bauwens & Castilla, 1998; Corti & Lo Cascio, 2002; Raia

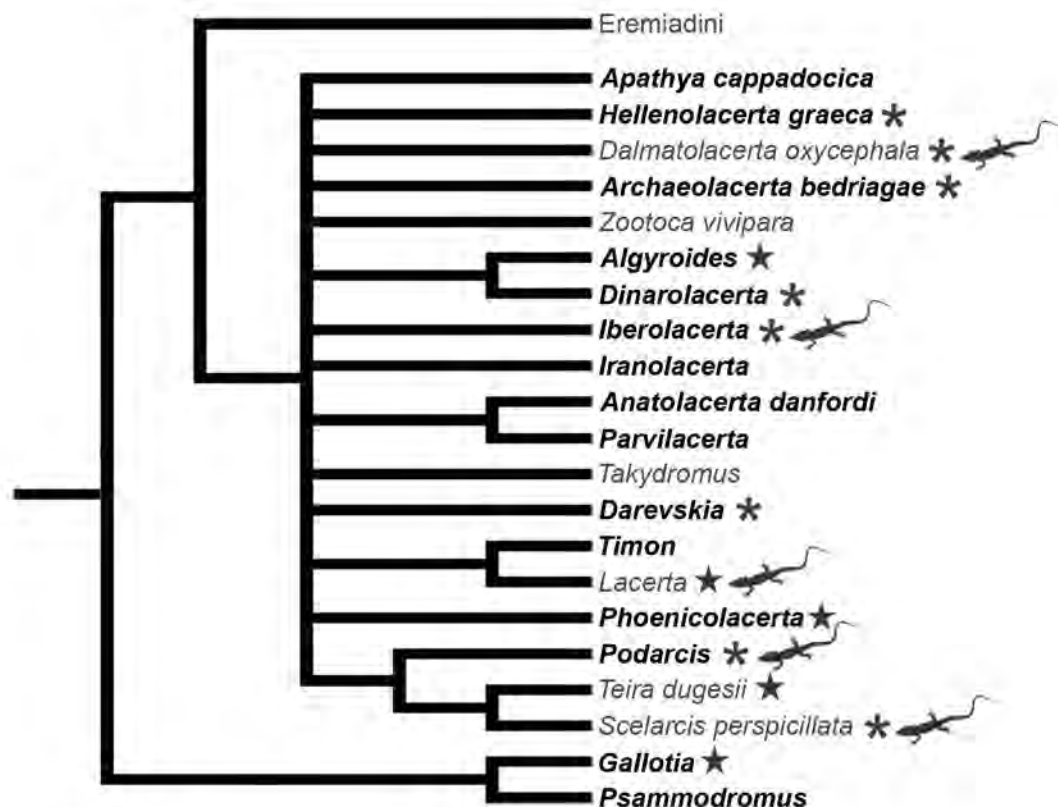


Figura 5.4.2. Distribució filogenètica de les coloracions *blaves* presents en els gèneres de Gallotiinae i Lacertini. Per tal de simplificar, els gèneres d'Ereimiadini es presenten agrupats perquè només algunes espècies presenten coloracions *blaves*. Els noms en negre indiquen els gèneres amb el patró comú de Gallotiinae i Lacertini (ocells i/o OVS UV-blau). Les estrelles indiquen altres superfícies *blaves* com la gola o el cap. Els asteriscs indiquen les cues *blaves* en els juvenils (i també en els adults en algunes espècies). Els llangardaixos indiquen els gèneres en què com a mínim alguna espècie o subespècie presenta un fenotip blau (i.e. amb grans superfícies *blaves*). La filogènia està basada en Arnold *et al.* (2007). Els caràcters de color estan basats en Arnold & Oveden (2002), Arnold *et al.* (2007), Corti & Lo Cascio (2002), Galán (2006, 2010), Bagnara *et al.* (2007), Arribas *et al.* (2008), Raia *et al.* (2010) i en dades pròpies.

et al., 2010). Encara que els lacèrtids amb el cos *blau* han inspirat moltes i diverses interpretacions (revisades a Fulgione *et al.*, 2008), sorprenentment s'han realitzat pocs estudis empírics i la mesura i l'anàlisi objectives d'aquestes coloracions *blaves* són totalment inexistent.

Amb la intenció d'estudiar les coloracions *blaves* dels lacèrtids, tot descrivint-ne de manera quantitativa les característiques espectrals, ens fixarem en una subespècie *blava* de la sargantana balear, *Podarcis lilfordi*, espècie que habita illes menudes i illots de la costa de Mallorca i Menorca (Illes Balears). Ens hem centrat en *P. lilfordi*, perquè presenta poblacions amb una coloració *blava* i poblacions amb el patró de coloració

comú dels Lacertini (ventralment *rogenques* o *blanques* i amb OVS UV-blau) en altres illes de la seua distribució. Amb intenció d'ampliar l'estudi comparatiu, també presentem en detall dades espectrals de les altres espècies cridanerament *blaves* incloses en la nostra mostra. Un segon objectiu de l'estudi és emprar la modelització del sistema visual per tal d'avaluar la conspicuïtat de la coloració *blava* des de la perspectiva d'un llangardaix i explorar les conseqüències d'exhibir la coloració *blava* des del punt de vista de les pressions selectives associades a les coloracions conspicues (Fleishman *et al.*, 1997; Quinn & Hews, 2000, 2003; Fleishman & Persons, 2001; Macedonia *et al.*, 2004, 2009; Husak *et al.*, 2006).

5.4.2 Material i mètodes

Espècies d'estudi i presa de dades

Les dues poblacions estudiades de *P. lilfordi* corresponen a *P. lilfordi kuligae*, de l'illa Gran de l'arxipèlag de Cabrera, que té una coloració dorsal variable *negra* o *verd fosc* i les superfícies ventral i ventrolateral *blau fosc* (Figura 5.4.3B, D, F), i *P. lilfordi gigliolii*, de l'illa de la Dragonera, que exhibeix la típica coloració dels Lacertini de grandària menuda-mitjana (i.e. excloent *Lacerta* i *Timon*): dors *verd* o *marró*, OVS *blaves* i ventre i gola d'un *taronja* intens (Figura 5.4.3A, C, E). *P. lilfordi gigliolii* pertany al grup basal de les *P. lilfordi* de Mallorca (Brown *et al.*, 2008; Terrasa *et al.*, 2008), i probablement és el tàxon germà de l'extinta subespècie de l'illa Major de Mallorca. També s'inclouen els espectres d'altres lacèrtids *blaus* per tal d'avaluar la generalitat de les característiques observades a *P. lilfordi kuligae*. Aquestes espècies són: *P. pityusensis formenterae* de l'illa de Formentera (Illes Pitiüses), que presenta els flancs *blavosos* (Figura 5.4.3H), *D. oxycephala* de la ciutat de Dubrovnik (Croàcia) i dos mascles adults *blaus* de *S. perspicillata chabanaudi* de les muntanyes de Jbel Tazzeqa (Marroc) (Figura 5.4.3G). Les dues darreres espècies presenten una coloració ventral *blava* d'aparença metàl·lica, diferent de la coloració present a les taques *blaves* dels flancs (i.e. ocells i OVS UV-blau) presents a la resta de Lacertini. Vegeu-ne les localitats exactes de procedència a la Taula 2.1.

Anàlisi del color i del contrast

Amb l'objectiu de descriure la coloració de *P. lilfordi*, *P. pityusensis formenterae*, *D. oxycephala*, i *S. perspicillata chabanaudi*, de cada espectre hem calculat les variables $\lambda_{\text{màx}}$ i $\%_{\text{màx}}$. Com que totes les OVS UV-blau de *P. lilfordi* i *P. pityusensis formenterae* tenien la mateixa forma espectral, hem restringit les anàlisis a la segona OVS UV-blau del costat dret (fàcilment identificable, normalment més gran que la primera i present a tots els individus mesurats). Per raons similars, en *D. oxycephala* i *S. perspicillata chabanaudi* les mesures es restringiren a l'escata situada al mig del costat dret.

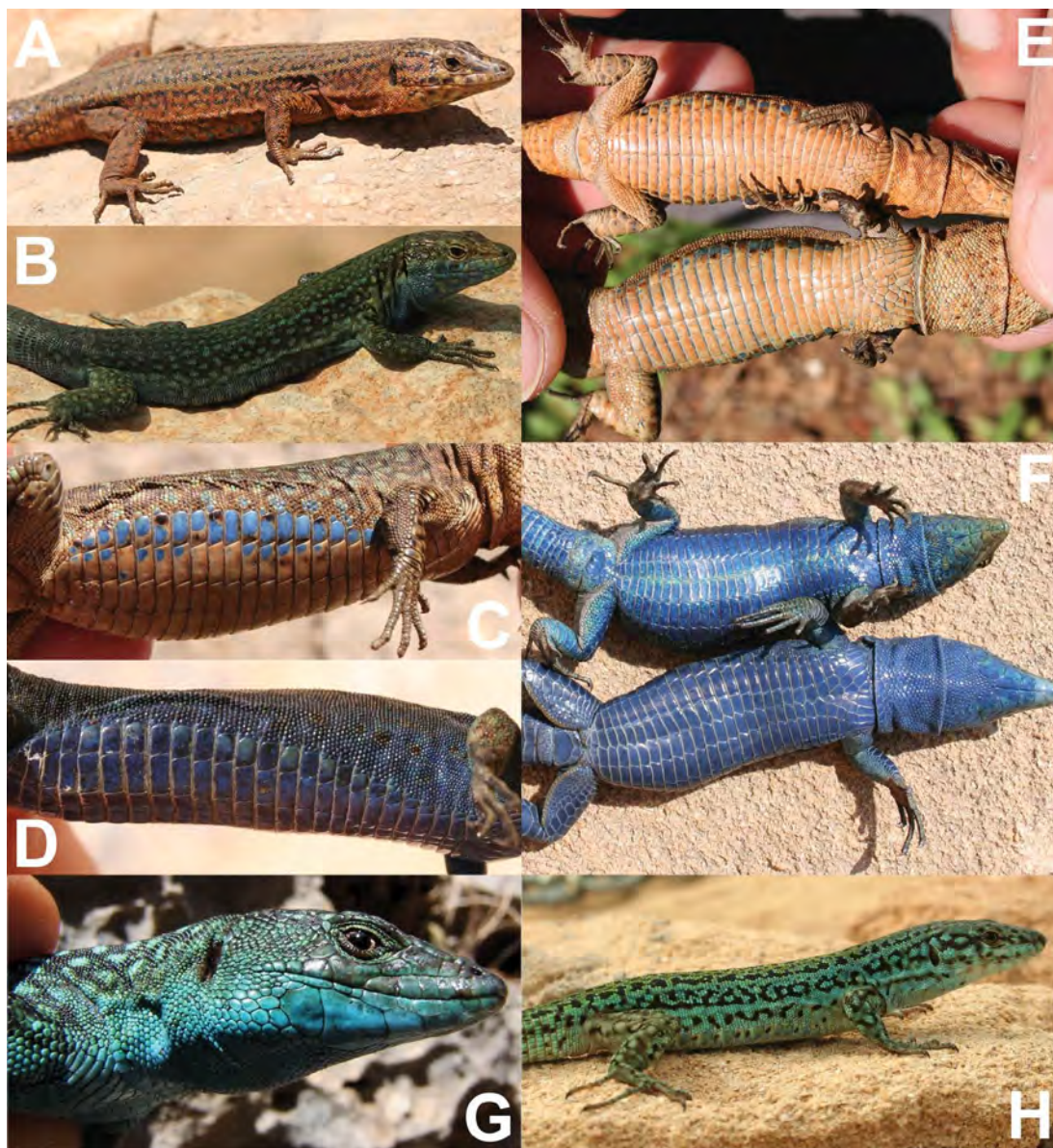


Figura 5.4.3. (A) Mascle de *Podarcis lilfordi gigliolii*. (B) Mascle de *P. lilfordi kuligae*. (C) OVS de *P. lilfordi gigliolii*. (D) OVS de *P. lilfordi kuligae*. (E) Coloració ventral de *P. lilfordi gigliolii* (femella dalt, mascle baix). (F) Coloració ventral de *P. lilfordi kuligae* (femella dalt, mascle baix). (G) Detall de la coloració blava d'alguns mascles de *Scelarcis perspicillata chabanaudi*. (H) Coloració blavenca lateral de *Podarcis pityusensis formenterae*.

Per tal d'avaluar el grau de conspicuïtat i de cripsi, hem emprat les mesures de CC i IC descrites al Capítol 2, basades en l'espai cromàtic d'Endler i Mielke (2005) emprant TetraColorSpace (Stoddard & Prum, 2008). Les comparacions es realitzaren entre: 1) OVS i la roca calcària corresponent a cada població, 2) ventre i roca calcària, i 3) OVS i

ventre. Les dues primeres mesures permeten estimar la cripsi/conspicuïtat generada per les coloracions de les sargantanes sobre els fons naturals. La tercera comparació representa una mesura intraindividual (i.e. corporal) del contrast.

Anàlisi estadística

Les diferències en la localització del pic (i.e. $\lambda_{\text{màx}}$), la intensitat (% màx), CC, IC i els volums del color entre sexes i poblacions foren testades estadísticament. Amb el test de Shapiro-Wilk comprovarem la normalitat de les dades, i posteriorment emprarem l'ANOVA d'un factor o de dos factors en aquells casos en què assumíem la normalitat de les dades. La transformació amb logaritmes no va resoldre la manca de normalitat de la resta de mostres i emprarem el test de Mann-Whitney. Els *P*-valors reflecteixen tests de dues cues.

5.4.3 Resultats

Els espectres representatius de *P. lilfordi* es mostren a la Figura 5.4.4A,B. La Taula 5.4.1 mostra els estadístics descriptius per a $\lambda_{\text{màx}}$ i % màx . Les superfícies ventrals de *P. lilfordi kuligae* tenen el pic de reflectància al voltant dels 390 nm tant en els mascles com en les femelles i, per tant, la seua coloració ventral és UV-blau. No obstant això, les comparacions entre les OVS i el ventre, ambdues superfícies amb una coloració que hem de descriure com a UV-blau, mostren diferències en la forma dels espectres. El pic de reflectància de les OVS UV-blau es troba localitzat a longituds d'ona menors i és més intens que la coloració ventral. Els espectres de reflectància de les OVS UV-blau de les dues subespècies de *P. lilfordi* són molt semblants, amb només algunes variacions menors en la localització del pic de màxima reflectància en els mascles (Taulas 5.4.1 i 5.4.2).

Els espectres de les superfícies *blaves* de les altres espècies de la mostra difereixen de les de *P. lilfordi*. Només les OVS UV-blau de *P. pityusensis formenterae* tenen un únic pic de reflectància en el rang UV ($\lambda_{\text{màx}} = 366,58 \pm 1,55$ nm per a les femelles i $370,16 \pm 1,57$ nm per als mascles; Figura 5.4.4C) similar al de les OVS UV-blau típiques dels Lacertini de grandària menuda-mitjana. Els flancs *blaus* d'aquesta subespècie de *P. pityusensis* tenen el pic de reflectància a $\lambda_{\text{màx}} = 546,13 \pm 5,16$ nm (femelles) i a $530,3 \pm 2,36$ nm (mascles), amb una reflectància en l'UV mínima (Figura 5.4.4C). Per a *D. oxycephala*, Arnold i col·laboradors (2007) suggeriren que la coloració ventral podria estar emmascarant la coloració de les típiques OVS *blaves*. Els espectres mostren que ambdues superfícies, ventre i OVS, són en realitat indistingibles i la seua forma espectral és completament diferent de la de les OVS UV-blau típiques dels Lacertini de grandària menuda-mitjana. De fet, la coloració *blava* de *D. oxycephala* té dos pics de reflectància diferents: el de major reflectància es localitza entre els 620 i els 665 nm,

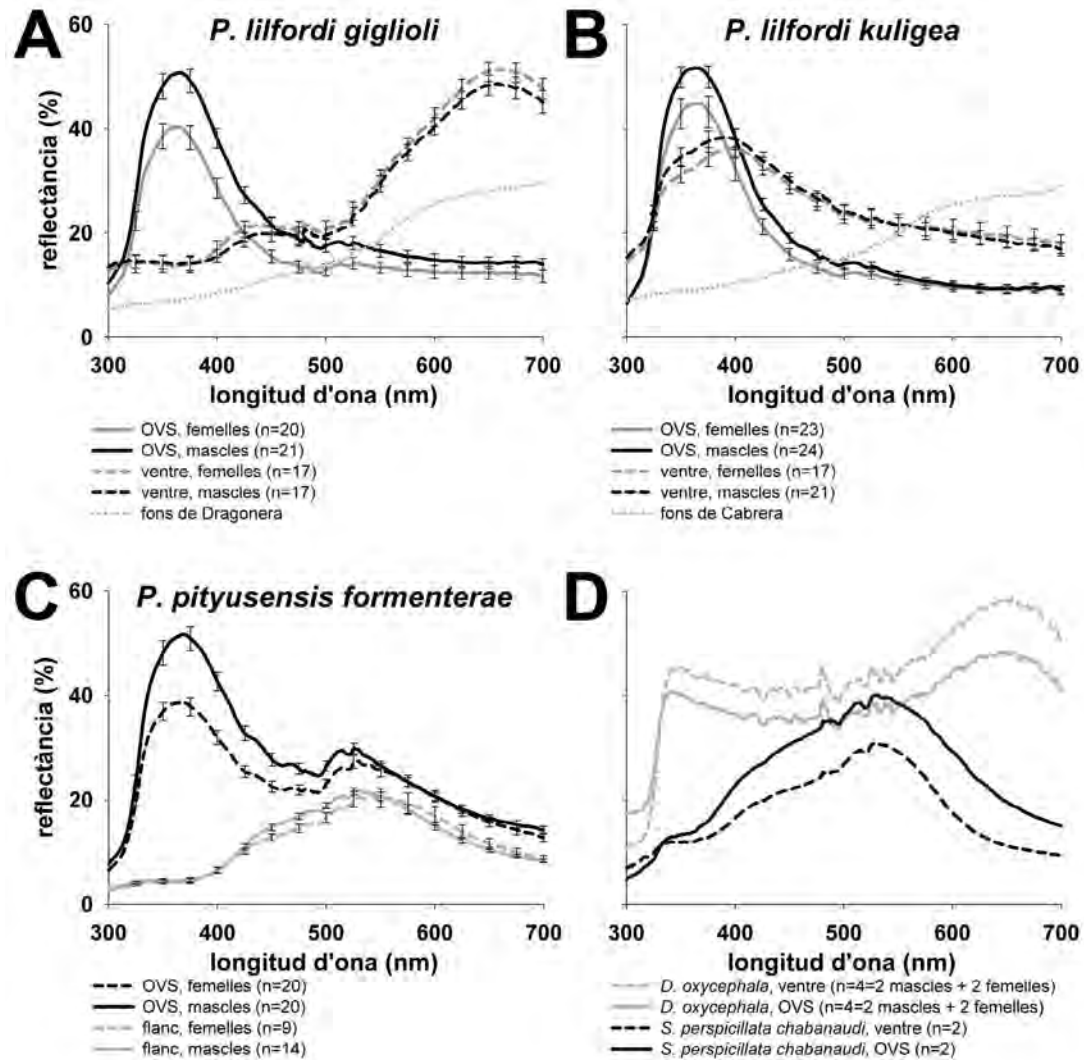


Figura 5.4.4. Espectres de reflectància dels mascles i les femelles de: (A) *Podarcis lilfordi gigliolii* i (B) *P. lilfordi kuligae*, i dels respectius fons (i.e. roca calcària). (C) Espectres de reflectància dels mascles i femelles de *P. pityusensis formenterae*. (D) Espectres de reflectància dels mascles i les femelles considerats en conjunt de *Dalmatolacerta oxycephala* i dels mascles de *Scelarcis perspicillata chabanaudi*. Línies verticals: barres d'error (± 1 SEM).

mentre que el secundari es troba entre els 340 i els 350 nm (Figura 5.4.4D). Encara que la coloració blava de *S. perspicillata chabanaudi* aparentment és molt similar a la de *D. oxycephala*, té un únic pic de reflectància al voltant dels 539 nm i reflecteix ben poc, tant en longituds d'ona curta com llarga (Figura 5.4.4D).

En *P. lilfordi gigliolii*, la combinació del ventre taronja i les OVS UV-blau genera un major contrast cromàtic si la comparem amb la mateixa combinació per a *P. lilfordi*

Taula 5.4.1. Valors (mitjana ± 1 SEM) de $\lambda_{\text{màx}}$ i $\%_{\text{màx}}$ de *Podarcis lilfordi gigliolii* i *P. lilfordi kuligae*.

		ventre		OVS UV-blau	
		$\lambda_{\text{màx}}$ (nm)	$\%_{\text{màx}}$	$\lambda_{\text{màx}}$ (nm)	$\%_{\text{màx}}$
<i>P. lilfordi gigliolii</i>	♀♀	661,31 \pm 4,47	52,22 \pm 1,90	362,88 \pm 1,76	40,88 \pm 2,36
	♂♂	658,13 \pm 3,53	48,90 \pm 2,39	366,33 \pm 1,58	51,10 \pm 2,42
<i>P. lilfordi kuligae</i>	♀♀	397,12 \pm 3,13	36,66 \pm 2,25	363,20 \pm 1,70	45,33 \pm 3,06
	♂♂	396,45 \pm 7,05	38,31 \pm 2,41	362,76 \pm 1,65	53,01 \pm 2,41

Taula 5.4.2. Estadístics de les comparacions d'interès per a $\lambda_{\text{màx}}$ i $\%_{\text{màx}}$ de *Podarcis lilfordi gigliolii* i *P. lilfordi kuligae*. n.s. = resultat no significatiu.

		<i>P. lilfordi kuligae</i>		<i>P. lilfordi gigliolii</i>	
		ventre		OVS UV-blau	
		♀♀	♂♂	♀♀	♂♂
$\lambda_{\text{màx}}$	<i>P. lilfordi kuligae</i>	Z = -5,22	Z = -5,35	Z = -0,04	Z = -2,16
	UV-blue OVS	P < 0,001	P < 0,001	n.s.	P = 0,03
$\%_{\text{màx}}$	<i>P. lilfordi kuligae</i>	F = 4,56	F = 17,36	F = 1,27	F = 0,08
	UV-blue OVS	P = 0,04	P < 0,001	n.s.	n.s.

Taula 5.4.3. Valors (mitjana ± 1 SEM) del contrast cromàtic (CC) i del contrast d'intensitat (IC) de *Podarcis lilfordi gigliolii* (G) i *P. lilfordi kuligae* (K) i els corresponents estadístics. ** = P < 0,01, *** = P < 0,001; n.s. = resultat no significatiu.

		OVS UV-blau vs ventre	OVS UV-blau vs fons	ventre vs fons	
mitjanes	CC	♀♀ G	34,89 \pm 2,08	38,35 \pm 1,55	7,30 \pm 0,78
		♀♀ K	21,28 \pm 1,94	40,93 \pm 1,25	24,96 \pm 1,25
		♂♂ G	36,50 \pm 2,15	39,70 \pm 1,38	8,87 \pm 1,88
		♂♂ K	19,60 \pm 1,69	43,32 \pm 1,35	28,60 \pm 1,04
	IC	♀♀ G	-0,25 \pm 0,04	0,02 \pm 0,03	0,27 \pm 0,02
		♀♀ K	-0,21 \pm 0,04	-0,03 \pm 0,03	0,19 \pm 0,03
estadístics	població		$F_{1,67} = 91,23^{***}$	$F_{1,67} = 19,14^{***}$	$F_{1,67} = 835,67^{***}$
		sexe	$F_{1,67} = 0,01$; n.s.	$F_{1,67} = 0,02$; n.s.	$F_{1,67} = 3,06$; n.s.
	interacció		$F_{1,67} = 0,20$; n.s.	$F_{1,67} = 0,21$; n.s.	$F_{1,67} = 0,03$; n.s.
		població	$F_{1,67} = 0,41$; n.s.	$F_{1,67} = 19,193^{***}$	$F_{1,67} = 27,64^{***}$
	IC	sexe	$F_{1,67} = 10,45^{**}$	$F_{1,67} = 17,73^{***}$	$F_{1,67} = 0,01$; n.s.
		interacció	$F_{1,67} = 1,32$; n.s.	$F_{1,67} = 0,66$; n.s.	$F_{1,67} = 0,49$; n.s.

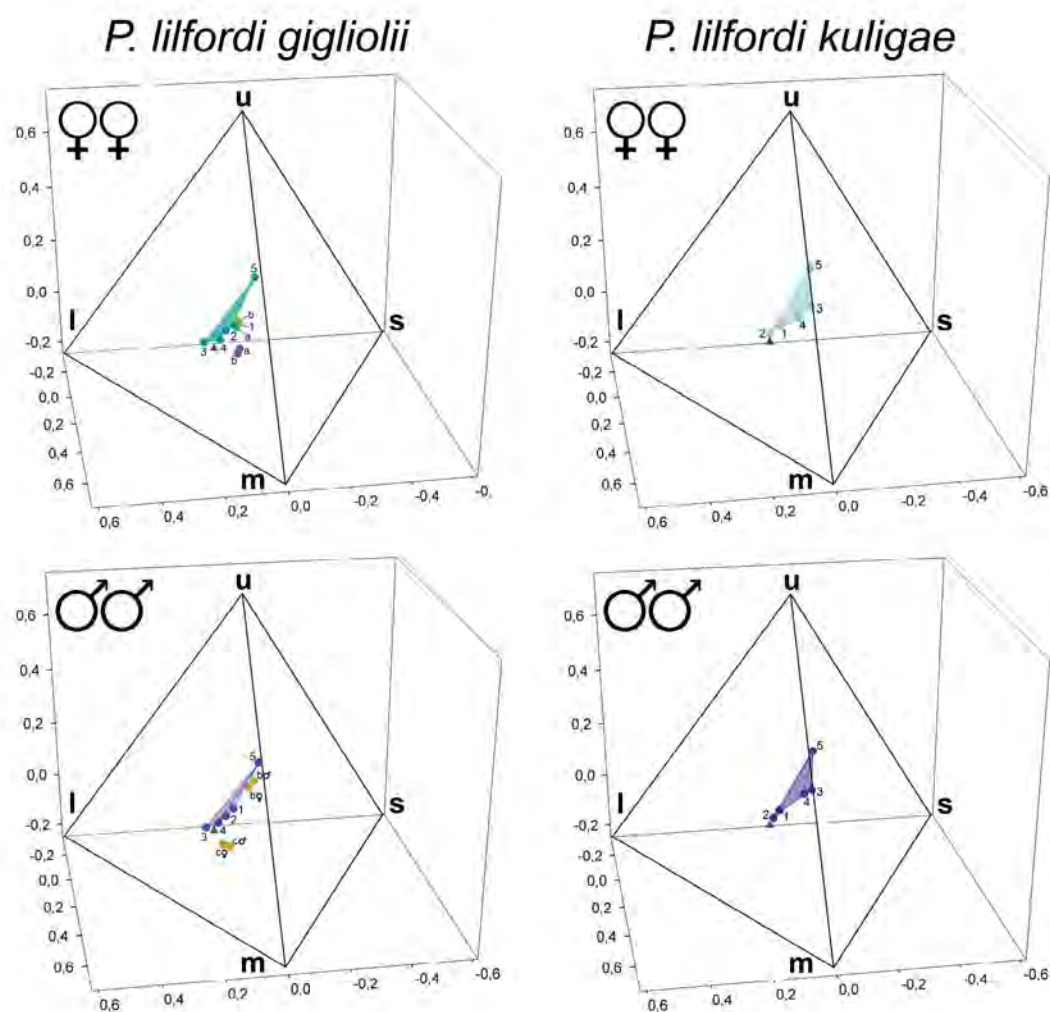


Figura 5.4.5. Volums cromàtics de *Podarcis lilfordi gigliolii* i *P. lilfordi kuligae*. u, s, m, l representen respectivament la sensibilitat relativa dels cons sensibles a les longituds d'ona UV, curta, mitja i llarga. Els vèrtexs del tetraedre representen la percepció dels espectres hipotètics que provoquen l'estimulació màxima de només un tipus de con i no estimulen la resta (e.g. vèrtex u: estimulació del con U = 1, estimulació del con S = estimulació del con M = estimulació del con L = 0). Els punts blaus representen la posició dels punts cromàtics: 1 = cap, 2 = dors, 3 = gola, 4 = ventre, 5 = OVS UV-blau (e.g. en les femelles de *P. lilfordi gigliolii*, la posició del cap ve donada pels següents valors d'estimulació: u = 0,2317, s = 0,234, m = 0,2462, l = 0,2881, que són representats a l'espai cromàtic tetraèdric per les següents coordenades cartesianes: X = 0,0331, Y = -0,0105, Z = -0,0183). L'àrea acolorida delimitada pels punts cromàtics representa el volum cromàtic. Els punts taronja, verds i morats representen respectivament els punts cromàtics de *P. pityusensis formenterae*, *Scelarcis perspicillata chabanaudi* i *Dalmatolacerta oxycephala*, a = ventre, b = OVS, c = flanc.

kuligae, però el contrast cromàtic produït pel ventre i el fons natural és major en *P. lilfordi kuligae* (Taula 5.4.3). Els contrastes entre les OVS UV-blau i el fons natural són similars en les femelles d'ambdues subespècies, però no en els mascles (Taula 5.4.3).

Els volums del color són similars en ambdues subespècies de *P. lilfordi*. No hem trobat cap diferència significativa per al factor població ($F_{1,82} = 0,90$), per al factor sexe ($F_{1,82} = 2,11$) ni per a la interacció ($F_{1,82} = 1,78$) (en tots els casos $P > 0,05$). De totes maneres, la seua localització en l'espai tetraèdric difereix (Figura 5.4.5). Les nostres dades indiquen que *P. lilfordi gigliolii* és una subespècie sexualment dicromàtica: les femelles tenen el pic de reflectància de les OVS UV-blau a longituds d'ona menors ($F_{1,39} = 9,147$, $P < 0,01$) i el seu volum del color és major ($Z = -2,045$, $P < 0,05$) que el dels mascles. Les altres comparacions no foren estadísticament significatives.

5.4.4 Discussió

Els nostres resultats revelen nivells de complexitat prèviament insospitats en les coloracions *blaves*, com a mínim per als lacèrtids, i hem de considerar-los com una advertència en contra de les generalitzacions precipitades. Dues conclusions principals podem extreure d'aquest estudi. La primera és que els lacèrtids, encara que siga només en certes espècies, subespècies o fenotips, mostren una gran varietat de coloracions *blaves* espectralment diferents, que sovint són indistingibles o molt similars per a l'ull humà. Pel que fa a la segona, aquestes coloracions *blaves* diferents han estat conformades probablement per forces selectives diferents.

Els lacèrtids blaus i els blaus dels lacèrtids

Fixant-nos en els *blaus* percebuts pels humans, els lacèrtids posseeixen com a mínim tres classes de coloracions espectralment diferents: (1) les taques UV-blau, caracteritzades per un únic pic en l'UV pròxim (OVS UV-blau de moltes espècies de *Podarcis* –vegeu també els Capítols 4 i 6– i la coloració ventral de *P. lilfordi kuligae*), (2) les superfícies *blaves* metàl·liques, caracteritzades per un pic de reflectància principal situat a longituds d'ona llarga i un de secundari en l'UV (*D. oxycephala*) i (3) les superfícies *blaves* sense reflectància en l'UV, amb un únic pic de reflectància al voltant dels 540 nm (flancs de *P. pityusensis formenterae* i superfícies ventrals de *S. perspicillata chabanaudi*). Així, les coloracions *blaves* de diferents parts del cos o de diferents espècies poden diferir en les seues característiques espectrals i, potencialment, podrien servir per a diferents funcions, o bé ser el resultat de règims selectius diferents. A més a més, molt possiblement caldria incloure dues categories més, encara que rares, a la classificació feta al capítol anterior.

Els espectres de reflectància de les OVS UV-blau de *P. lilfordi* i *P. pityusensis* són semblants als d'altres lacèrtids (*Gallotia*, *Podarcis*, *Iberolacerta* i *Timon*, Capítol 4). Atesa la seua distribució generalitzada i la seua presència en el grup basal Gallotinae, la possessió de les OVS UV-blau sembla ser la condició ancestral per als lacèrtids (Capítol 4). Les OVS UV-blau romandrien amb les mateixes característiques en la majoria dels gèneres, cosa que suggereix que poden estar sotmeses a selecció estabilitzadora,

possiblement perquè juguen un paper important en la comunicació social (Capítols 6 i 7). En canvi, les altres coloracions *blaves* trobades als lacèrtids semblen caràcters nous i independents que han evolucionat sota condicions particulars, com per exemple la insularitat (Bauwens & Castilla, 1998; Corti & Lo Cascio, 2002; Bagnara *et al.*, 2007; Fulgione *et al.*, 2008; Raia *et al.*, 2010).

Producció de la reflectància en l'UV i les coloracions blaves de la pell dels lacèrtids

Les coloracions blaves o UV-blau dels lacèrtids podrien ser el resultat de canvis en la concentració dels pigments i/o de modificacions en els iridòfors a les escates que normalment mostren altres coloracions (vegeu la Caixa 1 per a una millor comprensió de la naturalesa de la producció dels colors en els llangardaixos). Els animals axàntics, en els quals la concentració dels pigments que reflecteixen les longituds d'ona llarga en els xantòfors es veu reduïda, són molt sovint *blaus* (Bagnara *et al.*, 2007). Així, per exemple, Arribas i col·laboradors (2008) especulen raonablement amb la hipòtesi que una disminució en la concentració dels pigments dels xantòfors podria ser responsable de la coloració *blava* d'alguns exemplars de certes poblacions d'*Iberolacerta*. Els treballs realitzats amb els llangardaixos del gènere *Sceloporus* (Phrynosomatidae) han revelat que la coloració *blava* pot també ser resultat d'un increment en la quantitat de melanina als melanòfors dèrmics, mitjançada per un increment en els nivells de testosterona (Hews & Quinn, 2003; Quinn & Hews, 2003). De fet, les coloracions corporals *blaves* han estat considerades com una forma de melanisme (Raia *et al.*, 2010).

L'explicació més parsimoniosa per a la producció de les coloracions *blaves* en els lacèrtids implica la combinació de canvis en els xantòfors i en els melanòfors. A part que els pigments que reflecteixen longituds d'ona llarga no han de ser expressats als xantòfors dels llangardaixos *blaus*, un increment en el nombre de melanòfors i/o en la seua concentració de melanina (associats a la maduresa sexual i a l'increment corresponent dels nivells de testosterona; Bauwens & Castilla, 1998) facilita l'absorció de totes les longituds d'ona no reflectides pels iridòfors. D'acord amb aquest model, les diferències espectrals entre les diverses coloracions *blaves* en distintes parts del cos o distintes espècies podria estar causada per la grandària i l'organització dels paquets de guanina dels iridòfors i/o per les variacions en la concentració de melanina dels melanòfors.

Llangardaixos blaus: adaptació o subproducte?

Tradicionalment, s'ha defensat que la selecció sexual afavoreix les coloracions conspicues i l'ornamentació exagerada, particularment en els mascles, mentre que la selecció natural tendeix a afavorir les coloracions críptiques i a reduir l'ornamentació (Bradbury & Vehrencamp, 2011). En els llangardaixos, el compromís entre la selecció

natural i la selecció sexual sovint dóna com a resultat individus relativament críptics dorsalment (presumiblement, la part del cos més exposada als depredadors visuals aeris o de grans dimensions), però amb coloracions laterals i ventrolaterals conspicues, que poden actuar com a senyals relativament privats, que són revelats només als conespecífics mitjançant exhibicions estereotipades durant les interaccions socials (e.g. Whiting *et al.*, 2006; vegeu el Capítol 6). De manera consistent amb el model proposat de senyals socials, les coloracions *blaves* es localitzen sovint als flancs o a l'àrea gular (e.g. Quinn & Hews, 2000; Molina-Borja *et al.*, 2006). Una excepció a aquest patró general és el d'aquelles espècies amb tot, o com a mínim una gran part del cos, de color *blau*.

Les explicacions del significat últim de les coloracions *blaves* del cos en els llangardaixos són controvertides. L'evolució de patrons de coloració conspicus en poblacions insulars ha estat tradicionalment explicada per la relaxació en les pressions de depredació que normalment s'esperen en aquests ambients. De manera alternativa, Raia i col·laboradors (2010) suggereixen que la coloració *blava* podria ser un subproducte no adaptatiu de la selecció per alts nivells de receptors de melanocortina, que ocorre sota condicions insulars particulars (i.e. una densitat poblacional baixa i/o fluctuant). Per contra, l'anàlisi feta per Macedonia i col·laboradors (2009), basada en l'ecologia sensorial, suggereix que els dorsos i flancs *blaus* de les poblacions costaneres de *Crotaphytus dickersonae* podrien tenir una funció críptica quan els llangardaixos són vistos superposats contra el cel o la mar (Figura 5.4.1). De fet, aquestes dues hipòtesis no són mútuament excloents, ja que la funció críptica podria haver-se assolit com una funció secundària (i.e. una exaptació) d'una coloració prèviament no funcional.

Les nostres anàlisis contribueixen amb nous elements al debat. Si considerem les mesures de contrast fetes amb els lacèrtids analitzats ací, una funció críptica de les coloracions *blaves* sembla plausible només per a la coloració lateral *blavenca* i que no reflecteix l'UV de *P. pityusensis formenterae* (similar a la coloració dorsal i lateral dels exemplars *blaus* de *C. dickersonae*). Aquesta hipòtesi però, no és raonable per a les coloracions predominantment UV de *P. lilfordi kuligae* perquè el component UV de la radiància del cel i de la mar és relativament baix (Macedonia *et al.*, 2009; Figura 6.5). En realitat, el contrast generat per les superfícies UV-blau sobre el fons suggereix l'acció selectiva de pressions relacionades amb l'increment de la detectabilitat (i, potencialment, la senyalització).

Implicacions en la detectabilitat i la possible funció comunicativa de les coloracions UV-blau

L'evolució i el manteniment de sistemes estables de comunicació exigeixen senyals fiables, i.e. que hi haja una correlació entre la variació en una o diverses característiques del senyal (e.g. intensitat, tonalitat, grandària de la taca de color, etc.) i algun atribut de l'emissor o de l'ambient del qual el receptor pugua extreure algun benefici en detectar-lo (vegeu el Capítol 6). Aquesta correlació és la que fa que la resposta del receptor al senyal cromàtic siga adaptativa (Searcy & Nowicki, 2005; Font & Carazo, 2010). S'ha suggerit que

les coloracions estructurals conspicues de les aus tenen una funció com a trets dependents de la condició de l'emissor i poden proporcionar informació honesta sobre la seua qualitat (e.g. estabilitat en el desenvolupament), condició, viabilitat i càrrega parasitària (Keyser & Hill, 1999; Doucet & Montgomerie, 2003; Peters *et al.*, 2007; Shawkey *et al.*, 2007; Siitari *et al.*, 2007). Els colors estructurals dels llangardaixos podrien funcionar de manera similar gràcies a la seua dependència de l'organització dels paquets de guanina. En diverses espècies de *Sceloporus*, les taques ventrolaterals *blaves* actuen com a senyals socials que els mascles dirigeixen a les femelles o a uns altres mascles (Cooper & Burns, 1987; Quinn & Hews, 2000; Hews & Quinn, 2003), i l'agressivitat intrasexual correlaciona amb l'expressió del fenotip *blau* (Hews & Quinn, 2003). De manera similar, la qualitat individual dels mascles sembla estar relacionada amb les OVS UV-blau de *Podarcis muralis*, espècie en què les OVS amb un cromatisme UV major apareixen als mascles amb millors condicions per al combat (vegeu aquest estudi al Capítol 6).

Les coloracions altament contrastades milloren la detectabilitat dels senyals i poden facilitar-ne la discriminabilitat i la memorabilitat (Rowe, 1999; Bradbury & Vehrencamp, 2011), i, alhora, permeten la transmissió de senyals complexos (Candolin, 2003; Partan & Marler, 2005; Bradbury & Vehrencamp, 2011). En els Lacertini de grandària menuda-mitjana, el patró de color típic combina les longituds d'ona curta (i.e. OVS UV-blau) amb les longituds d'ona llarga (e.g. ventre *rosa*, *groc*, *taronja*), donant lloc a un patró molt contrastat (aquest tema es tracta extensament al Capítol 6). Comparat amb aquest patró general, les OVS UV-blau de *P. lilfordi kuligae* estan envoltades d'escates també UV-blau, que provoquen un patró relativament poc contrastat cromàticament i en intensitat, el qual podria causar una disminució en la seua eficàcia. No obstant, les comparacions de la cripsi/conspicuitat entre les dues subespècies de *P. lilfordi* suggereixen que els seus patrons de coloració podrien actuar com un compromís de detectabilitat. Mentre que *P. lilfordi gigliolii* té una conspicuitat corporal major que *P. lilfordi kuligae*, la gran superfície UV-blau que presenta *P. lilfordi kuligae* maximitza el contrast cromàtic contra els fons naturals en què no hi ha cap objecte que reflectesca aquestes longituds d'ona (Uy & Endler, 2004).

Consideracions finals

Estem lluny d'entendre l'evolució de les coloracions *blaves* dels lacèrtids, probablement perquè tenen múltiples funcions i orígens evolutius. Els esforços futurs hauran de centrar-se en l'estudi de la influència dels nivells hormonals en l'expressió de les coloracions UV-blau i les conseqüències comportamentals d'aquests canvis de color. Així mateix, aconseguir dades de les poblacions *blaves* de *P. sicula caerulea* i *P. sicula klemmeri* podria ajudar-nos a valorar la generalitat dels patrons blaus en *Podarcis* i a complementar amb dades espectrals als estudis fets pel grup de Fulgione i col·laboradors (Fulgione *et al.*, 2008; Raia *et al.*, 2010).

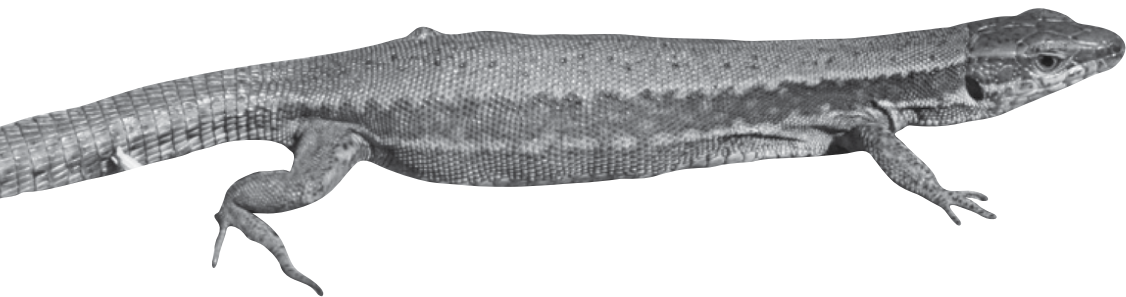
5.5. Visió de conjunt

Els estudis precedents són tres bons exemples de la importància d'estudiar els caràcters de color considerant les particularitats sensorials dels receptors primaris dels senyals cromàtics, que són els que, de fet, més condicionen l'evolució de la majoria de les coloracions dels animals (Bennett & Cuthill, 1994; Bennett *et al.*, 1994; Cuthill *et al.*, 2000b; Eaton, 2005). Els herpetòlegs l'han errada sovint, assumint que la percepció visual dels llangardaixos és similar a la nostra i que, per tant, els llangardaixos percebran les seues taques de color de la mateixa manera com les percebem nosaltres. Ateses les grans diferències en la percepció visual entre llangardaixos i humans (Capítols 1 i 3), aquesta assumpció és incorrecta en la majoria dels casos. Els nostres resultats suposen haver de reconsiderar hipòtesis prèvies fetes amb espècies molt estudiades, de les quals es considerava que teníem uns bons coneixements.

El resultat més important d'aquests estudis és que, a conseqüència d'incloure l'espectre UV en l'estudi dels lacèrtids, hem descobert múltiples fonts de variabilitat cromàtica que podem relacionar principalment amb fenòmens implicats en la comunicació. Aquest fet, però, no ens hauria de sorprendre gens, ja que coneixem molts casos semblants en altres grups de llangardaixos (Fleishman *et al.*, 1993; Lappin *et al.*, 2006; Stapley & Whiting, 2006; Whiting *et al.*, 2006; Nicholson *et al.*, 2007), i constitueix un argument més en contra de la dicotomia simplista entre els Iguania visuals i els Scleroglossa quimiosensorials. De fet, si afegim els nostres resultats als altres estudis amb llangardaixos (Fleishman *et al.*, 1993; LeBas & Marshall, 2000; Blomberg *et al.*, 2001; Fleishman & Persons, 2001; Macedonia, 2001; Stoehr & McGraw, 2001; Thorpe, 2002; Macedonia *et al.*, 2003; Thorpe & Stenson, 2003), sembla que les coloracions UV estan molt esteses entre aquest grup de rèptils (Capítol 4), cosa que els equipara a grups molt més estudiats fins al moment en què, per exemple respecte a les aus, es parla de la ubiqüitat de les coloracions UV (Eaton & Lanyon, 2003).

Capítol 6

Eficàcia i contingut de les coloracions dels lacèrtids



6.1. Introducció

Generalment, la selecció natural promou el camuflatge dels animals, els quals solen adoptar coloracions críptiques, disruptives o mitjançant el fenomen de la *masquerade* (Lythgoe, 1979; Endler, 1980, 1983, 2006; Cuthill *et al.*, 2005; Merilaita & Lind, 2005; Buresch *et al.*, 2011), i només afavoreix les coloracions cridaneres quan estan relacionades amb la comunicació (Leimar *et al.*, 1986; Ruxton *et al.*, 2004; Mappes *et al.*, 2005; Merilaita & Tullberg, 2005; Tullberg *et al.*, 2005; Stevens & Ruxton, 2012). La comunicació fomenta de manera generalitzada les coloracions conspicues (*ornamental colorations*). Per tant, quan una coloració té una funció comunicativa, s'estableix un compromís entre pressions de selecció divergents o fins i tot de signe oposat, entre la necessitat, per part dels animals, de ser detectats pels receptors dels senyals, i la necessitat de dificultar la detecció per part dels observadors no desitjats (*eavesdroppers*) (Endler, 1983; Andersson, 1994; Stuart-Fox *et al.*, 2003; Bradbury & Vehrencamp, 2011). Aquest compromís evolutiu ha donat lloc a diversos tipus d'adaptacions. Entre els llangardaixos, és molt conegut el cas dels *Anolis*, que aconsegueixen maximitzar la conspicuïtat dels seus senyals cromàtics enfront dels conespècífics i disminuir la detecció per part dels depredadors, perquè presenten les coloracions cridaneres localitzades al ventall gular, una estructura retràctil que només despleguen de forma discrecional en les exhibicions que realitzen durant les interaccions socials (Fitch & Hillis, 1984; Font & Rome, 1990; Losos & Chu, 1998; Rand & Williams, 1970; Nicholson *et al.*, 2007). Altres llangardaixos presenten collarets, crestes o altre tipus d'estructures acolorides que despleguen únicament durant les seues interaccions (Watkins, 1998; Stuart-Fox & Ord, 2004; Ord & Stuart-Fox, 2006). Uns altres tenen la

capacitat de variar la seua coloració instantàniament en funció del context (Stuart-Fox *et al.*, 2006a,b, 2007). Aquest tipus de senyals és el que coneixem com a senyals privats, perquè són perceptibles principalment (i de vegades exclusivament) pels destinataris desitjats, però no per la resta de receptors potencials (Espmark *et al.*, 2000). Altres grups de llangardaixos no tenen estructures anatòmiques com els ventalls gulars, però també disposen de senyals cromàtics privats. Aquests llangardaixos presenten les seues coloracions conspicues i sexualment dicromàtiques restringides a zones ventrolaterals i ventrals, que són visibles per part dels conespecífics (i sovint només en contextos socials), però no pels depredadors, especialment per aquells que normalment veuen els llangardaixos dorsalment (Stuart-Fox *et al.*, 2004; Whiting *et al.*, 2006). Açò és el que podem observar, per exemple, en la major part de lacèrtids.

La teoria de la comunicació estableix que, per entendre el disseny evolutiu dels senyals, hem de prestar atenció tant al seu disseny tàctic (i.e. d'eficàcia), com al seu disseny estratègic (i.e. de contingut) (Dawkins & Guilford, 1991; Guilford & Dawkins, 1991; Bradbury & Vehrencamp, 2011). L'eficàcia dels senyals ve donada per la seua detectabilitat, la seua discriminabilitat i, en ocasions, per la seua memorabilitat (Rowe, 1999; Bradbury & Verhencamp, 2011). És a dir, els senyals han de tenir unes característiques tals que afavoresquen la seua detecció i diferenciació de la resta d'estímuls semblants que els envolten, i, fins i tot, poden requerir algun tipus d'aprenentatge previ, per tal de ser plenament eficaços. El contingut dels senyals fa referència a l'existència de correlacions entre la variació en una o diverses característiques del senyal (e.g. intensitat, tonalitat, grandària de la taca de color, etc.) i algun atribut de l'emissor o de l'ambient del qual el receptor pugua extreure algun benefici en detectar-lo (Searcy & Nowicki, 2005; Font & Carazo, 2010; Bradbury & Verhencamp, 2011). Atès que els interessos d'emissors i receptors no solen coincidir, la selecció afavorirà aquells emissors que proporcionen la informació sobre ells mateixos o sobre l'ambient que més els beneficia (i.e. que n'incrementa l'eficàcia biològica), encara que siga falsa o inexacta. Però això, alhora, genera una pressió de selecció sobre els receptors, que eventualment deixaran de respondre als senyals si el fet de respondre-hi els suposa un perjudici (i.e. en disminueix l'eficàcia biològica). Generalment, es considera que, perquè un senyal siga evolutivament estable, ha de ser (de mitjana) veraç o fiable. De no ser així, els receptors deixarien de respondre-hi. Però, quins mecanismes evolutius garanteixen l'honestedat dels senyals dels animals? La majoria de les explicacions disponibles giren al voltant de la idea que, per a ser honestos, els senyals han de ser costosos. El conflicte d'interessos entre emissor i receptor imposa que els senyals hagen de ser honestos, i aquesta honestedat generalment s'ha explicat perquè alguns trets del senyal estan associats a alts costos de producció, manteniment i/o exhibició, relacionats amb el contingut del missatge (Hill, 1996; Grether & Grey, 1996; Jawor & Breitwisch, 2003; Stuart-Fox *et al.*, 2003; Doucet & Meadows, 2009). Aquesta relació és la que fa que la resposta del receptor al senyal siga adaptativa i, per tant, que es mantinguen els senyals en el sistema.

Els estudis sobre les coloracions dels animals han contribuït d'una manera destacada als avanços en la teoria de la comunicació, i han permès d'identificar les pressions relacionades, tant amb l'eficàcia com amb el contingut dels senyals cromàtics (e.g. Cott, 1940; Endler, 1978, 1980, 1983, 1991; Leimar *et al.*, 1986; Hanlon *et al.*, 1999; Gamberale-Stille & Guilford, 2004; Endler & Mielke, 2005; Merilaita & Tullberg, 2005; Tullberg *et al.*, 2005; Darst *et al.*, 2006; Delhey *et al.*, 2007; Doucet *et al.*, 2007; Gómez & Théry, 2007). Quan el disseny dels senyals respon a pressions relacionades amb la comunicació i la selecció sexual, tant el disseny tàctic com l'estratègic tendeixen a fomentar trets exagerats, molt contrastats, i ornamentacions complexes (Endler, 1991a, 1992; Endler & Théry, 1996), principalment en els mascles (Hoelzer, 1989; Heywood, 1989; Andersson, 1994; Møller & de Lope, 1994; Petrie, 1994; Endler & Houde, 1995; Hasselquist *et al.*, 1996; Baird *et al.*, 1997; Owens & Hartley, 1998; Hoffman & Boulin, 2000; Seehausen *et al.*, 1999; Cuthill *et al.*, 2000b; Kwiatkowski & Sullivan, 2002; Smith *et al.*, 2002). Per tant, les coloracions conspicues dels mascles sovint transmeten informació relativa a la seua qualitat i són emprades per la comunicació, tant amb altres mascles com amb les femelles (Andersson, 1994; Hoffman & Boulin, 2000; Seehausen *et al.*, 1999; Cuthill *et al.*, 2000b; Smith *et al.*, 2002). La viabilitat, l'habilitat en el combat, la motivació, la qualitat del territori, la resistència als paràsits o uns bons gens per a la descendència són trets dels mascles que poden ser senyalitzats a través de la coloració (Hill, 1991; Höglund *et al.*, 1992; Møller & de Lope, 1994; Olsson, 1994b; Petrie, 1994; Hasselquist *et al.*, 1996; Olsson *et al.*, 2005a,b; Dijkstra *et al.*, 2007; Loyau *et al.*, 2007). La conseqüència inevitable de l'ús d'aquest tipus de senyals és l'aparició de dicromatismes sexuals marcats (com els que hem vist als capítols 4 i 5) en aquelles espècies que entren senyals cromàtics durant el festeig o en la competició per a l'accés a les femelles.

Encara que la funció comunicativa de les coloracions dels lacèrtids ha estat tradicionalment subestimada, aquesta família mostra patrons de coloració complexos (vegeu els capítols 4, 5 i 7), compostos per coloracions conspicues, que impliquen tant coloracions estructurals com pigmentàries. Recentment, s'ha demostrat que els *grocs* i *rojos* de *Zootoca vivipara* deuen el seu aspecte espectral al contingut de carotenoides del tegument (Fitze *et al.*, 2009; San José, 2012). En canvi, les coloracions UV-blau de les OVS i dels ocells dorsolaterals de moltes espècies de *Podarcis* estan produïdes estructuralment (Spearman & Riley, 1969; Caixa 1). Aquestes coloracions conspicues, doncs, són els candidats més idonis per a actuar com a senyals cromàtics en els lacèrtids, de la mateixa manera que ho fan en molts altres vertebrats (e.g. Badyaev & Hill, 2000, 2002; Grether *et al.*, 2001, 2008; Siefferman & Hill, 2003, 2004; Blount & McGraw, 2008).

En aquest capítol, presentem la primera anàlisi integral de la coloració dels lacèrtids feta utilitzant mètodes objectius i de modelització visual. La nostra espècie model ha sigut *Podarcis muralis*, que presenta la coloració típica dels Lacertini de grandària menuda-mitjana. Aquesta espècie ens ha permès d'estudiar quines coloracions, tant pigmentàries

com estructurals, responen a pressions de selecció relacionades amb el disseny tàctic (considerant les diverses particularitats de la seua ecologia visual) i amb el disseny estratègic. La nostra hipòtesi de partida era que les coloracions ventrolaterals i ventrals que els mascles dels lacèrtids exhibeixen durant les seues interaccions socials (però que queden ocultes en altres contextos i a altres observadors) són les més conspícues i estan relacionades amb la qualitat de l'individu (*condition-dependent*). Per contra, esperem que les coloracions dorsals siguen les que, en l'ecosistema de *P. muralis*, proporcionen la millor cripsi (i.e. segons el sistema sensorial dels *eavesdroppers* tetracromats). Els nostres objectius concrets han sigut: 1) estudiar el grau de cripsi/conspicuitat de les coloracions ventrals, ventrolaterals i dorsals de *P. muralis* en ambdós sexes, i 2) establir les relacions entre les coloracions de *P. muralis* i les variables que expliquen la condició física i la qualitat per al combat dels mascles d'aquesta espècie.

6.2. Material i mètodes

6.2.1. Espècie

Podarcis muralis és l'espècie del seu gènere amb una major distribució geogràfica. La trobem repartida per quasi tot Europa, des del nord de la Península Ibèrica fins a les costes occidentals de la Mar Negra i el nord-oest de Turquia. N'existeixen, a més a més, diverses poblacions disjunctes a les penínsules del nord de la Mediterrània, així com nombroses poblacions insulars (Cheylan, 1988; Arnold & Ovenden, 2002; Corti & Lo Cascio, 2002; Pleguezuelos *et al.*, 2002). Se la troba des del nivell del mar fins els 2200 m d'altitud (Arnold & Ovenden, 2002). També ha estat introduïda a algunes localitats de Nord-Amèrica (Allan *et al.*, 2006).

Al nord de la seua àrea de distribució, aquesta espècie habita zones obertes i assolellades amb acumulacions de roques. A l'extrem sud, queda restringida a zones muntanyoses, tant a zones rocalloses com a talussos i clarianes o boscos de coníferes. També viu en ambients antropitzats. Aprofita principalment superfícies rocoses per termoregular, però també troncs i construccions humanes. A les zones on són presents altres sargantanes que exploten millor els ambients rupícoles (e.g. *P. liolepis*), queden excloses de les zones rocoses i verticals (Arnold & Ovenden, 2002). La seua alimentació està constituïda principalment per insectes i aràcnids, i els seus depredadors naturals principals són alguns ofidis i algunes aus, encara que també apareixen a la dieta d'alguns mamífers (Pérez-Mellado, 1998d). Com ja hem indicat més amunt, les relacions filogenètiques dins la família Lacertidae, i en concret en el gènere *Podarcis*, no estan completament aclarides encara, però, tot i que la posició de *P. muralis* és particularment confusa (e.g. Harris & Arnold, 1999; Poulakakis *et al.*, 2003), cap estudi filogenètic en qüestió la validesa específica.

Com altres espècies de lacèrtids euroasiàtics, *P. muralis* està descrita com una espècie sexualment dicromàtica per a l'ull humà i el seu patró de coloració és prou constant al llarg de quasi tota la seua àrea de distribució (Arnold & Ovenden, 2002). Es tracta d'una espècie que constitueix un model excel·lent per estudiar la coloració dels lacèrtids (i d'altres llangardaixos), perquè és una espècie diürna, habita ambients típics de molts llangardaixos, se la sol trobar en densitats poblacionals elevades i ocupa un lloc ecològic clau en les cadenes tròfiques. A més a més, és un bon model per a estudiar la coloració dels lacèrtids en concret, perquè mostra el patró comú de les espècies menudes i mitjanes dels Lacertini: una coloració dorsal marró críptica i una coloració ventral conspícua –com a mínim a l'ull humà– que inclou la presència de OVS UV-blau (Capítol 4).

El patró dorsal de *P. muralis* és més complex en els mascles, que normalment hi mostren punts *negres*, *grisos* i *marrons*, i són molt freqüents els animals amb patró reticulat. En les femelles, el reticle és rar i el que solen presentar són dues bandes dorsolaterals fosques (Pérez-Mellado, 1998d; Arnold & Ovenden, 2002). En els mascles, la gola i el ventre normalment presenten coloracions *blanc*, *taronja*, i/o *groc* en algunes poblacions (Cheylan, 1988; Sacchi *et al.*, 2007a,b, 2009; Galeotti *et al.*, 2010; Font *et al.*, 2010; Calsbeek *et al.*, 2010) acompanyades de punts *negres*, *marrons* o *rogencs*. Les femelles normalment presenten una coloració ventral *blanca* o *rosada* i, quan és *taronja* (o *grogà*), aquesta coloració normalment es troba restringida a la gola. Així mateix, els punts negres a les escates ventrals de les femelles són molt rars o inexistents. Per la seua part, les OVS UV-blau són predominants en els mascles i rars (i menors) en les femelles. Els ocells dorsolaterals apareixen només en alguns mascles i mai en les femelles. Pel que en sabem, no hi ha cap estudi que descriga cap variació estacional en la coloració d'aquesta espècie.

Per fer aquest estudi, ens hem centrat en la població d'Angostrina (a l'Alta Cerdanya, Pirineu oriental; Taula 2.1). L'àrea d'estudi es troba entre els 1350 i els 1700 m d'altitud, a la solana del massís del Carlit. Està situada a les dues morrenes que delimiten la Vall d'Angostrina i al turó on es troba situat el santuari de Bell-lloc, abraçant les zones baixes de pastura i diversos camps de conreu abandonats de les localitats d'Angostrina, Vilanova de les Escaldes i Dorres. Aquesta població gaudeix d'unes condicions menys extremes que les d'altres punts dels Pirineus per les característiques particulars de la Cerdanya (que és una gran cubeta quasi plana, que presenta una orientació E-O) i pel fet de ser una població situada a la solana. A més a més, l'abandó dels usos humans tradicionals ha donat lloc a una gran àrea desforestada molt assolellada, on abunda l'estrat rocallós. La població és quasi contínua, repartida per marges de camps i camins, les roques de les morrenes i dels prats, i a les construccions humanes. Les roques són principalment esquists i granits. L'estudi s'ha realitzat durant l'època reproductora (i.e. primavera) entre els anys 2005 i 2008. En aquesta població, conviuen individus de tres morfotipus

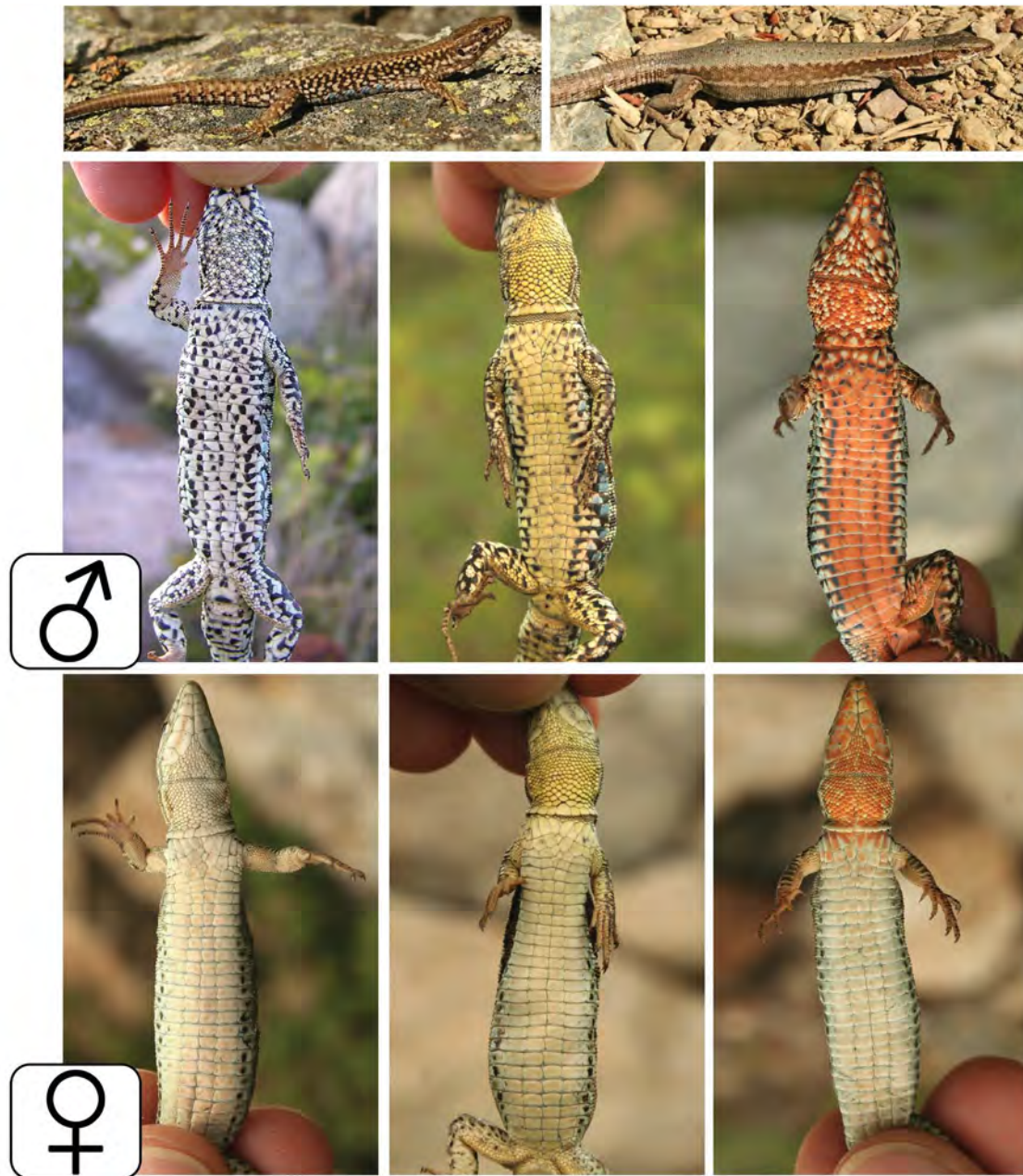


Figura 6.1. Coloracions representatives dels tres morfotipus principals dels individus adults de les poblacions de *Podarcis muralis* de la Cerdanya i zones adjacents. Dalt a l'esquerra, coloració dorsolateral d'un mascle adult. Dalt a la dreta, coloració dorsolateral d'una femella adulta. Al mig, l'aspecte de la coloració ventral dels tres morfotipus principals en els mascles. Baix, els mateixos morfotipus en les femelles. Note's que en les femelles les coloracions groga i taronja només ocupen la gola i només en alguns casos molt excepcionals algunes escates ventrals anteriors apareixen com a taronja.

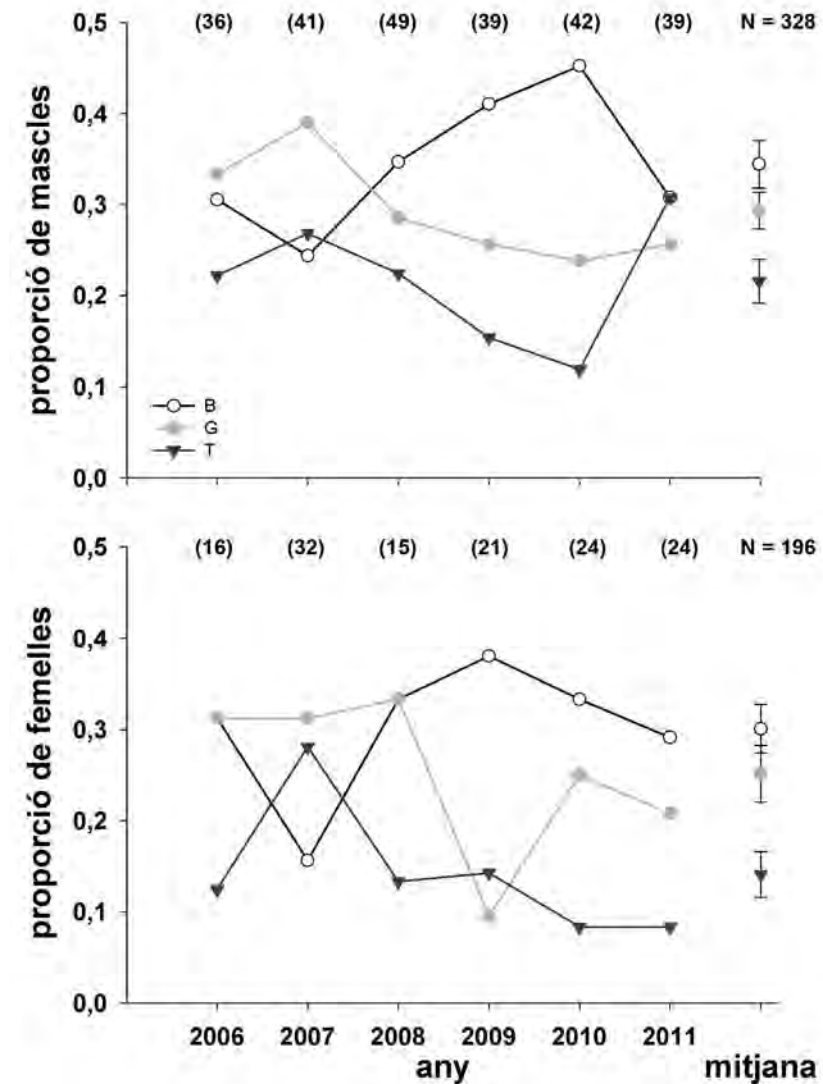


Figura 6.2. Freqüències poblacionals dels morfotipus de color principals per a mascles i femelles d'Angostrina. Morfotipus: B = blanc, G = groc, T = taronja. Per tal de facilitar la comprensió no es presenten els morfotipus intermedis. Entre parèntesis la grandària mostral per a cada any. N = el nombre total d'animals d'un sexe.

principals de color, que es diferencien en la seua coloració ventral *blanca*, *groc* i *taronja* (Figura 6.1), tot i que apareixen en proporcions molt menors individus amb fenotips intermedis (i.e. *blanc/taronja* i *groc/taronja*). Els tres morfotipus principals es troben ben representats a la població al llarg del temps (Figura 6.2).

Tots els animals capturats foren sexats inequívocament per les proporcions del cap i del cos, per la presència de porus femorals desenvolupats i pel gruix de la base de la cua (on se situen els hemipenis). Els exemplars joves (i.e. amb menys de 56 mm de SVL) foren exclosos per tal de garantir que tots els individus presentassen la seua coloració ventral completament desenvolupada (Pérez i de Lanuza, G., Font, E. & Carazo, P. en preparació). Els exemplars amb fenotips intermedis també foren exclosos. En

total, hem mesurat 246 mascles adults i 98 femelles adultes. Amb la intenció d'evitar la pseudoreplicació, abans de retornar els llangardaixos als seus murs, tots els individus foren numerats o pintats amb un codi únic de punts de color i foren marcats mitjançant l'amputació de falanges (Langkilde & Shine, 2006; Perry *et al.*, 2011) per tal de garantir la seua identificació en properes primaveres. No tots els animals han contribuït a totes les mesures, perquè no tots mostren totes les coloracions o bé algunes de les seues taques de color eren massa menudes (e.g. OVS < 2 mm de diàmetre) per poder obtenir-ne mesures adequades (Caixa 2).

6.2.2. Anàlisi de les coloracions

Hem obtingut mesures espectrals de les superfícies més representatives de *P. muralis* (i.e. gola, ventre, OVS i dors) i dels fons naturals més comuns d'aquesta població: el substrat rocós (i.e. esquists, granits) i la molsa, que *P. muralis* molt sovint utilitza per a termoregular. També hem mesurat la resta de coloracions comunes sobre les roques (i.e. líquens de diverses coloracions), que, tot i ser freqüents, representen taques disperses i menudes respecte a la grandària corporal dels animals. Així mateix, hem pres mesures d'irradiància en diverses condicions d'il·luminació i en els diversos llocs freqüentats pels llangardaixos.

Per tal de descriure les coloracions de *P. muralis*, hem emprat les mesures de la tonalitat, la intensitat i el croma de l'anàlisi per segments cromàtics (CS; Endler, 1990) i algunes modificacions segons el tipus de coloració. En resum, les variables emprades han sigut H i λ_{\max} (emprades alternativament segons l'anàlisi), Qt i MC per a les coloracions ventrals; λ_{\max} , Qt i C_{UV} per a les OVS UV-B; λ_{\max} , Qt i C per a les dorsals (vegeu-ne els detalls al Capítol 2).

6.2.3. Cripsi/conspicuitat

A partir dels espectres, hem calculat el contrast d'intensitat (IC) i, emprant la sensibilitat espectral de *Platysaurus broadleyi* com a model del sistema visual dels llangardaixos diürns del subordre Scleroglossa (també vàlid com a model d'altres tetracromats), hem calculat el contrast cromàtic (CC) amb TetraColorSpace (vegeu-ne els detalls al Capítol 2). Per tal de realitzar aquests càlculs, hem considerat l'efecte de la llum ambiental sobre la percepció de les coloracions. Per fer-ho, hem emprat un espectre d'irradiància representatiu d'un dia assolellat (i.e. 10:17h, orientació S amb la fibra col·lectora paral·lela al sòl i perpendicular als murs que ocupa *P. muralis*, perquè és en aquest sentit que les sargantanes reben la major part de la il·luminació durant la seua activitat diària; vegeu els resultats), ja que considerem que aquestes condicions són les que corresponen als moments de màxima activitat de *P. muralis* durant la primavera.

6.2.4. Condició física i qualitat individual dels mascles

Hem emprat l'índex de condició corporal (BCI) i la força de mossegada (BF) com a mesures de la qualitat individual dels mascles (vegeu-ne els detalls al Capítol 2).

6.2.5. Anàlisi estadística

Prèviament a les anàlisis, totes les variables del color foren transformades amb logaritmes decimals, i testades per assumir o rebutjar les premisses de normalitat i d'homoscedasticitat. En aquells casos en què podíem assumir aquestes premisses, hem emprat l'ANOVA de dos factors amb el sexe i el fenotip del color com a factors fixes, la resta de variables les hem analitzades amb el test de Scheirer-Ray-Hare (Sokal & Rohlf, 2009). Per a les comparacions *post-hoc*, aplicarem la correcció de Holm-Bonferroni.

A fi d'estudiar la relació entre les variables de la coloració i les variables morfomètriques i de condició física, en primer lloc férem una aproximació preliminar amb correlacions de Pearson, per tal d'establir quines eren les variables de color de major importància. Segons aquestes anàlisis i l'exploració visual de les dades, les variables de la coloració dorsal no estan correlacionades amb les variables relacionades amb la qualitat dels mascles. Així, doncs, vam optar per excloure les tres variables corresponents al dors de les anàlisis següents, per tal de reduir el nombre total de variables. Com que la coloració present al ventre i a la gola dels mascles de *P. muralis* és idèntica (vegeu la Figura 6.3), només hem emprat les dades referents a la gola com a mesura de la coloració ventral, amb l'objectiu de reduir encara més el conjunt de variables analitzades simultàniament.

Emprarem l'ANOVA d'un factor per testar si existeixen diferències significatives en BCI i BF entre els tres morfos de color. Com que els resultats d'aquestes anàlisis no foren significatius (vegeu els resultats), considerarem la nostra mostra de manera unitària, per tal de detectar quines són les variables clau de la gola i de les OVS UV-blau associades a BCI i BF. Per fer-ho, realitzarem dues anàlisis separades emprant models lineals generalitzats (GLM) amb errors basats en una distribució gaussiana i en una funció *link* d'identitat. Els models inicials inclogueren les següents variables: gola-Qt, gola-MC, OVS- λ_{\max} , OVS-Qt i OVS- C_{UV} . gola-H fou eliminada abans de realitzar les anàlisis de GLM perquè els diagrames de dispersió suggerien colinearitat amb gola-MC, que fou confirmada amb un test de correlació de Pearson ($r^2 = 0,95$, $P < 0,001$). El model d'avaluació, de selecció i el model mitjà foren realitzats amb R v. 2.14.0 (R Development Core Team), emprant una avaluació exhaustiva de tots els models candidats amb glmulti v. 1.04 (Calcagno & Mazancourt, 2010). Emprarem l'avaluació exhaustiva en absència d'una hipòtesi sensible *a priori* sobre quina combinació de variables del color i les seues interaccions podrien representar models de rellevància biològica per a les nostres dades. El model mitjà fou

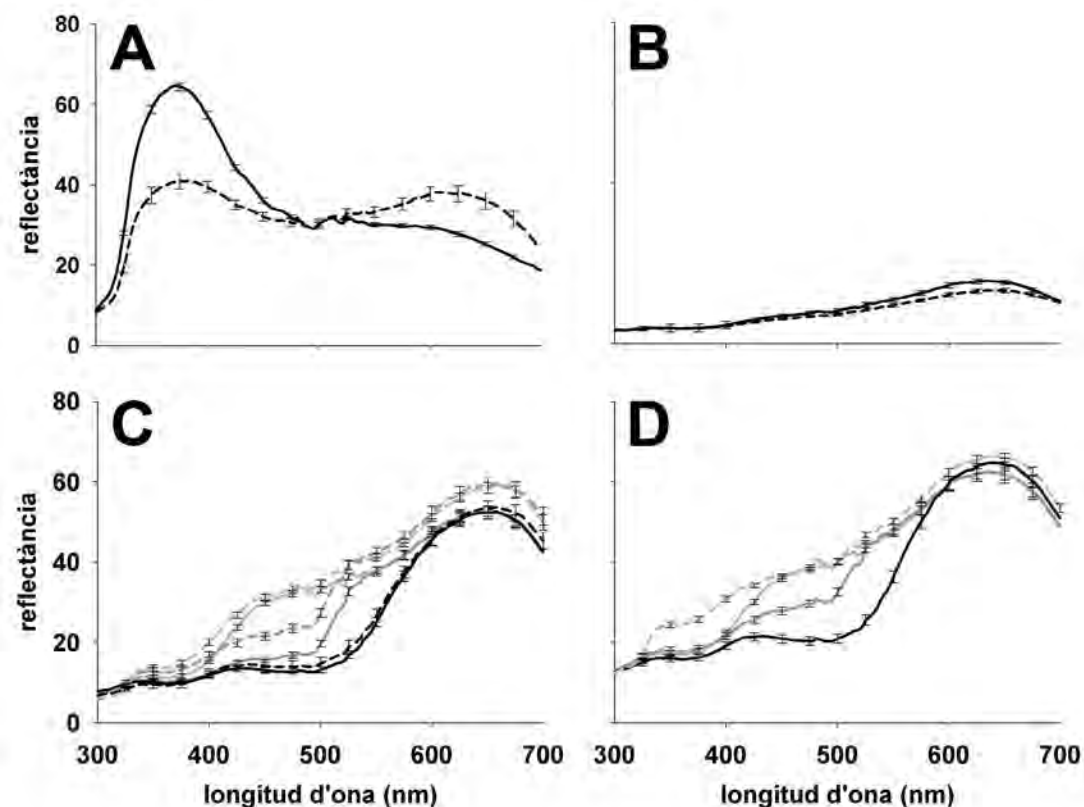


Figura 6.3. Espectres de reflectància dels mascles i les femelles de *Podarcis muralis* d'Angostrina corresponents a la segona OVS del costat dret (A), al dors (B), a les coloracions de la gola (C) i a les del ventre (D). Les línies contínues corresponen als mascles, les discontinües a les femelles. Per a les coloracions de la gola i el ventre, el gris clar representa el morfo blanc, el gris fosc el morfo groc i el negre el morfo taronja. Línies verticals: barres d'error (± 1 SEM). Consulteu les grandàries mostrals a la Taula 6.1.

calculat per a un subconjunt de models candidats, que es va limitar al conjunt de models ordenats segons els valors del criteri d'informació d'Akaike (AICc) obtinguts (els valors menors indiquen una millor bondat de l'ajust), amb un pes acumulat de $\leq 0,95$ (Burnham *et al.*, 2011; Symonds & Moussalli, 2011). Aquest procediment per calcular el model mitjà introdueix incertesa sobre quin és el model més apropiat per determinar els coeficients i les variàncies de les covariables rellevants. Per tal de garantir una anàlisi robusta, les variables amb *outliers* foren winsoritzades quan fou necessari ($\alpha = 0,01-0,03$). Llavors, les variables transformades foren testades per assegurar que la winsorització no havia afectat significativament la seua distribució. Emprarem el paquet LDdiag com a ferramenta de diagnosi per avaluar les distribucions adequades de l'error així com les funcions *link* adequades en cada cas. Els models de BF amb un error basat en una distribució gaussiana i una funció *link* d'identitat estaven sobredispersats, per la qual cosa reajustarem els models amb errors basats en una distribució Gamma i una funció loglink, cosa que donà

lloc a ajusts sense sobredispersió observable i unes millors estimacions mitjanes. En qualsevol cas, les covariables del color que apareixen com a rellevants foren les mateixes, independentment de la distribució de l'error i el *link* emprat (vegeu els resultats).

6.3. Resultats

Les dades espectrofotomètriques de les coloracions més representatives de *P. muralis* d'Angostrina es mostren a la Figura 6.3 i la Taula 6.1 (vegeu també altres resultats per a l'espècie, corresponents a la població de Salardú a la Taula 4.2, i també a la Figura 7.2). Els espectres dels diversos fons naturals de l'hàbitat que ocupa la població es mostren a la Figura 6.4 i els espectres d'irradiància a la Figura 6.5. Les dades morfomètriques i de la qualitat dels mascles es mostren a la Taula 6.2.

6.3.1. Anàlisi de les coloracions

Coloració dorsal

Tots els animals presenten coloracions dorsals de fons marrons (i.e. categoria M, vegeu el Capítol 4; Figura 6.3), més o menys reticulades en el cas dels mascles, que són molt homogènies per tota aquesta superfície. Aquestes coloracions són fosques, presenten el seu màxim de reflectància a longituds d'ona llarga (Taula 6.1) i només es diferencien entre els sexes en el valor de Q_t , cosa que ens indica que les femelles són més fosques que els mascles (Figura 6.6).

Gola i ventre

Les corbes de reflectància corresponents a la coloració *blanca* de la gola i el ventre (Figura 6.3) mostren que només són *blanques* per a l'ull humà. Per a una sargantana, no ho seran (i.e. no estimularan de manera equivalent els quatre tipus de fotoreceptors simultàniament), atesa la baixa reflectància en l'espectre UV. Els tres colors ventrals es diferencien significativament entre ells, especialment en els valors de cromà (Figura 6.6), però el taronja de mascles i femelles no és diferent, ni el groc. Només el blanc del ventre és dicromàtic en l'espectre UV (reflexa més en les femelles que en els mascles), cosa que nosaltres no som capaços de percebre a ull nu (Figura 6.3 i Figura 6.6). La variació que trobem en les variables espectrals de les diverses coloracions ventrals no és contínua, cosa que justifica la seua classificació com a morfotipus diferents (Figura C2.3; Caixa 3).

OVS UV-blau

Aquestes taques apareixen principalment en els mascles, on són més nombroses, grans i amb una coloració més homogènia. Les femelles no en presenten més que en

Taula 6.1. Mitjanes \pm 1SEM de les variables espectrals de *Podarcis muralis* de la població d'Angostrina (entre parèntesis el rang respectiu). En moltes de les femelles que presentaven OVS UV-blau aquestes eren massa menudes per a ser mesurades correctament (i.e. taques menors a 2 mm de diàmetre). Per tant, només s'hi ha pogut emprar la mostra completa (n = 24) per a extreure sense possibilitat d'error la mesura de $\lambda_{m\grave{a}x}$; d'aquestes femelles, hem hagut de restringir les mesures de Qt i C_{uv} a un subconjunt (n = 15; indicat amb un asterisc). m = mascles, f = femelles. Per a la gola i el ventre es donen els valors mitjans globals i desglossats per morfotipus (B = blanc, G = groc, T = taronja).

	Qt x 10 ⁻²	$\lambda_{m\grave{a}x}$ (nm)	croma
			MC
gola			
m	361 \pm 7	654 \pm 2	0,46 \pm 0,01
B (n=98)	408 \pm 10 (216-536)	654 \pm 3 (605-696)	0,52 \pm 0,00 (0,47-0,57)
G (n=62)	346 \pm 12 (244-521)	651 \pm 3 (606-681)	0,46 \pm 0,00 (0,40-0,52)
T (n=86)	324 \pm 12 (155-536)	656 \pm 2 (605-660)	0,40 \pm 0,01 (0,31-0,53)
f	384 \pm 8	662 \pm 2	0,47 \pm 0,01
B (n=44)	411 \pm 9 (311-576)	665 \pm 2 (637-699)	0,50 \pm 0,00 (0,47-0,53)
G (n=28)	390 \pm 14 (243-520)	660 \pm 3 (629-686)	0,47 \pm 0,00 (0,43-0,51)
T (n=17)	302 \pm 15 (203-434)	661 \pm 3 (638-680)	0,40 \pm 0,01 (0,33-0,46)
			MC
m	481 \pm 9	637 \pm 2	0,48 \pm 0,00
ventre			
B (n=91)	514 \pm 13 (325-729)	632 \pm 3 (586-678)	0,52 \pm 0,00 (0,47-0,59)
G (n=54)	490 \pm 18 (254-642)	634 \pm 4 (587-681)	0,49 \pm 0,00 (0,45-0,56)
T (n=80)	442 \pm 13 (260-702)	643 \pm 2 (605-679)	0,43 \pm 0,01 (0,34-0,52)
f (n=98)	505 \pm 8 (302-671)	642 \pm 1 (605-680)	0,50 \pm 0,00 (0,46-0,55)
OVS			C_{uv}
m (n=208)	401 \pm 6 (246-649)	373 \pm 1 (356-400)	0,33 \pm 0,00 (0,21-0,45)
f (n=24)	354 \pm 15 (136-494)*	382 \pm 3 (350-404)	0,24 \pm 0,01 (0,18-0,42)*
			C
dors			
m (n=133)	105 \pm 4 (469-330)	636 \pm 2 (600-687)	0,31 \pm 0,01 (0,16-0,46)
f (n=92)	91 \pm 3 (47-175)	638 \pm 2 (603-689)	0,29 \pm 0,01 (0,18-0,41)

Taula 6.2. Valors mitjans (\pm SEM) de les variables morfològiques dels mascles de la població de *Podarcis muralis* d'Angostrina. Entre parèntesis figuren els rangs.

massa corporal (g)	SVL (mm)	HW (mm)	BCI	BF (N)
6,61 \pm 0,08	65,65 \pm 0,26	10,88 \pm 0,05	1,01 \pm 0,01	489 \pm 9
(3,4-10,6)	(56-76)	(8,9-12,89)	(0,76-1,38)	(264-798)
n = 223	n = 223	n = 223	n = 223	n = 113

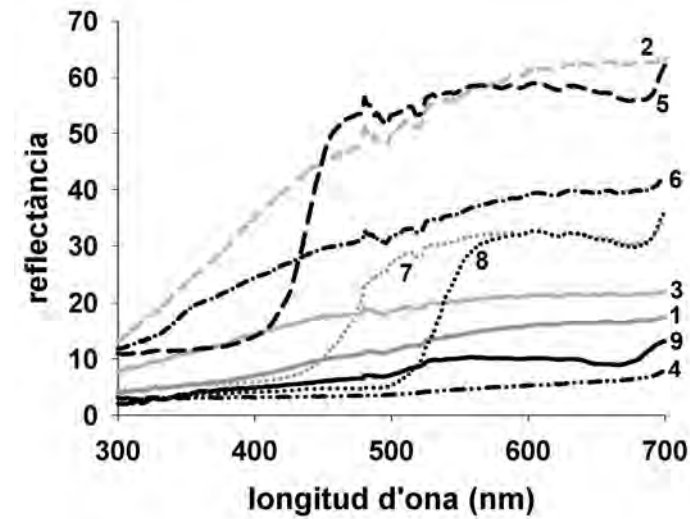


Figura 6.4. Espectres de reflectància dels fons típics de la població d'Angostrina que són d'importància per a *Podarcis muralis*: esquist (1), granit -blanc- (2), granit -gris- (3), líquen sec sobre esquist (4), líquen gris fresc (i.e. humit) sobre granit (5), líquen gris clar sobre granit (6), líquen groc sobre esquist (7), líquen taronja sobre esquist (8) i molsa (9). Vegeu la importància de cadascuna de les coloracions de fons al text.

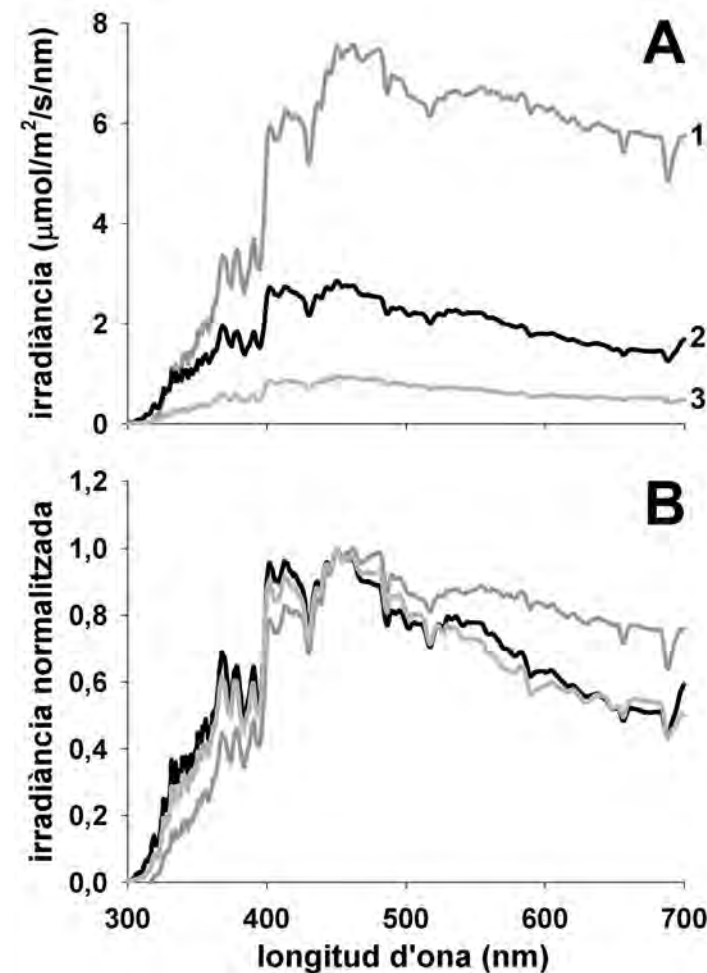


Figura 6.5. (A) espectres d'irradiància obtinguts als bancals habitats per *Podarcis muralis* un dia assolellat del mes de juny de 2010; matí (1), vesprada (2) i migdia assolellat sobre la superfície de la roca (3). (B) els mateixos espectres normalitzats respecte el valor màxim d'irradiància per facilitar la comparació de la seua forma.

algun cas i, tot i que normalment són massa menudes per poder obtenir-ne mesures espectrofotomètriques correctes, les mesures que hem pogut obtenir indiquen que hi ha diferències espectrals importants entre els sexes (Figura 6.3 i Figura 6.6). Les OVS UV-blau estan normalment intercalades entre escates amb la coloració ventral, i sovint estan acompanyades per taques negres. Les taques UV-blau moltes vegades no ocupen la totalitat de l'OVS que, en part pot ser del color del ventre o bé negra. En conjunt, podem dir que les OVS UV-blau constitueixen l'element més variable de la coloració de *P. muralis*.

Fons naturals

Totes les coloracions obtingudes dels fons naturals donen lloc a espectres de reflectància poc lluent (i.e. intensos), relativament plans i que no solen sobrepassar del 20% de reflectància per a cap longitud d'ona. El màxim de reflectància quasi sempre està situat en el rang de les longituds d'ona llarga, i totes les roques, líquens i vegetals mesurats presenten nivells baixos de reflectància per sota dels 400 nm (Figura 6.4).

6.3.1. Dicromatisme sexual

Les diferències cromàtiques entre els sexes i entre els morfotipus de coloració ventral es mostren a la Figura 6.6. En les coloracions de la gola hem trobat diferències significatives en Qt entre els sexes i els morfotipus, però no entre les coloracions del ventre. Les OVS UV-blau dels mascles són més brillants que les d'aquelles femelles que en presenten. Hem trobat diferències en $\lambda_{\text{màx}}$ només en les OVS UV-blau perquè en els mascles els valors es troben esbiaixats cap a longituds d'ona més baixes. Encara que no trobem quasi diferències emprant $\lambda_{\text{màx}}$ com a mesura de la tonalitat, si empràrem H, els resultats serien semblants als del cromà per a les coloracions de la gola i el ventre (dades no mostrades). Per últim, hem trobat diferències significatives en les mesures de cromà respectives de totes les coloracions ventrals i de les OVS UV-blau.

6.3.2 Cripsí/conspicuitat

La Figura 6.7 mostra els punts cromàtics de les mesures espectrals de *P. muralis*. Els punts cromàtics del dors són els més pareguts als dels fons naturals i els de les OVS els més diferents. La Figura 6.8 mostra les mesures de CC i de IC. La combinació de coloracions cromàticament més conspícua en l'escenari visual de *P. muralis* està provocada per les OVS UV-blau dels mascles superposades a les superfícies ventrals. A més a més, existeixen diferències en CC entre els morfotipus i els sexes, i el patró més conspícu és aquell en què intervé la coloració ventral taronja. Les OVS UV-blau sobre el dors i sobre els fons naturals també generen alts nivells de CC, tot incrementant el dicromatisme sexual, perquè els mascles són més conspícus que les femelles. Les superfícies dorsals són menys conspícues i el dicromatisme sexual és insignificant. Les coloracions ventrals també difereixen en CC quan es veuen sobre els fons naturals, i el morfotipus taronja és el més contrastat.

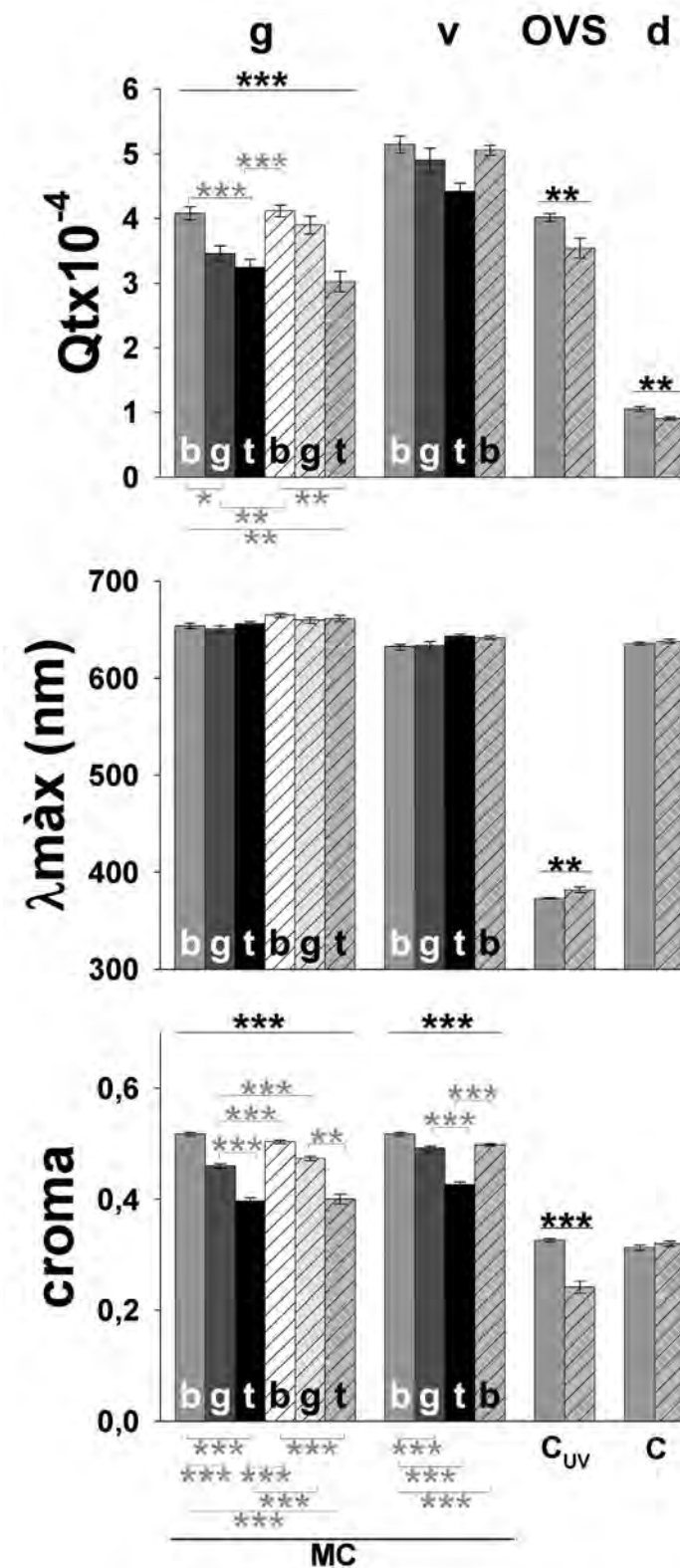


Figura 6.6. Diferències entre sexes i morfotipus per a les variables del color de la gola (g), el ventre (v), les OVS UV-blau (OVS) i el dors (d). MC = cromà de les longituds d'ona mitjanes; C_{UV} = cromà en l'espectre UV; C = cromà calculat amb la classificació de segments (pàgina 59). Les barres amb un color uniforme corresponen als mascles, les ratllades a les femelles. Per a la gola i el ventre els morfotipus de color blanc, groc i taronja apareixen representats per b, g i t respectivament. Vegeu el text per als detalls estadístics per a cadascuna de les comparacions. La significació ve indicada per * = $P < 0,05$; ** = $P < 0,01$; *** = $P < 0,001$. Els asteriscs en gris corresponen a les comparacions *post-hoc*. Línies verticals: barres d'error (± 1 SEM). Consulteu les grandàries mostrals a la Taula 6.1.

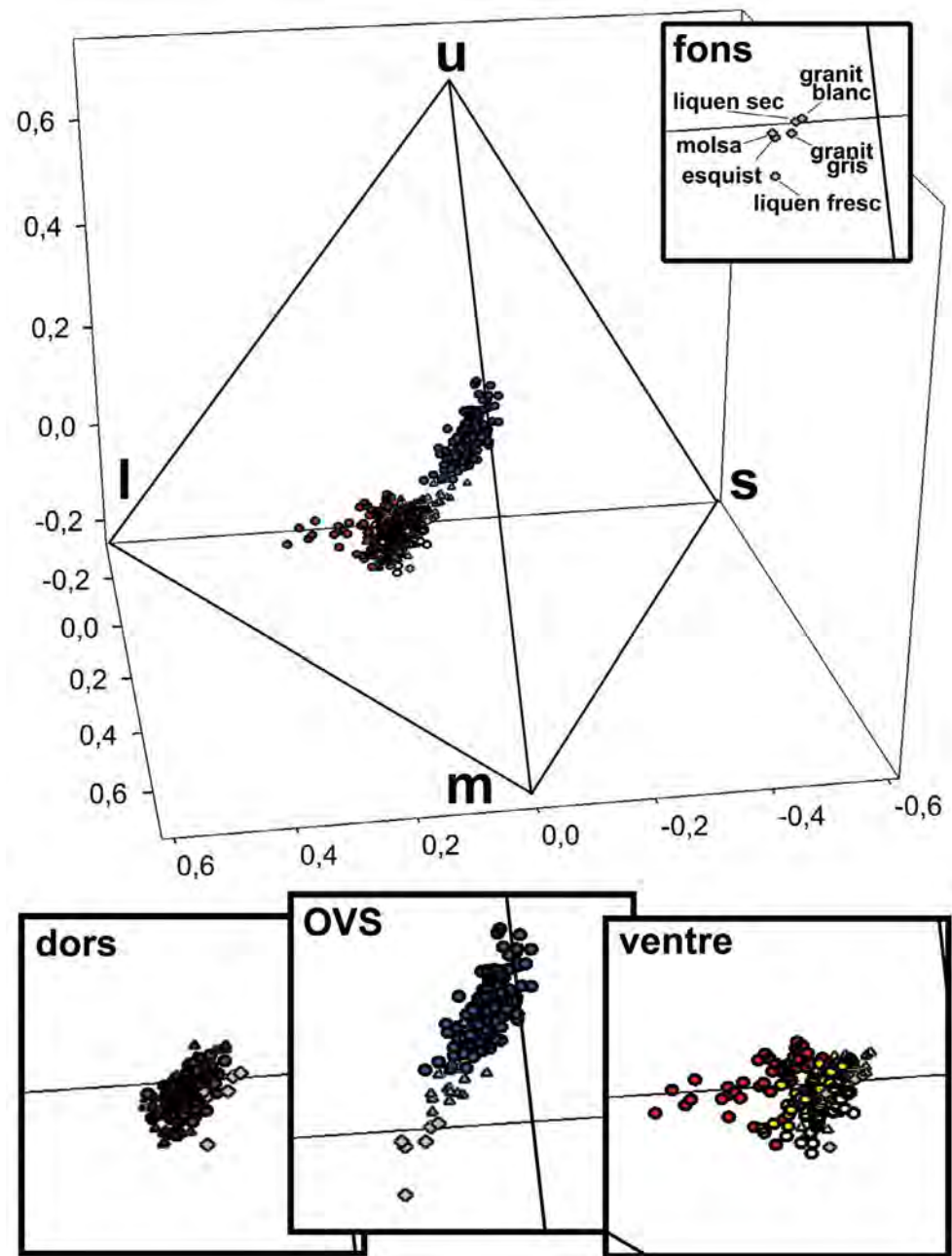


Figura 6.7. Representació en l'espai cromàtic tetraèdric dels punts cromàtics de les coloracions principals de *Podarcis muralis* d'Angostrina, basant-nos en la percepció visual de *Platysaurus broadleyi*. Als requadres de baix, els punts del dors, les OVS UV-blau i el ventre, ampliats i per separat. Els rombes grisos, repetits a totes les gràfiques, indiquen els punts dels fons naturals (i.e. roques, líquens, molsa). Els triangles indiquen els punts de les femelles i els cercles els dels mascles. Per al ventre, els colors dels símbols indiquen el morfotipus.

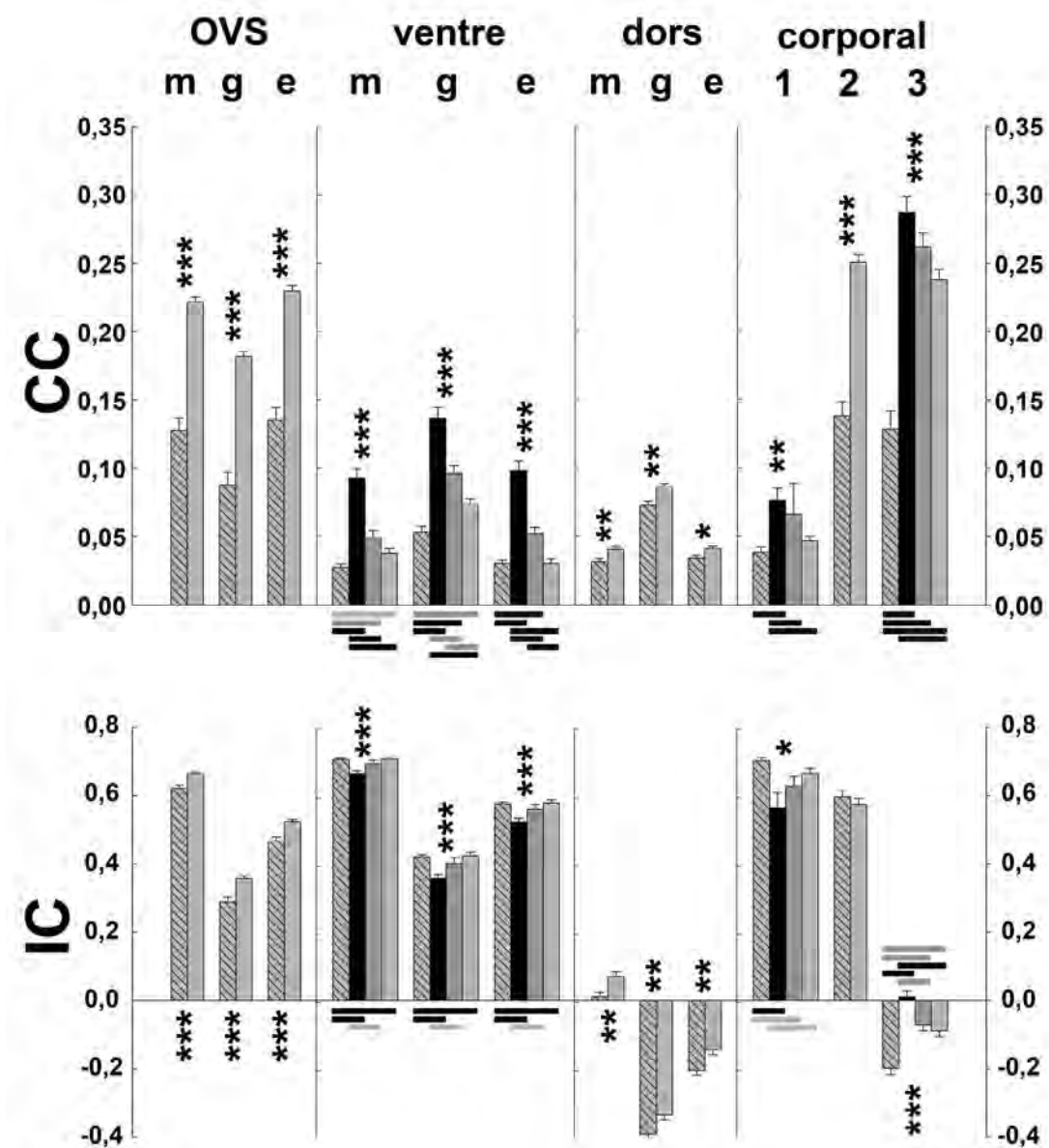


Figura 6.8. Contrasts cromàtics (CC) i contrastes d'intensitat (IC) de les coloracions de *Podarcis muralis* de la població d'Angostrina. Les barres amb colors uniformes representen els mascles i les ratllades les femelles. Els morfotipus de la coloració ventral blanc, groc i taronja estan representats respectivament per gris clar, gris fosc i negre. Contrasts amb el substrat segons els fons: e = esquist, g = granit, m = molsa. Contrasts corporals: 1 = contrast generat pel ventre i el dors, 2 = contrast generat per les OVS UV-blau i el dors, 3 = contrast generat per les OVS UV-blau i el ventre. Els asteriscs negres indiquen la significació de l'ANOVA de dos factors o el test de Scheirer-Ray-Hare. Les barres verticals indiquen la significació de les proves *post-hoc*: gris clar = $P < 0,05$, gris fosc = $P < 0,01$, negre = $P < 0,001$. Barres d'error = ± 1 SEM.

Pel que fa a l'anàlisi de IC, la combinació entre les OVS UV-blau i el ventre és la que genera un menor contrast, però trobem diferències significatives entre morfotipus i sexes. Tant les OVS UV-blau com el ventre generen valors elevats de IC contra els fons naturals, perquè són superfícies molt més brillants i, a més, generen un marcat dicromatisme sexual. Els valors de IC entre el dors i els fons naturals no mostren diferències lligades al sexe i els substrats més comuns (i.e. esquists i granit) són més brillants que les superfícies dorsals.

6.3.3. Condició física i qualitat individual dels mascles

Correlacions

A la taula Taula 6.3, es mostren els resultats per a les correlacions de Pearson entre les variables cromàtiques de la gola, les OVS UV-blau i el dors, amb les variables morfomètriques (SVL i HW) i de qualitat dels mascles (BCI, BF). Només les variables corresponents a la coloració de la gola i les OVS UV-blau donen lloc a correlacions

Taula 6.3. Resultats de les correlacions de Pearson entre les variables morfomètriques i les variables de les coloracions dels mascles de *Podarcis muralis*. En negreta els resultats significatius per a un nivell de significació del 0,05. En fons gris les correlacions que romanen significatives després d'aplicar la correcció de Holm-Bonferroni. Entre parèntesis la grandària mostral.

	SVL	BCI	HW	BF
OVS-λmàx	<i>r</i> = 0,091 <i>P</i> = 0,198 (201)	<i>r</i> = 0,141 <i>P</i> = 0,046 (201)	<i>r</i> = 0,162 <i>P</i> = 0,022 (201)	<i>r</i> = -0,105 <i>P</i> = 0,279 (109)
OVS-Qt	<i>r</i> = -0,203 <i>P</i> = 0,004 (201)	<i>r</i> = 0,078 <i>P</i> = 0,268 (201)	<i>r</i> = -0,334 <i>P</i> = 0,000 (201)	<i>r</i> = -0,012 <i>P</i> = 0,021 (109)
OVS-C_{UV}	<i>r</i> = 0,120 <i>P</i> = 0,091 (201)	<i>r</i> = -0,202 <i>P</i> = 0,004 (201)	<i>r</i> = 0,012 <i>P</i> = 0,861 (201)	<i>r</i> = 0,082 <i>P</i> = 0,398 (109)
gola-H	<i>r</i> = -0,195 <i>P</i> = 0,006 (199)	<i>r</i> = 0,191 <i>P</i> = 0,007 (199)	<i>r</i> = -0,021 <i>P</i> = 0,767 (199)	<i>r</i> = -0,017 <i>P</i> = 0,871 (99)
gola-Qt	<i>r</i> = -0,266 <i>P</i> = 0,000 (199)	<i>r</i> = 0,077 <i>P</i> = 0,277 (199)	<i>r</i> = -0,281 <i>P</i> = 0,000 (199)	<i>r</i> = -0,022 <i>P</i> = 0,831 (99)
gola-MC	<i>r</i> = -0,224 <i>P</i> = 0,001 (199)	<i>r</i> = 0,199 <i>P</i> = 0,005 (199)	<i>r</i> = -0,111 <i>P</i> = 0,117 (199)	<i>r</i> = 0,011 <i>P</i> = 0,917 (99)
dors-λmàx	<i>r</i> = 0,098 <i>P</i> = 0,372 (85)	<i>r</i> = -0,046 <i>P</i> = 0,675 (85)	<i>r</i> = 0,210 <i>P</i> = 0,054 (85)	-
dors-Qt	<i>r</i> = 0,004 <i>P</i> = 0,971 (85)	<i>r</i> = 0,022 <i>P</i> = 0,843 (85)	<i>r</i> = -0,022 <i>P</i> = 0,838 (85)	-
dors-C	<i>r</i> = 0,036 <i>P</i> = 0,744 (85)	<i>r</i> = 0,001 <i>P</i> = 0,994 (85)	<i>r</i> = 0,082 <i>P</i> = 0,455 (85)	-

significatives amb les variables morfomètriques i de qualitat dels mascles. Moltes de les variables de les coloracions de la gola i les OVS UV-blau no apareixen com a significatives després de la correcció de Holm-Bonferroni, però sí que mostren una clara tendència a la significació. Les coloracions dorsals no presenten cap tipus de relació amb cap de les variables emprades, encara que no s'aplique la correcció de Holm-Bonferroni.

Variables del color associades amb la condició corporal

L'ANOVA no revela diferències significatives en BCI entre els morfotipus ($F_{2,214} = 1,926, P = 0,148$). El nostre procediment de selecció de models dona lloc, amb un interval de confiança del 95%, només a dos models (el millor, BCI ~ 1 + gola-MC, AICc = -346,21, $w_i = 0,54$; model 2, BCI ~ 1 + gola-MC + gola-Qt, AICc = -344,63, $w_i = 0,25$; w_i acumulat = 0,79), però hem inclòs també el tercer model en el conjunt (model 3, BCI ~ 1 + gola-MC + gola-Qt + gola-MC*gola-Qt, AICc = -344,18, $w_i = 0,20$), perquè presenta un Δ AICc de només 2,02. El pes d'Akaike acumulat en conjunt per als tres models candidats fou de 0,98, cosa que suggereix que la incertesa en la selecció dels models fou relativament baixa, particularment tenint en compte que els tres models són molt similars. El següent millor model després d'aquests tres presentà un $w_i = 0,01$, i un Δ AICc = 7,56, valors que fan que hàgem de rebutjar aquest model del conjunt candidat. Els tres models del conjunt candidat inclouen només variables de color de la gola, i gola-MC apareix com l'única variable d'una gran importància relativa (Taula 6.4). Gola-MC és també l'únic terme inclòs en el millor model d'ajust, on apareix com un factor d'alta significació ($P = 0,005$; Taula 6.4).

Taula 6.4. Estimacions dels coeficients mitjans i importància relativa del pes de les variables de color de la gola i les OVS UV-blau associades a l'índex de condició corporal (BCI). Les variables amb un pes de major importància es mostren en negreta. Els *P*-valors associats corresponen al millor model glm (i.e. menor AICc). El model mitjà fou calculat sobre l'interval de confiança dels models candidats (i.e. $n = 3$).

Termes	Coefficient	Variància incondicional	Importància	<i>P</i> -valor
gola-Qt	1,31x10 ⁻⁶	9,07x10 ⁻¹²	0,45	na
gola-MC	0,437	0,0592	1	0,005
Intercepció	0,811	0,0119	1	<0,001

Variables del color associades amb la força de mossegada

L'ANOVA no revela diferències significatives en BF entre els morfotipus ($F_{2,104} = 0,265, P = 0,768$). El nostre procediment de selecció de models dona lloc, amb un interval de confiança del 95%, a un conjunt de 83 models (acc. $w_i = 0,95$). El millor model tenia un molt baix pes d'Akaike (BF ~ 1 + OVS-C_{UV} + OVS-λmàx + gola-MC + OVS-C_{UV}* OVS-λmàx; AICc = 1140,90, $w_i = 0,05$), fet que indica que la incertesa en la selecció de models és molt més elevada en aquest cas que no en l'anterior. Només dues variables de color tenen relativament una gran importància, i totes dues corresponen a les OVS UV-blau (i.e. OVS-C_{UV} i OVS-λmàx;

Taula 6.5). OVS- C_{UV} també presenta el coeficient mitjà més alt, cosa que suggereix que és la variable de color amb una associació més forta amb el BF (Taula 6.5). Ambdues variables i la seua interacció estan incloses com els únics termes significatius en el millor model ajustat (OVS- C_{UV} , $P = 0,033$; OVS- $\lambda_{m\grave{a}x}$, $P = 0,049$; OVS- C_{UV} *OVS- $\lambda_{m\grave{a}x}$, $P = 0,033$; Taula 6.5).

Taula 6.5. Estimacions dels coeficients mitjans i importància relativa del pes de les variables de color de la gola i les OVS UV-blau associades a la força de mossegada (BF). El model mitjà fou calculat sobre un interval de confiança del 95% dels models candidats. Les variables de major importància es mostren en negreta. Els P -valors associats corresponen al millor model glm (i.e. menor AICc). El model mitjà fou calculat amb un interval de confiança del 95% dels models candidats (i.e. $n = 83$).

Termes	Coefficient	Variància incondicional	Importància	P-valor
OVS- C_{UV} *OVS- $\lambda_{m\grave{a}x}$	-0,073	$7,69 \times 10^{-3}$	0,49	0,033
gola-MC	1,98	$2,15 \times 10^1$	0,53	0,836
gola-Qt	$3,19 \times 10^{-5}$	$3,27 \times 10^{-9}$	0,62	na
OVS-C_{UV}	$2,74 \times 10^1$	$1,05 \times 10^3$	0,69	0,033
OVS-$\lambda_{m\grave{a}x}$	$2,6 \times 10^{-2}$	$9,74 \times 10^{-4}$	0,79	0,049
Intercepció	-3,64	$1,34 \times 10^2$	1,00	<0,001

En conjunt, el cromatisme de les coloracions ventrals està relacionat amb la condició corporal, mentre que la tonalitat i el cromatisme en l'UV de les OVS UV-blau estan relacionats amb la força de mossegada.

6.4. Discussió

La nostra aproximació al disseny de les coloracions de *Podarcis muralis* demostra una clara dicotomia entre les propietats visuals de les coloracions dorsals i de les coloracions ventrals i ventrolaterals (Stuart-Fox *et al.*, 2004). Les coloracions dorsals són les més críptiques respecte als fons naturals, tant cromàticament com en funció de la seua intensitat, i no mostren cap relació amb la qualitat dels mascles. En canvi, les coloracions ventrals i ventrolaterals són les més conspícues (especialment la filera d'OVS que combina la coloració ventral i la coloració UV-blau) i sí que estan relacionades amb la qualitat dels mascles. Així, doncs, les seues coloracions ventrals i ventrolaterals compleixen els requeriments de detectabilitat i relació amb el contingut característics dels senyals cromàtics (Bradbury & Verhencamp, 2011). Aquesta dualitat entre les coloracions dorsals i les coloracions ventrals en les sargantanes del gènere *Podarcis* sembla estar relacionada amb el punt de vista des del qual les sargantanes són vistes pels diversos observadors amb què interactuen. Mentre els conespecífics, que són els destinataris de les exhibicions socials dels mascles, normalment se situen lateralment respecte a l'emissor, la majoria de depredadors (principalment les aus) els veuen des de dalt, des d'on les coloracions conspícues ventrals i ventrolaterals queden ocultes.

Els moviments i els canvis en les posicions que acompanyen les interaccions socials dels lacèrtids (i.e. agressió entre competidors, interaccions amb les femelles) maximitzen l'exhibició de les superfícies conspícues, sobretot la gola i la superfície ventrolateral (Verbeek, 1972; Cooper & Greenberg, 1992; Díaz, 1993; López *et al.*, 2004; Pough *et al.*, 2004; observacions personals), de manera similar al que ocorre amb altres espècies de llargardaixos (e.g. Meyers *et al.*, 2006; Whiting *et al.*, 2006). Aquestes interaccions solen produir-se a curta distància i amb els animals situats en el mateix pla. Els mascles adults estenen les potes davanteres, expandeixen la gola, es comprimeixen sagitalment, eleven el cos i se situen perpendicularment respecte al receptor (*aggressive display, imponieren, imponierhaltung*) (Kitzler, 1941; Olsson, 1992, 1994a; Weyrauch, 2005; Figura 6.9). En altres contextos, com ara la locomoció o la termoregulació (possiblement quan l'animal és més vulnerable a la depredació), les superfícies conspícues romanen parcialment o totalment ocultes, com ocorre per exemple amb altres llargardaixos, com ara *Sceloporus undulatus* (Cooper & Burns, 1987). Així, per a una sargantana, les coloracions gular i ventrolateral d'un conespecífic són fàcilment detectables, com a mínim en les circumstàncies en què tenen lloc les interaccions socials, però per a uns altres observadors situats de manera diferent, aquestes coloracions passaran parcialment o totalment desapercebudes. Per tant, l'exhibició condicional de les superfícies ventrals i ventrolaterals, similar a l'exhibició discrecional dels ventalls gulars dels *Anolis*, fa que aquestes superfícies siguin idònies per a allotjar aquelles coloracions més conspícues, exagerades i complexes.

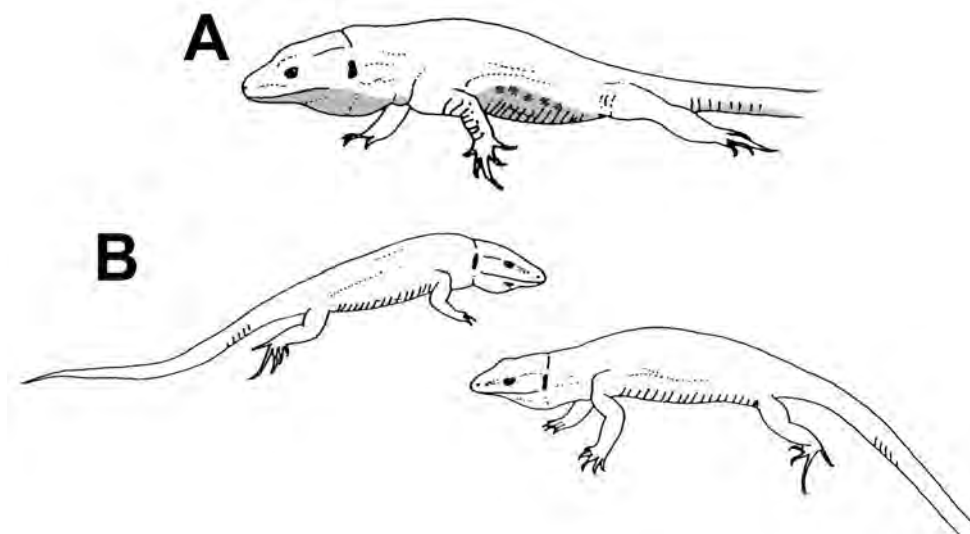


Figura 6.9. (A) Exhibició (*aggressive display, imponieren*) d'un mascle de *Podarcis* en què es fan patents la coloració ventral (gris clar) i la coloració de les OVS (gris fosc). (B) Exhibició mútua (*face-off/lateral orientation*) de dos mascles durant un combat en què els dos individus mostren la seua coloració conspícua simultàniament com a part dels comportaments associats a l'escalada agressiva. Dibuixos basats en fotografies de *Podarcis liolepis*, autor: E. Font.

Els nostres resultats indiquen que la superfície ventrolateral de *P. muralis* mostra les dues coloracions més conspicues trobades a l'espècie i que la combinació de longituds d'ona curta i de longituds d'ona llarga que s'hi dona esdevé el patró de coloració més conspicu de l'ecosistema visual de la població estudiada. Aquesta conspicuïtat és molt major en el patró dels mascles (més complex i contrastat cromàticament), i dona lloc a un marcat dicromatisme sexual. Aquest fet suggereix que les coloracions ventrals i ventrolaterals en aquesta espècie estan dissenyades per pressions selectives relacionades amb la selecció sexual (Andersson, 1994; Hill, 1994; Endler & Houde, 1995; Baird *et al.*, 1997; Bennett & Owens, 2002; Kwiatkowski & Sullivan, 2002; Stuart-Fox & Ord, 2004). Com que, tradicionalment, s'ha considerat que en els lacèrtids la selecció sexual està guiada principalment per la competència entre els mascles (Edsman, 1990; Olsson, 1994a,b,c; Olsson & Madsen, 2001; Carazo *et al.*, 2011), podem sospitar que aquest fenomen serà el que actuarà d'una manera més forta sobre les característiques cromàtiques de les coloracions conspicues, que principalment podrien considerar-se com un armament (vegeu el Capítol 7).

De la mateixa manera, les relacions que hem trobat entre les variables cromàtiques de les coloracions ventral i de les OVS UV-blau dels mascles, i els trets que indiquen la condició física (BCI) i l'habilitat per al combat (i.e. BF), suggereixen que aquests trets inclouen informació sobre la qualitat individual dels mascles que poden transmetre a altres mascles (o a les femelles), tot actuant com a senyals cromàtics. Els costos associats a la producció, el manteniment i l'exhibició de les coloracions conspicues dels lacèrtids (Olsson, 1993; Salvador *et al.*, 1996; Zuk & Kolluru, 1998; Martín & Forsman, 1999; Martín & López, 2001; Stuart-Fox *et al.*, 2003; Fitze *et al.*, 2009) serviren per garantir-ne l'honestat com a senyals de la qualitat dels mascles (Searcy & Nowicki, 2005), com ocorre en altres espècies de llargardaixos (e.g. Lappin *et al.*, 2006; Stapley & Whiting, 2006; Whiting *et al.*, 2006; Olsson *et al.*, 2011; Bajer *et al.*, 2010, 2011) i en molts altres tàxons (Höglund *et al.*, 1992; Møller & de Lope, 1994; Hill, 1996; Fitzpatrick, 1998; Keyser & Hill, 2000; Grether *et al.*, 2001; Navara & Hill, 2003; Siefferman & Hill, 2004; Dijkstra *et al.*, 2007). Per tant, els receptors d'aquests senyals serien capaços d'avaluar les característiques de l'emissor a través dels trets visuals. En *Gallotia galloti*, per exemple, la grandària de les taques UV-blau està positivament relacionada amb l'habilitat per al combat (Huyghe *et al.*, 2005). En *Lacerta schreiberi*, encara que no s'ha trobat una relació entre la condició física i la coloració, sí que s'ha demostrat que els valors de cromà de les coloracions ventrals i laterals són bons indicadors de la capacitat per al combat dels mascles (Stuart-Fox *et al.*, 2009). Aquestes relacions entre la qualitat dels mascles i els paràmetres de les coloracions conspicues pot explicar-se com un fenomen de comunicació honesta, causat pels costos associats a les coloracions conspicues. Així, només els mascles d'una millor qualitat podran maximitzar l'expressió dels senyals, fent-los més conspicus i complexos (Zahavi, 1975; Hamilton & Zuk, 1982; Kodric-Brown & Brown, 1984; Andersson, 1994; Bradbury & Vehrencamp, 2011). Com ja hem indicat més amunt, encara que tradicionalment els estudis sobre els senyals cromàtics han pecat d'un marcat carotenoide-centrisme (Kemp *et al.*, 2012),

recentment s'ha demostrat que tant les coloracions pigmentàries com les estructurals poden funcionar com a senyals honestos de manera equiparable (Hill, 1996; Keyser & Hill, 1999, 2000; Senar 1999; Pryke *et al.*, 2001; Grether *et al.*, 2001; Andersson *et al.*, 2002; Doucet, 2002; Hill, 2002; Griffith *et al.*, 2003; Pryke *et al.*, 2002; Navara & Hill, 2003; Saks *et al.*, 2003; Hill & McGraw 2006; Boughman, 2007; Dijkstra *et al.*, 2007; Loyau *et al.*, 2007; Siitari *et al.*, 2007; Blount & McGraw, 2008; Gautier *et al.*, 2008; Morales *et al.*, 2008). De fet, en els lacèrtids trobem aquests dos tipus de producció de coloracions conspicues (Caixa 1), i és la quantitat de llum ultraviolada reflectida per les OVS UV-blau la que estaria relacionada amb la qualitat per al combat dels mascles de *Podarcis muralis* (Figura 6.10).

6.4.1 Importància de les coloracions UV per als lacèrtids

Diverses propietats de les coloracions UV les fan especialment interessants per a la comunicació mitjançada per senyals cromàtics (Hausmann *et al.*, 2002). De fet, les coloracions UV són importants en la comunicació de moltes espècies (e.g. Bennett *et al.*, 1997; Cuthill *et al.*, 2000b; Siitari *et al.*, 2002; Smith *et al.*, 2002; Bleiweiss, 2004; Siebeck, 2004). A diferència del que ocorre amb les longituds d'ona llarga, les longituds d'ona curta (i.e. UV) es transmeten molt millor a distàncies curtes que llargues, perquè l'efecte de la dispersió de les partícules en suspensió és més important com menor és la longitud

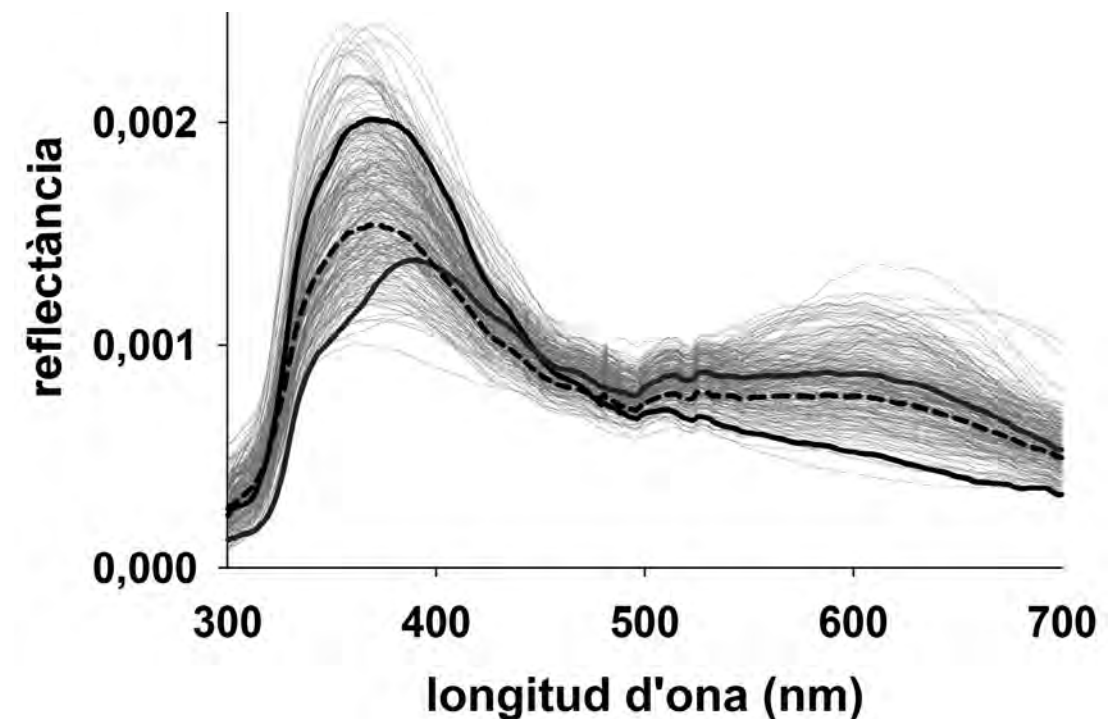


Figura 6.10. Espectres de reflectància de les OVS UV-blau dels mascles de *Podarcis muralis* d'Angostrina (línies fines). La línia discontinua correspon a l'espectre mitjà. La línia negra correspon a l'individu amb una força de mossegada major (i.e. major C_{UV}), i la línia grisa fosca a l'individu amb la menor força de mossegada (i.e. menor C_{UV}). Els espectres estan normalitzats respecte la intensitat.

d'ona dels fotons. Aquest fet fa que les coloracions UV siguin especialment útils per a la comunicació de proximitat, perquè permet la seua transmissió fins al receptor desitjat, però en minimitza la d'altres possibles receptors situats a distàncies majors (Lythgoe, 1979; Burkhardt, 1989; Bennett & Cuthill, 1994; Andersson, 1996). Aquest seria el cas de la majoria de lacèrtids, en què les interaccions socials són a distàncies curtes, però la majoria dels seus depredadors els detecten des de grans distàncies (e.g. moltes aus; Pérez-Mellado, 1998d).

Fins i tot, les coloracions UV podrien actuar com a senyals ocults quan els observadors no desitjats no les poden percebre (Guilford & Harvey, 1998; Cummings *et al.*, 2003; Håstad *et al.*, 2005b) de la mateixa manera que altres espècies empen les vocalitzacions ultrasòniques que no poden percebre els seus depredadors (Brudzynski & Fletcher, 2010). La conseqüència d'emprar senyals ocults com aquests és que els emissors poden incrementar la intensitat i la complexitat dels senyals, tot evitant un increment en la seua detecció per part dels depredadors, gràcies a la relaxació en els compromisos derivats de la detecció per part dels diversos tipus d'observadors dels senyals. Les taques que reflecteixen l'UV són especialment detectables per als sistemes sensibles a aquesta porció de l'espectre, perquè aquestes longituds d'ona són molt poc freqüents entre les coloracions dels hàbitats naturals dels lacèrtids i, per tant, s'hi veuran molt contrastades. En conjunt, segons els nostres resultats amb *P. muralis*, les coloracions UV són les responsables dels contrastos més detectables cromàticament.

Per últim, encara que es tracte d'una consideració purament especulativa, com que les longituds d'ona curta es transmeten relativament millor que la resta en certes condicions de poca il·luminació (Endler, 1993; Hut *et al.*, 2000; Lavigne *et al.*, 2006), en situacions en què la transmissió del senyal es produeix dins els caus dels lacèrtids o a l'ombra de les pedres o la vegetació (on és possible que es resolguen moltes de les seues interaccions socials), els senyals UV podrien tenir una especial utilitat.

6.4.2 Senyals complexos en *Podarcis muralis*

Estudis recents han suggerit que diferents components d'un senyal podrien donar informació sobre diferents aspectes de la qualitat fenotípica de l'emissor (Rowe, 1999; Badyaev *et al.*, 2001; McGraw *et al.*, 2002; Candolin, 2003; Partan & Marler, 2005; Bradbury & Vehrencamp, 2011), que transmeten informació a receptors diferents (Brooks & Coulridge, 1999), o que els receptors empen els diferents components en funció del context comunicatiu (Calkins & Burley, 2003). Per tant, molts senyals cromàtics han de ser estudiats considerant-los com a senyals multicomponent (Grether *et al.*, 2004; Bradbury & Vehrencamp, 2011). Així, és possible que dues coloracions que es presenten alhora actuen com a dos components d'un senyal complex. Açò és el que podria estar ocorrent amb les coloracions conspicues de la regió ventrolateral de *P. muralis*, el qual combina les coloracions pigmentàries ventrals amb les coloracions estructurals de les OVS UV-blau.

Una possibilitat és que les dues coloracions conspicues de *P. muralis* podrien estar actuant com a senyals repetits (*backup signals*). No obstant això, els nostres resultats mostren que el cromatisme de les coloracions ventrals, produïdes per pigments, està fortament relacionat amb la condició corporal, mentre que la tonalitat de les OVS UV-blau i la seua reflectància relativa en l'UV (i.e. C_{UV}) estan relacionades amb la força de mossegada. Això suggereix que ambdues coloracions transmetran informació de trets diferents de la qualitat individual dels mascles i, per tant, estaran sotmeses a pressions selectives diferents.

L'ús de pigments per a comunicar la condició corporal pot estar relacionat amb el fet que els pigments mostren una forta dependència de certs processos fisiològics o, fins i tot, de la dieta, cosa que els fa bons candidats per a la senyalització honesta de trets com l'estat fisiològic i la condició física de l'emissor a curt termini (Navara & Hill, 2003; Clotfelner *et al.*, 2007; Blount & McGraw, 2008; Fitze *et al.*, 2009). Per contra, les coloracions estructurals, atesos els mecanismes de desenvolupament que les produeixen, permetrien la senyalització de trets relacionats amb la qualitat a llarg termini en els animals (Fitzpatrick, 1998; Keyser & Hill, 2000; Doucet, 2002; Doucet & Montgomerie, 2003; Kemp & Rutowski, 2007). Així, doncs, sembla que les coloracions pigmentàries ventrals de *P. muralis* podrien estar relacionades amb la comunicació de l'estat actual dels individus, ja que es relacionen amb la seua condició física, que és un tret dependent del pes i, per tant, de l'estat de salut, d'una correcta alimentació i hidratació, etc. D'altra banda, la coloració UV-blau de les OVS està relacionada amb la força de mossegada, un tret de la qualitat dels individus estretament relacionat amb la conformació i la grandària de crani (Herrel *et al.*, 1999; Huyghe *et al.*, 2009b), que dependran d'un correcte desenvolupament anatòmic.

A més a més, com que les coloracions conspicues dels mascles són mostrades d'una manera molt similar, tant a altres mascles com a les femelles, aquestes coloracions podrien estar transmetent més d'un missatge en funció del receptor, i potser haurien de considerar-se simultàniament com un armament (en un context de competència entre mascles) i un ornament (per atraure femelles) (Berlund *et al.*, 1996). D'altra banda, la variabilitat en les coloracions ventrals podria estar també transmetent informació diferent en funció de cada morfotipus. La conspicuïtat resultant d'aquest patró varia significativament, cosa que suggereix la possibilitat que existesquen diferències en l'eficàcia biològica dels portadors d'aquestes coloracions, en funció del seu morfotipus (Caixa 3) i també podria comportar la transmissió de senyals diferents en funció de les coloracions implicades (e.g. en funció del tipus de pigments que les generen) i fins i tot en funció del receptor i del seu propi morfotipus.

6.4.3 Explicacions alternatives per a la coloració dorsal

Els resultats presentats ací suggereixen que el disseny de les coloracions dorsals està deslligat de qualsevol pressió selectiva relacionada amb la comunicació. Açò és

degut al fet que són superfícies molt menys conspícues que les superfícies ventrals i ventrolaterals (especialment pel que fa a la conspiciuitat acromàtica, i.e. d'intensitat) i no presenten cap relació amb la qualitat individual.

Les coloracions dorsals són més fosques que les dels fons naturals més emprats per *P. muralis* (i.e. esquist, granit), cosa que suggereix una forta dependència de la termoregulació. Així, una coloració dorsal més fosca afavorirà la captació d'energia, perquè absorbirà un nombre major de fotons respecte aquelles superfícies que siguen més clares (Crisp *et al.*, 1979; Bittner *et al.*, 2002; Lutterschmidt *et al.*, 2003; Randriamahazo & Moki, 2005). Aquesta restricció és la que podria estar impeding un nivell de cripsi major (i.e. una major semblança entre la coloració dorsal i les coloracions del substrat). A més a més, tot i que el dicromatisme sexual en les coloracions dorsals és mínim i molt menor que el que trobem en les altres superfícies, el dicromatisme basat en els valors de IC sí que és general, i les femelles són més fosques que els mascles i, en conseqüència, més conspícues. Dues raons complementàries podrien explicar aquest fet. La primera és que les femelles tendeixen a exhibir-se menys que els mascles, fet que pot comportar que les pressions causades per la depredació siguen menors per a elles. La segona és que les femelles tinguen majors requeriments de termoregulació, imposats per la gestació.

De totes maneres, encara que els nostres resultats no donen suport a l'ús de les coloracions dorsals en la comunicació, no hem de deixar de considerar altres hipòtesis al respecte. Per exemple, el patró de reticulació podria jugar un paper en el reconeixement sexual a llarga distància o, fins i tot, en el reconeixement individual (per tractar-se de patrons complexos i singularitzats; Olsson, 1994a). Per altra part, tot i que les coloracions dorsals depenen de la presència de melanina en el tegument (Fox & Vevers, 1960; Cooper & Greenberg, 1992), que tradicionalment s'ha acceptat que responen a pressions selectives menys fortes que altres pigments (Badyaev & Hill, 2000), es coneixen diversos casos en què els colors implicats en la comunicació estan produïts per algun tipus de melanina (Jawor & Breitwisch, 2003). Com que les nostres anàlisis només han considerat les propietats espectrals de les coloracions (no tenen en compte, per exemple, la distribució, la superfície relativa que ocupen, o la forma del patró de les taques negres del reticulat), no podem descartar algun tipus de funció comunicativa de les superfícies dorsals.

6.4.4 Generalització dels resultats

Aquests resultats es circumscriuen a una població d'una espècie del gènere *Podarcis*. No obstant, veient com estan de conservats els trets principals del patró de coloració dels Gallotinae i els Lacertini de grandària menuda/mitjana (Capítols 4 i 7), les nostres conclusions poden fer-se fàcilment extensives, encara que només siga en part, a la majoria de les espècies que componen aquests grups. Al següent capítol, incloem, entre altres coses, un estudi comparat del dicromatisme sexual i dels patrons conspícus dels lacèrtids.

Caixa 3. Policromatismes en els lacèrtids

Com hem vist en aquest capítol, les coloracions ventrals de *Podarcis muralis* poden presentar tres morfotipus principals (i dos d'intermedis menys freqüents) en la població d'Angostrina, com també en moltes altres poblacions de la Cerdanya (Pérez i de Lanuza, dades sense publicar). Aquest fenomen s'ha descrit també a altres poblacions de *P. muralis* del Pirineu (Calsbeek *et al.*, 2010), de la Península Itàlica (Sacchi *et al.*, 2007a,b, 2009; Galeotti *et al.*, 2010) i d'algunes illes mediterrànies (Cheylan, 1988); així com a *P. melisellensis* (Huyghe *et al.*, 2007, 2009a,b, 2010a,b) i *P. gaigeae* (Runemark *et al.*, 2010). Durant el nostre estudi, també hem pogut detectar el mateix tipus de policromatisme en *P. vaucheri* i *P. liolepis* (Pérez i de Lanuza, dades sense publicar). Les característiques cromàtiques de cada un dels morfotipus són pràcticament idèntiques entre mascles i femelles. El dicromatisme sexual en aquest tipus de coloracions però, ve marcat per la superfície corporal que ocupen les coloracions diferents a la blanca i, a més a més, els diversos morfotipus no presenten les mateixes freqüències poblacionals per als mascles i les femelles (Figura 6.2 per a dades de la població d'Angostrina). Ara bé, les diverses coloracions alternatives donen lloc a patrons de conspiciuitat diferents i, per tant, presumiblement aniran associades a compromisos evolutius diferents (i.e. detectabilitat per part de receptors no desitjats, però també inversions metabòliques diferents relatives a la producció de cada tipus de coloració).

Un dels reptes més importants en biologia evolutiva és poder comprendre els mecanismes genètics i els processos implicats en el manteniment de la variació fenotípica, incloent els polimorfismes cromàtics (Roulin, 2004; Pryke & Griffith, 2007; McKinnon & Pierotti, 2010). Encara que són diversos els processos evolutius que poden subjaure als policromatismes (Roulin, 2004; Bond, 2007; Gray & McKinnon, 2007; Roulin & Bize, 2007), en el cas dels lacèrtids els estudis s'han centrat principalment en la recerca de síndromes fenotípiques associades al policromatisme (Sinervo & Calsbeek, 2006; Calsbeek *et al.*, 2010).

Possiblement és inevitable que un policromatisme com el de les tres coloracions ventrals de molts lacèrtids ens faça pensar que el mecanisme subjacent que el manté estable pugua ser semblant al complex sistema descrit en la sargantana nord-americana *Uta stansburiana* (Phrynosomatidae), que presenta tres morfotipus alternatius genèticament determinats en la coloració de la gola (i.e.

taronja, blau i groc). En aquesta espècie, cadascun dels morfotipus està associat a una estratègia reproductiva diferent, l'eficàcia evolutiva de la qual és dependent de les freqüències poblacionals que presenten els tres fenotips (Sinervo & Lively, 1996; Sinervo & Zamudio, 2001; Sinervo *et al.*, 2007). És el que coneixem com al sistema de *pedra-paper-tisora*, en el qual els mascles *taronja* són els més agressius i patrullen grans territoris, els *blaus* patrullen territoris reduïts i són poc agressius, però guarden assíduament les femelles amb què copulen, i els mascles *grocs* presenten un comportament típic de *sneaker*, i.e. no defensen cap territori ni cap parella, però es dediquen a deambular pels territoris d'altres mascles i copulen amb les femelles d'aquests territoris quan els és possible. El comportament agressiu dels *taronja* els beneficia enfront dels *blaus* a l'hora d'aconseguir còpules, per contra, l'associació estreta amb les femelles dels *blaus* impedeix les còpules esporàdiques amb els *grocs*, i al seu torn, els *grocs* tenen moltes oportunitats de copular amb les femelles dels territoris dels *taronja* perquè aquests han de patricular grans àrees amb moltes femelles. Així doncs, si els mascles *taronja* són dominants a la població, els *grocs* es veuran afavorits i n'augmentarà la proporció a les següents generacions, llavors els *blaus* es veuran afavorits i proliferaran, donant lloc a una situació en què els *taronja* es veuen afavorits, tot tancant-se el cicle sense que cap dels morfotipus haja sigut exclòs.

En el cas dels lacèrtids bé podria estar ocorrent un cas semblant (Sinervo *et al.*, 2007; Vercken *et al.*, 2007) i diversos són els grups que ho han volgut estudiar des d'aquest punt de vista (Huyghe *et al.*, 2007, 2009a, 2010b; Sacchi *et al.*, 2007b, 2009; Calsbeek *et al.*, 2010; Galeotti *et al.*, 2010). No obstant, els resultats no són gens clars i ens calen més esforços per tal d'aclarir si el manteniment dels policromatismes dels lacèrtids està relacionat amb la coexistència de més d'una estratègia alternativa d'algun tipus. Alternativament, altres mecanismes evolutius podrien explicar el fenomen del policromatisme. Per exemple, un sistema reproductiu basat en el *mate assessment*, en què l'aparellament no siga independent per als diversos morfotipus de color, podria contribuir a mantenir l'estabilitat del policromatisme (Lank, 2002; Galeotti *et al.*, 2003; Roulin, 2004; Gray & McKinnon, 2007; Pryke & Griffith, 2007; Roulin & Bize, 2007). Mitjançant evidència comportamental, hem pogut establir que en la població trimòrfica de *P. muralis* d'Angostrina el morfotipus de color de mascles i femelles emparellats no és aleatori (test de Fischer, $P < 0,001$), i són predominants les parelles homomòrfiques (test Binomial, $n = 94$, $k = 69$, $P < 0,001$) (Pérez i de Lanuza, G., Font, E., Carazo, P., en preparació). Els nostres resultats demostren l'existència d'*assortative*

mating positiu en aquesta població, mecanisme que podria ser suficient per explicar l'existència del policromatisme o, si més no, per contribuir a la seua estabilitat.

De totes maneres, encara estem molt lluny de comprendre per complet la complexitat del fenomen dels policromatismes en els lacèrtids. Desconeixem totalment per què apareixen aquests policromatismes d'una manera tan repetida en diverses poblacions i espècies i, sobretot, per què es mantenen al llarg del temps de manera estable quan el que esperaríem és que el morfotipus nou (i.e. groc) desapareguera si és menys eficaç biològicament, o acabara desplaçant els altres morfotipus si és que ho és més. Caldrà doncs fer nous i majors esforços, i estudiar quines restriccions ecològiques afecten l'aparició de poblacions trimòrfiques, conèixer si realment existeixen estratègies alternatives d'algun tipus associades als morfotipus, conèixer les bases químiques i genètiques del policromatisme, estudiar els costos de producció i manteniment que duen associats els tres morfotipus, si varien entre ells, etc. En definitiva, els policromatismes dels lacèrtids representen un llarg camí per recórrer encara dins la biologia evolutiva que sembla molt prometedora.

Capítol 7

Selecció natural i selecció sexual en l'evolució de les coloracions dels lacèrtids



7.1 Introducció

Com hem vist al capítol anterior, la selecció natural i la selecció sexual interactuen a l'hora de dissenyar les coloracions dels animals, i ho fan de manera diferent en funció de la localització de les diverses coloracions i de les funcions que aquestes tenen. La selecció sexual i la comunicació intraespecífica són considerades normalment com a forces que promouen la conspicuïtat, mentre que el risc de depredació afavoreix les coloracions críptiques (Macedonia *et al.*, 2002; Stuart-Fox *et al.*, 2003, 2004; Husak *et al.*, 2006). Les coloracions conspícues dels llangardaixos, situades normalment en una posició lateral o ventrolateral, són visibles gairebé exclusivament des del punt de vista del llangardaix i sovint han evolucionat per a la senyalització. Per exemple, molts llangardaixos mostren ocells conspicus als seus flancs, que apareixen només en els mascles o hi són de major grandària, més nombrosos o més conspicus que en les femelles, cosa que suggereix un origen relacionat amb la selecció sexual (e.g. Stuart-Fox & Ord, 2004; Capítol 6).

Els resultats obtinguts amb la nostra població d'Angostrina de *Podarcis muralis* fan extensives per a aquesta espècie les conclusions obtingudes per a uns altres llangardaixos, que apunten a una dràstica dicotomia entre les coloracions dorsals, amb funció de camuflatge, i les coloracions ventrals i ventrolaterals, amb funció comunicativa (Stuart-Fox & Ord, 2004). No obstant, per tal de poder avaluar la generalitat de les nostres conclusions per al conjunt dels lacèrtids, i per poder explorar altres hipòtesis complementàries que se'n deriven, hem hagut de recórrer a l'ús de l'anàlisi comparada.

L'ús de tècniques d'anàlisi comparada pot servir-nos, per exemple, per estudiar l'evolució de les coloracions críptiques, les quals suposem que estan modelades per la selecció natural. En aquest cas, hem hipotetitzat que les coloracions dorsals dels lacèrtids tenen una funció críptica i que, per l'acció de la selecció natural, tendeixen a semblar-se a les coloracions dels fons naturals. Aquesta hipòtesi haurà de ser vàlida, tant si considerem espècies diferents, com si considerem diverses poblacions d'una mateixa espècie que ocupen hàbitats diferents des del punt de vista de la seua ecologia visual (e.g. Macedonia *et al.*, 2004, 2009). Així mateix, l'ús de mètodes d'anàlisi comparada ens pot servir per analitzar l'evolució de les coloracions que depenen de la selecció sexual (e.g. Owens & Hartley, 1998; Figuerola & Green, 2000; Dunn *et al.*, 2001; Badyaev & Hill, 2003). Per avaluar l'efecte de la selecció sexual, no obstant, hem de recórrer a algun tipus de variable que ens pugui servir per valorar la intensitat amb què actua aquest tipus de selecció.

La selecció sexual és sovint responsable de l'evolució de caràcters sexuals secundaris exagerats i dona lloc a dimorfismes sexuals de tot tipus, en els quals els mascles són els que normalment desenvolupen les estructures més complexes i cridaneres (Darwin, 1871; Andersson, 1994; Bradbury & Vehrencamp, 2011). Així, doncs, la selecció sexual sovint promourà coloracions espectralment dimòrfiques (i.e. dicromatismes sexuals), però, a més, promourà patrons de coloració més complexos en els mascles, incrementant-hi la conspicuïtat. Per tal d'avaluar si el disseny de les coloracions conspícues dels lacèrtids és fruit de la selecció sexual, haurem d'estudiar si existeix algun tipus de coevolució entre el dicromatisme sexual i la intensitat de la selecció sexual. Tradicionalment, el dimorfisme sexual en la grandària corporal (*sexual size dimorphism*, SSD) s'ha emprat com una mesura indirecta de la intensitat de la selecció sexual (Badyaev & Hill, 2000; Ord *et al.*, 2001; Morrow & Pitcher, 2003; Stuart-Fox & Ord, 2004; Fairbairn *et al.*, 2007). Això és degut al fet que una forta evidència empírica indica que el SSD és el resultat de la competència per aconseguir parelles o altre tipus de recursos (Andersson, 1994; Fairbairn *et al.*, 2007). En els llangardaixos, la competència entre els mascles és el factor principal que guia l'evolució del SSD, la qual serveix com un índex de la intensitat de la selecció intrasexual (Ord *et al.*, 2001; Cox *et al.*, 2003).

D'altra banda, la conspicuïtat no només depèn de les característiques espectrals de les diverses coloracions que presenta un animal, sinó de com interactuen visualment entre elles (i.e. contrast cromàtic i d'intensitat). Per tant, les dues coloracions responsables de la major conspicuïtat (e.g. les OVS UV-blau i de les coloracions ventrals amb predominança de les longituds d'ona llarga en moltes espècies del gènere *Podarcis*) potser no s'expressen independentment i coevolucionen a l'hora d'incrementar la conspicuïtat en aquelles espècies que evolutivament han hagut de tendir cap a una major conspicuïtat.

Així, doncs, el nostre objectiu en aquest capítol és múltiple. Per un costat, pretenem estudiar la relació entre les coloracions dorsals i les coloracions de fons (i.e. acció de la

selecció natural). Aquest estudi inclou una anàlisi comparada interespecífica (controlada per la filogènia) i una anàlisi intraespecífica, considerant les diverses poblacions de *P. muralis* incloses en la nostra mostra (sense considerar la filogènia). Per un altre costat, per tal d'estudiar l'efecte de la selecció sexual sobre les coloracions, volem testar si una major intensitat de la selecció sexual (calculada mitjançant SSD) està associada a un grau major de dicromatisme sexual en els lacèrtids. Així mateix, pretenem avaluar si els dos elements que generen la major conspicuïtat dels lacèrtids (i.e. coloracions UV laterals i coloracions ventrals no blanques) es troben sota un procés de coevolució considerant una mostra de lacèrtids el més gran i diversa possible.

7.2 Material i mètodes

7.2.1 Coloracions dorsals i selecció natural: anàlisi interespecífica

De la mateixa manera que al Capítol 4, hem emprat l'anàlisi de contrastos independents per avaluar la relació entre les variables cromàtiques de les coloracions dorsals dels lacèrtids i les dels substrats naturals dels seus hàbitats. Atès que quasi totes les variables de les coloracions dorsals no presenten senyal filogenètic (Taula 4.3), simultàniament hem realitzat correlacions convencionals de Pearson.

Paral·lelament, hem calculat el contrast cromàtic (CC) que generen el dors, el ventre i les OVS (o els ocells en aquelles espècies sense OVS UV-blau, però sí amb ocells OVS UV-blau) quan se superposen sobre les coloracions dels fons naturals en tots els tàxons de la nostra mostra. Per valorar si les diferents zones del cos estan associades a graus diferents de CC, hem realitzat tests de Friedman per a mostres relacionades associats a proves dels rangs amb signe de Wilcoxon com a tests *post-hoc*. Identificant quina coloració és cromàticament la més críptica (i.e. menor CC) de les tres, hem realitzat tests de la *G* considerant les tres categories independentment, i també hem considerat el contrast dorsal enfront dels altres dos contrastos en conjunt, atenent al fet que tant el contrast de les OVS com el de les coloracions ventrals corresponen a coloracions conspícues.

7.2.2 Coloracions dorsals i selecció natural: anàlisi intraespecífica

Amb anàlisis de correlació, hem testat la possibilitat que existesca algun tipus d'adaptació local al medi en les coloracions críptiques, suposadament relacionades amb el camuflatge. Per tal de fer-ho, ens hem centrat en les variables que defineixen el color (Qt, C i H) de les coloracions dorsals de *Podarcis muralis* i de les coloracions de les roques més comunes per a cadascun dels hàbitats corresponents de les vuit poblacions de la nostra mostra (Salardú, Angostrina, La Molina, Arcalís, Penyagolosa, San Emiliano,

Kalambaka i Teramo). Hem triat aquesta espècie perquè a la nostra mostra comptem amb dades d'un bon nombre de poblacions diferents, ben repartides per gran part de la seua àrea de distribució (vegeu la descripció de les poblacions i de les àrees d'estudi en el Capítol 2). Com que el dicromatisme sexual en les coloracions dorsals és mínim en aquesta espècie (vegeu els resultats), hem considerat les mesures de mascles i femelles en conjunt, excepte per a les poblacions d'Angostrina i de San Emiliano. En aquests casos en què hi ha algun tipus de dicromatisme en les coloracions dorsals, hem emprat només les mesures corresponents als mascles, perquè teníem un nombre major d'exemplars mesurats d'aquest sexe i perquè assumim que els mascles són els que pateixen una major pressió selectiva per depredació, ja que durant la seua activitat normal s'exposen més que les femelles.

7.2.3 Selecció sexual i dicromatisme sexual

Dimorfisme sexual

Per a cada espècie, hem emprat com a mesura del dimorfisme sexual l'índex SSD, calculat com el valor mitjà de SVL dels mascles adults dividit pel valor mitjà de les femelles adultes (Lovich & Gibbons, 1992; Smith, 1999; vegeu una discussió sobre possibles alternatives a Cox *et al.*, 2003). Les mesures de SVL preses per tal de calcular l'índex SSD provenen de dades pròpies, però també se n'han recopilat de diverses fonts (Palacios *et al.*, 1974; Galán, 1984; Carretero & Llorente, 1994; Maragou *et al.*, 1999; Ziegler *et al.*, 1999; Castilla & Bauwens, 2000; Rúa & Galán, 2003; Amat *et al.*, 2000; Molina-Borja & Rodríguez-Domínguez, 2004; Arribas & Galán, 2005; Busack *et al.*, 2005; Carretero *et al.*, 2006a,b; Kaliontzopoulou *et al.*, 2006, 2007; Vanhooydonck *et al.*, 2007; Lymberakis *et al.*, 2008; Arribas, 2010; Fitze *et al.*, 2010; J. C. Brito, P. A. Crochet, A. Kaliontzopoulou i A. Mateo, comunicació personal), prioritzant per a cada espècie la grandària mostral i la proximitat a la població analitzada en aquest estudi.

Dicromatisme sexual

Una de les variables que podem obtenir a partir del TCS és la mesura del volum cromàtic. Si comparem els volums cromàtics de mascles i femelles d'una mateixa espècie, podem obtenir un càlcul del dicromatisme sexual. Stoddard & Stevens (2011) fan un càlcul similar quan valoren la semblança en la coloració entre els ous dels hostes i dels paràsits en espècies amb postes parasitades per *Cuculus canorus*. Ara bé, la forma dels volums cromàtics que obtenim per als lacèrtids difereix de la que s'obté per a moltes aus. En realitat, els volums dels lacèrtids solen dibuixar una cunya estreta (vegeu la Figura 7.1), definida principalment per tres vèrtexs que corresponen a les coloracions UV, a les de longituds d'ona llarga de les coloracions ventrals i a les coloracions dorsals. Per tant, operar amb els volums dels lacèrtids presenta limitacions matemàtiques.

Com a alternativa, hem optat per projectar els punts dels dos volums de cada espècie (de mascles i femelles) a un únic pla, generant dos polígons cromàtics. Les projeccions s'han realitzat per un procediment estàndard d'ajust del model linial. Les projeccions ens permeten calcular un índex del dicromatisme sexual (*sexual dichromatism index*, SDI) de la manera següent:

$$SDI = A_i / (A_m + A_f - A_i)$$

on A_m i A_f són les àrees dels polígons cromàtics de mascles i femelles respectivament i A_i és l'àrea d'intersecció. Els valors baixos de SDI representen alts nivells de dicromatisme sexual. Un valor de 1 representa la coincidència total entre les coloracions de mascles i femelles, i per tant l'absència de dicromatisme.

Els volums a partir dels quals hem projectat els polígons cromàtics provenen dels espectres mitjans de cada zona del cos, mesurada després d'haver eliminat les mesures quimèriques i d'haver descartat les coloracions anòmales que pogueren presentar alguns exemplars. Els punts cromàtics s'han calculat obviant l'espectre d'irradiància, per tal de tractar totes les espècies per igual (i.e. independentment de l'hàbitat lumínic que habiten), cosa que no està contraindicada metodològicament (Goldsmith, 1990). Per a la mesura de l'índex de cada espècie, també hem obtingut una mesura de la variància generada per projectar els punts dels dos volums sobre un mateix pla, per tal de controlar si els volums es troben allunyats en el TCS i la projecció suposa una alteració important dels punts cromàtics. Tots els càlculs i les projeccions es realitzaren amb el programa Mathematica 8 (Wolfram, Champaign, USA).

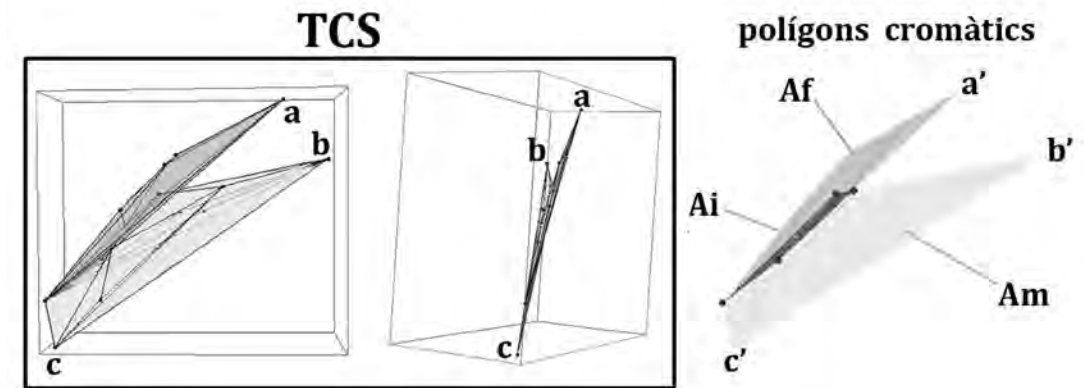


Figura 7.1. Projecció dels punts cromàtics de l'espai cromàtic tetraèdric (TCS) en un pla. TCS: dues vistes dels volums cromàtics, separats per sexes, de la mostra de *Podarcis melisellensis* obtinguts amb TetraColorSpace. a, b, c, indiquen alguns dels punts cromàtics que defineixen els volums (a del volum de les femelles, b i c del dels mascles) en ambdues vistes. Polígons cromàtics: projecció dels punts cromàtics a un espai bidimensional (a', b' i c' representen les projeccions bidimensionals de a, b i c). A_m i A_f són les àrees dels polígons cromàtics de mascles i femelles respectivament i A_i és l'àrea de la intersecció. A_m , A_f i A_i són les àrees emprades per calcular SDI.

Anàlisi comparada

Hem pres la hipòtesi filogenètica representada a la Figura 4.1 per dur a terme una anàlisi de contrastos independents (Felsenstein, 1985; Garland & Ives, 2000) amb el paquet PDAP 1.15 (Midford *et al.*, 2005) implementat en Mesquite 2.74 (Maddison & Maddison, 2011). Hem realitzat dues anàlisis alternatives, l'una incloent tots els tàxons disponibles i l'altra excloent les subespècies de *Podarcis lilfordi*, per tal de prevenir les possibles distorsions causades per les particularitats de l'evolució insular d'aquestes subespècies que habiten illes menudes i mostren coloracions atípiques (Capítol 5).

7.2.4 Coevolució de les coloracions conspicues

Per tal d'avaluar si existeix una coevolució entre les coloracions conspicues ventrolaterals i/o laterals (i.e. OVS i ocells UV-B, UV-V, UV-G) i les coloracions ventrals més conspicues (i.e. T o G en el seu defecte), hem hagut de recórrer a una classificació categòrica d'aquestes coloracions. En aquest cas, hem fet extensives les categories de color descrites al Capítol 4, assumint que l'aspecte a ull nu de les coloracions observades a les espècies per a les quals no disposem de dades espectrals ens permet assimilar-les a les categories corresponents obtingudes de les coloracions que componen la nostra mostra. Tot i que cal ser cautes amb aquesta categorització, considerem que la nostra mostra és prou àmplia i diversa perquè l'error causat per aquesta metodologia haja de ser considerat com a reduït. En tot cas, aquestes són les úniques dades disponibles fins ara per poder realitzar aquesta anàlisi.

La informació sobre la coloració s'ha extret de les fotos emmagatzemades a bases de dades com lacerta.de (2011), Mazzei & Pimpinelli (2002), i Bergendorf i col·laboradors (2004), d'observacions pròpies, i de les descripcions i el material gràfic de diverses guies de camp (Andreu *et al.*, 1998; Barbadillo, 1999; Arnold & Ovenden, 2002; Corti & Lo Cascio, 2002; Arnold *et al.*, 2007; Salvador, 2002; Masó & Pijoan, 2011). En els casos en què hi ha una variabilitat important en les coloracions, hem optat per la coloració considerada com a típica (e.g. la coloració de la subespècie més estesa; la coloració de les subespècies continentals en el cas d'espècies amb subespècies insulars). Les espècies amb policromatismes generalitzats les hem classificades segons la coloració més conspicua que presenten (e.g. taronja > groc > blanc per a les coloracions ventrals; vegeu el Capítol 6). En la classificació, només s'han considerat les coloracions dels mascles, per ser normalment el sexe que presenta un patró més complex i que conté les coloracions més conspicues, presumiblement perquè està més subjecte a pressions selectives relacionades amb la selecció sexual (vegeu els Capítols 4 i 6, i els resultats d'aquest mateix capítol). A l'Annex (pàgina 285) trobareu la categorització de les coloracions de les 135 espècies incloses en aquesta anàlisi.

La reconstrucció dels caràcters ancestrals de les coloracions conspicues laterals i ventrals s'ha realitzat mitjançant l'algoritme de màxima verosimilitud implementat en Mesquite 2.74 (Maddison & Maddison, 2011). La correlació entre aquests dos caràcters categòrics l'hem realitzada amb el mètode de Pagel (1994; Gumm & Mendelson, 2011), també amb Mesquite. El nivell de significació s'ha calculat generant 1000 simulacions. Per fer aquestes anàlisis, hem considerat una hipòtesi filogenètica de consens el més completa possible (sintetitzant la informació proporcionada per Harris *et al.*, 1998a,b, 1999; 2002; 2005; Fu, 2000; Harris & Arnold, 2000; Murphy *et al.*, 2000; Lin *et al.*, 2002; Carranza *et al.*, 2004; Gordinho *et al.*, 2005; Poulakakis *et al.*, 2005a,b; Arnold *et al.*, 2007; Makokha *et al.*, 2007; Lymberakis *et al.*, 2008; Kaliontzopoulou *et al.*, 2011). Atesos els problemes que encara hi ha per resoldre definitivament la filogènia dels lacèrtids, ens hem vist obligats a obviar la longitud de les branques, cosa que no necessàriament ha de suposar un problema per a l'anàlisi (Grafen, 1989; Garland 1992; Clobert *et al.*, 1998).

7.3 Resultats

7.3.1 Coloracions dorsals i selecció natural: anàlisi interespecífica

En les anàlisis de contrastos independents entre les variables cromàtiques de les coloracions dels lacèrtids i les de les coloracions de l'ambient no hem trobat cap relació significativa (Taula 7.1). Les correlacions de Pearson no són significatives en cap cas (en tots els casos $-0,205 < r < 0,295$, $P > 0,05$).

No obstant, les coloracions més críptiques no es distribueixen aleatòriament per les diverses superfícies corporals, tant en els mascles ($G = 13,100$, $P = 0,0014$) com en les femelles ($G = 16,464$, $P = 0,0003$). Les coloracions més críptiques són, en la major part dels casos, les dorsals per a les femelles ($G = 11,888$, $P = 0,0026$), i trobem una tendència semblant en el cas dels mascles ($G = 5,344$, $P = 0,069$). A la Taula 7.2, es resumeixen

Taula 7.1. Resultats de les anàlisis de contrastos independents per a les variables de les coloracions dorsals de mascles (m) i femelles (f) dels lacèrtids i les variables respectives de les coloracions dels fons naturals. Els graus de llibertat per a totes les correlacions és 32.

		<i>r</i>	<i>P</i>
tonalitat (H)	m	0,111	0,243
	f	0,007	0,483
croma (C)	m	0,099	0,266
	f	0,142	0,185
intensitat (Qt)	m	0,188	0,118
	f	0,150	0,173

Taula 7.2. Valors i estadístics descriptius corresponents als càlculs del contrast cromàtic (CC) entre el dors, el ventre i les OVS respecte els fons naturals propis de cada espècie. Els valors amb un asterisc corresponen a mesures fetes amb els punts cromàtics dels ocells i no de les OVS perquè en aquestes espècies no existeixen OVS UV-blau però sí ocells UV-blau. En gris els valors menors de CC per a cada subgrup (i.e. tàxon i sexe).

	mascles			femelles		
	dors	ventre	OVS	dors	ventre	OVS
<i>Ps. algirus</i>	0,018	0,064	0,253*	0,040	0,064	0,208*
<i>Ps. hispanicus</i>	0,027	0,102	0,137	0,016	0,109	0,100
<i>G. galloti</i>	0,066	0,031	0,170	0,111	0,069	0,156
<i>G. atlantica</i>	0,010	0,016	0,086	0,051	0,029	0,052
<i>I. cyreni</i>	0,058	0,064	0,097	0,049	0,051	0,043
<i>I. aurelioi</i>	0,060	0,084	0,104	0,035	0,083	0,100
<i>I. monticola</i>	0,010	0,022	0,198	0,005	0,029	0,027
<i>S. perspicillata</i>	0,035	0,063	0,060	0,029	0,016	0,022
<i>P. vaucheri</i> Andalusia	0,058	0,054	0,225	0,055	0,063	0,087
<i>P. vaucheri</i> Tazza	0,107	0,058	0,151	0,070	0,011	0,015
<i>P. Jebel Sirwa</i>	0,053	0,039	0,139	0,040	0,043	0,042
<i>P. València</i>	0,023	0,093	0,212	0,025	0,102	0,098
<i>P. hispanica</i> tipus 2	0,022	0,044	0,199	0,040	0,072	0,058
<i>P. carbonelli</i>	0,105	0,012	0,158	0,093	0,026	0,024
<i>P. bocagei</i>	0,212	0,173	0,183	0,117	0,128	0,105
<i>P. hispanica</i> tipus 1	0,031	0,046	0,122	0,032	0,046	0,039
<i>P. liolepis</i>	0,028	0,071	0,186	0,018	0,075	0,042
<i>P. taurica</i>	0,104	0,020	0,115	0,114	0,036	0,146
<i>P. melisellensis</i>	0,367	0,359	0,191	0,049	0,044	0,051
<i>P. peloponnesiaca</i>	0,018	0,036	0,160	0,052	0,081	0,085
<i>P. sicula</i>	0,025	0,101	0,225	0,031	0,099	0,181
<i>P. muralis</i>	0,029	0,061	0,213	0,036	0,049	0,159
<i>P. lilfordi kuligae</i>	0,030	0,172	0,313	0,027	0,138	0,309
<i>P. lilfordi giglioli</i>	0,085	0,043	0,312	0,091	0,046	0,314
<i>P. pityusensis pityusensis</i>	0,071	0,028	0,198	0,067	0,025	0,152
<i>P. pityusensis formenterae</i>	0,033	0,047	0,213	0,026	0,044	0,179
<i>A. marchi</i>	0,032	0,086	0,113	0,029	0,090	0,137
<i>Z. vivipara</i>	0,014	0,073	0,041	0,024	0,021	0,050
<i>T. lepidus</i>	0,020	0,076	0,169	0,024	0,074	0,178
<i>T. tangitanus</i>	0,149	0,034	0,146*	0,141	0,064	0,172*
<i>L. agilis</i>	0,044	0,036	0,033	0,049	0,063	0,064

<i>L. schreiberi</i>	0,142	0,066	0,094	0,096	0,037	0,030
<i>L. bilineata</i>	0,180	0,104	0,096	0,099	0,142	0,155
<i>T. sexlineatus</i>	0,037	0,052	0,023	0,015	0,044	0,025
<i>A. andreanszkyi</i>	0,056	0,022	0,024	0,035	0,017	0,034
<i>A. aureus</i>	0,028	0,102	0,086	0,029	0,107	0,080
<i>A. boskianus</i>	0,045	0,088	0,074	0,054	0,090	0,083
<i>A. busacki</i>	0,049	0,080	0,048	0,071	0,096	0,090
<i>A. dumerili</i>	0,100	0,109	0,054	0,097	0,115	0,053
<i>A. erythrurus</i>	0,028	0,110	0,075	0,039	0,114	0,109
<i>A. lineomaculatus</i>	0,030	0,154	0,143	0,044	0,166	0,112
<i>A. longipes</i>	0,276	0,205	0,218	0,034	0,158	0,105
<i>A. maculatus</i>	0,030	0,107	0,095	0,053	0,114	0,065
nombre tàxons mín. CC	25	12	6	27	10	5
% tàxons mín. CC	58,1%	27,96%	14,0%	62,8%	25,6%	11,6%
mitjana CC	0,068	0,079	0,143	0,052	0,072	0,101
rang CC	0,01-0,37	0,01-0,36	0,02-0,31	0,01-0,14	0,01-0,17	0,02-0,31

Taula 7.3. Comparacions entre els contrastes cromàtics generats pel dors, el ventre i les OVS (o ocells UV-blau) amb la coloració de fons. Consulteu els valors de cada tàxon i els estadístics descriptius dels tres contrastes cromàtics a la Taula 7.2.

test de Friedman	mascles		femelles	
	$\chi^2 = 14,558$	$P = 0,0007$	$\chi^2 = 17,628$	$P = 0,0001$
tests post-hoc				
ventre vs dors	Z = -1,286	n.s.	Z = -2,367	P = 0,018
OVS vs dors	Z = -4,075	P = 0,00005	Z = -4,172	P = 0,00003
OVS vs ventre	Z = -3,749	P = 0,0002	Z = -1,655	n.s.

els resultats de les comparacions entre els contrastes del dors, el ventre i les OVS. A la Taula 7.3, es mostren els resultats dels tests de Friedman per a les comparacions entre els contrastes per a cada sexe. Els contrastes cromàtics no presenten senyal filogenètic, excepte per a les OVS dels mascles ($K = 0,73$, $P = 0,027$; per al dors dels mascles $K = 0,74$, $P = 0,055$; per a la resta $0,40 < K < 0,64$, $0,107 < P < 0,759$).

7.3.2 Coloracions dorsals i selecció natural: anàlisi intraespecífica

Les comparacions intersexuals de les coloracions dorsals només han estat significatives per a Qt de les poblacions de San Emiliano ($F_{1,9} = 5,386$, $P = 0,045$) i d'Angostrina ($F_{1,187} = 4,041$, $P = 0,046$), i per a C de la població d'Angostrina ($F_{1,187} = 5,120$,

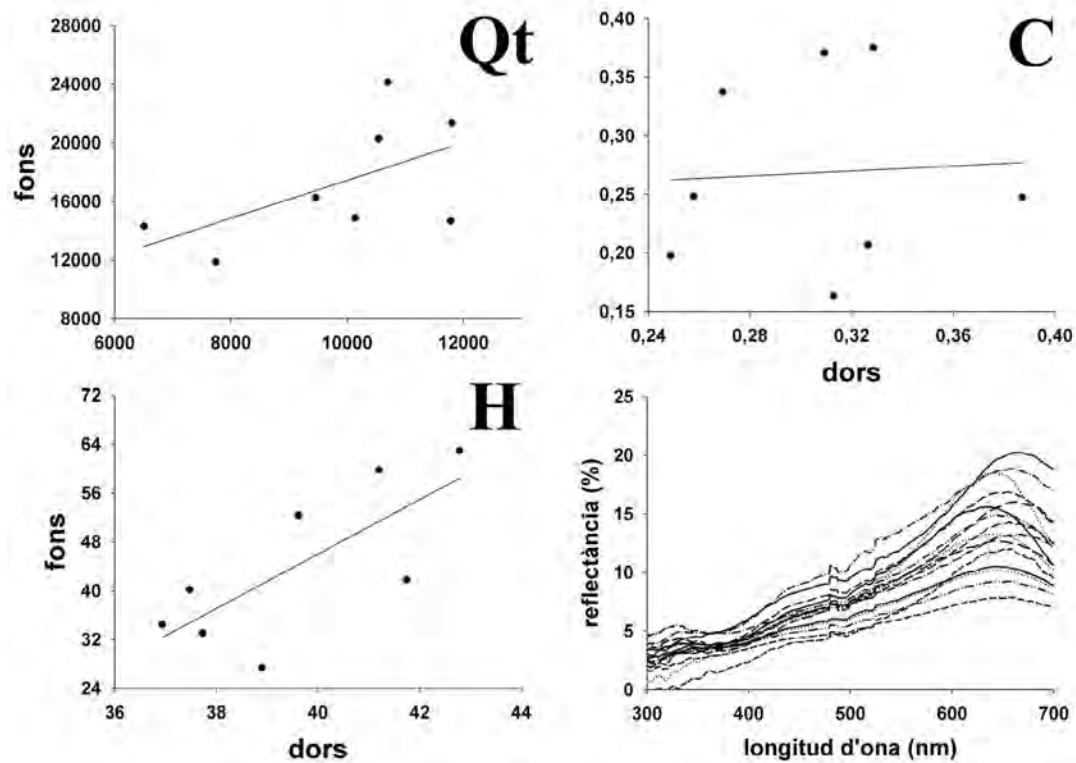


Figura 7.2. Correlacions entre les variables del color (Qt, C i H) de la coloració dorsal i la coloració dels fons naturals de totes les poblacions de *Podarcis muralis* de la nostra mostra. Baix a la dreta els espectres de reflectància de la coloració dorsal de mascles i femelles de totes les poblacions estudiades.

$P = 0,025$). Com hem avançat més amunt, per a aquestes variables hem emprat només els valors dels mascles en les correlacions següents.

Els valors de H de les coloracions del dors de *P. muralis* i dels substrats naturals mostren una relació significativa (correlació de Pearson: $r = 0,852$, $P = 0,007$). Per a, Qt el resultat no és significatiu, però mostra tendència cap a la significació (correlació Spearman: $r = 0,667$, $P = 0,071$); no així C (correlació de Pearson: $r = 0,068$, $P = 0,873$). A la Figura 7.2 es mostren gràficament aquestes relacions i els espectres de reflectància del dors de totes les poblacions separats per sexes. Cal fixar-se en el fet que els valors de Qt del dors de cada població són sempre menors (i.e. més foscos) que els dels substrats corresponents.

7.3.3 Selecció sexual i dicromatisme sexual

Cap de les projeccions dels volums cromàtics als polígons cromàtics, no presentà una variància major de 0,0019. A la Figura 7.3, es representen els valors de SSD i SD actuals i les reconstruccions històriques corresponents. Cap de les dues variables no presenta senyal

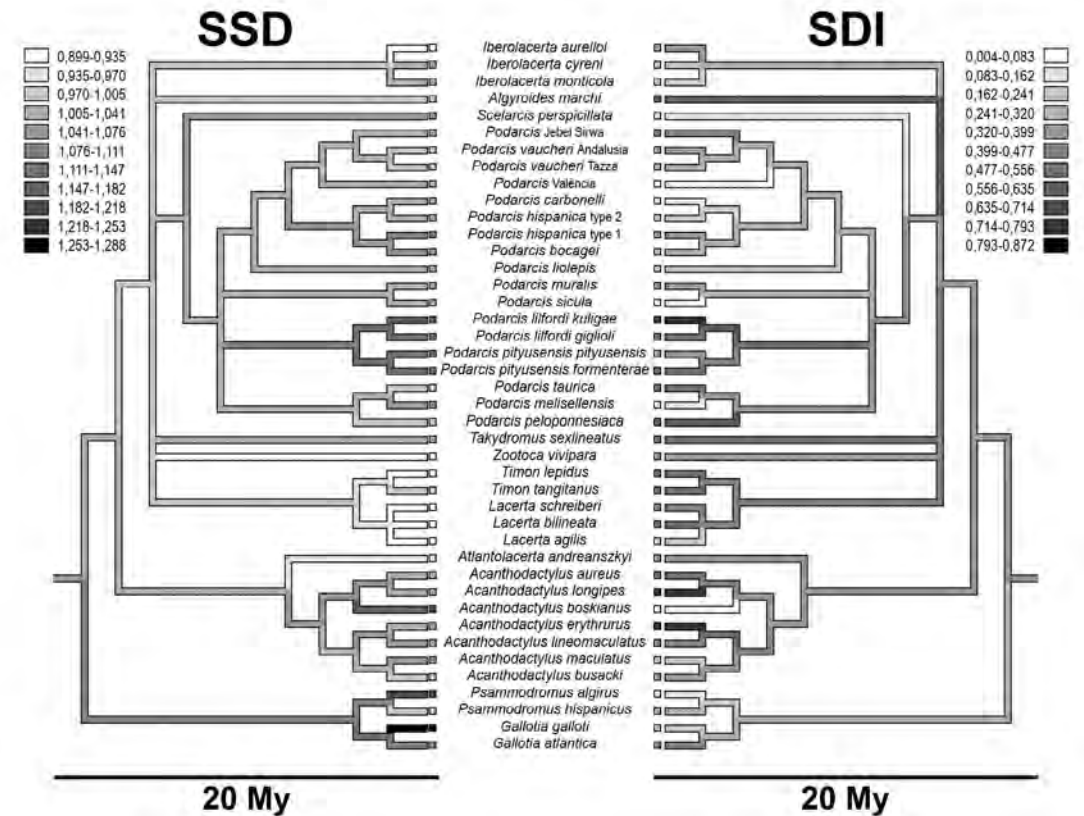
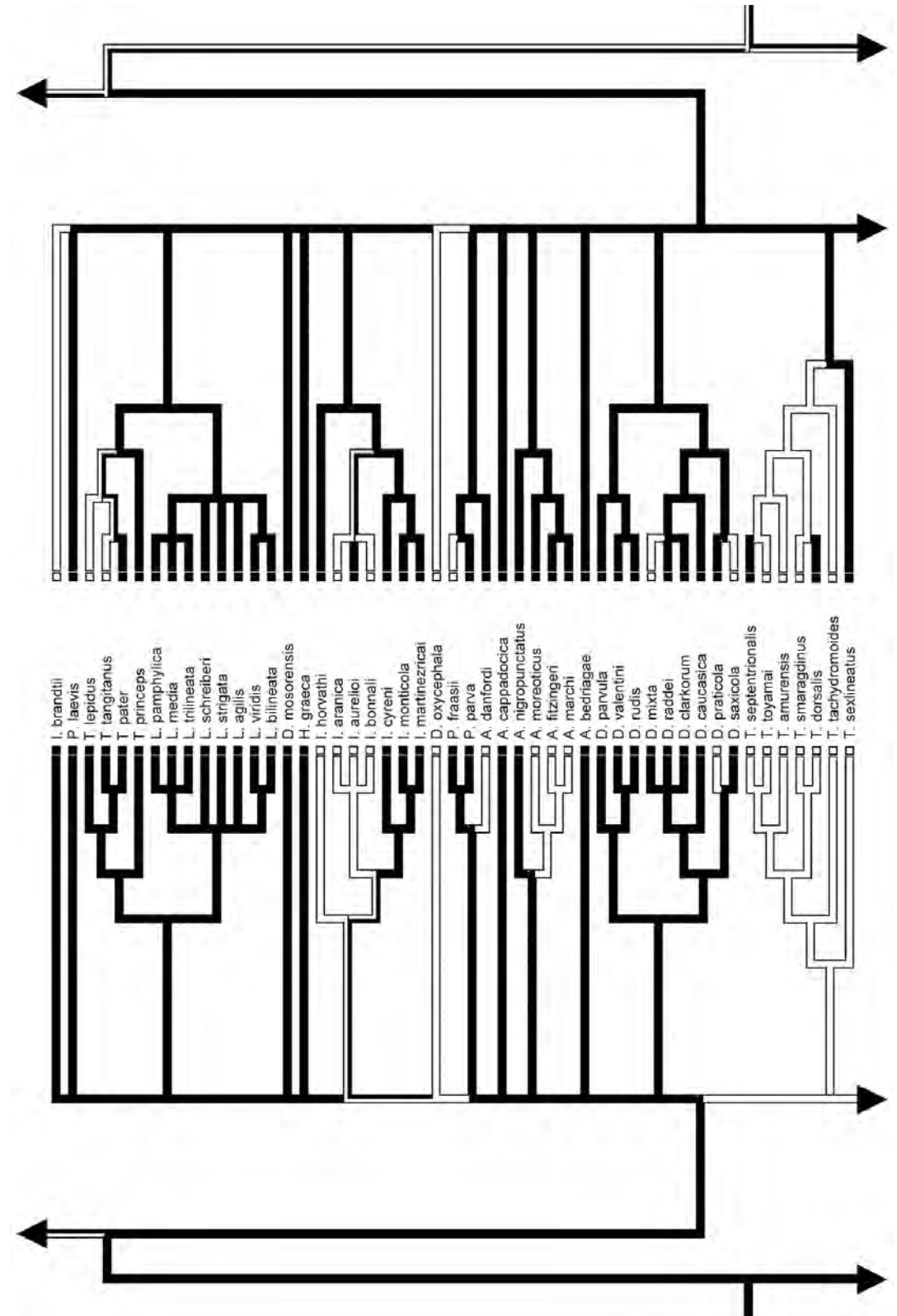
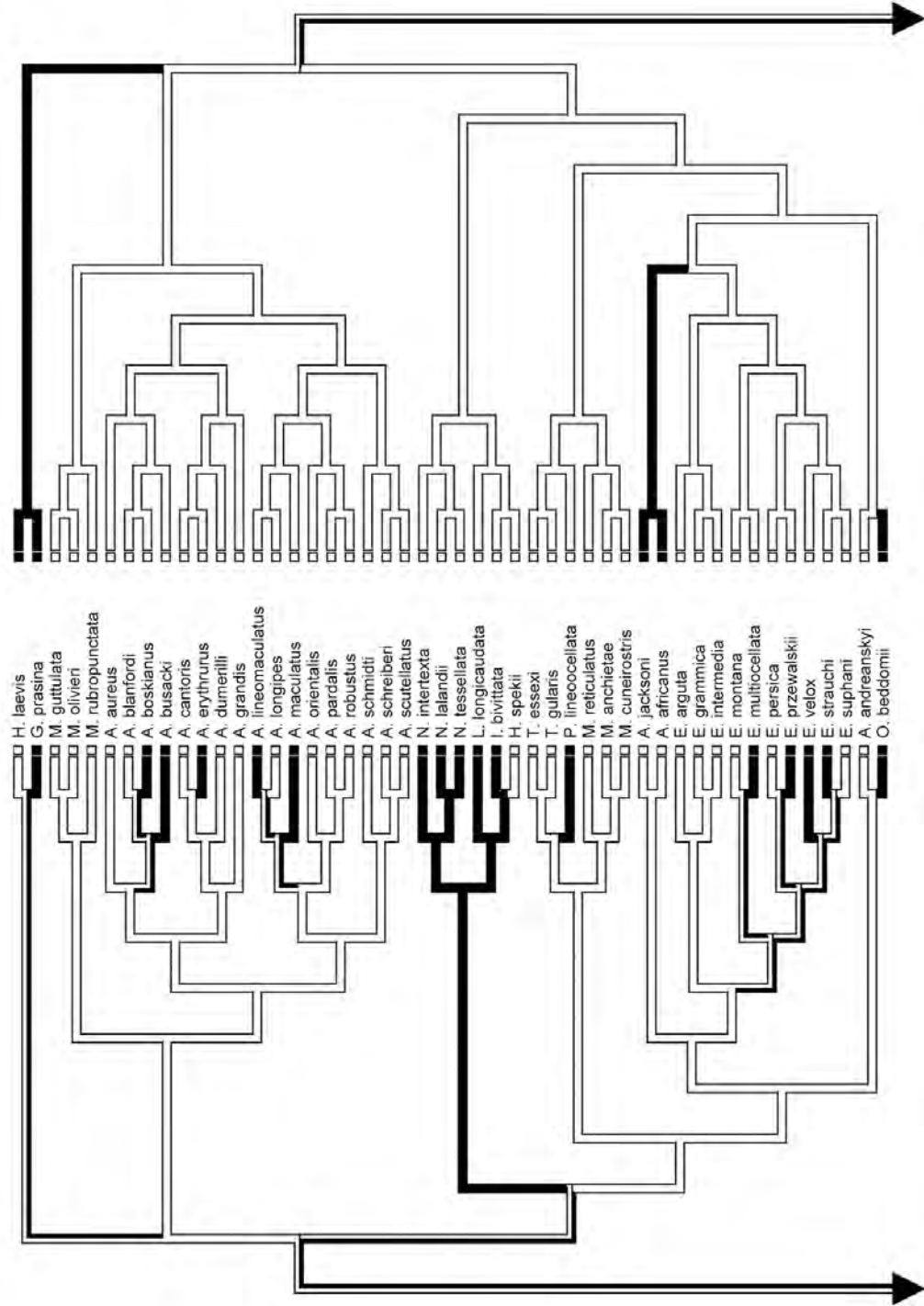


Figura 7.3. Evolució del dicromatisme sexual (SDI) i del dimorfisme sexual en la grandària (SSD) en els lacèrtids. El color de les branques indica els nivells de SSD i SDI. My = milions d'anys.

filogenètic (SSD: $K = 0,578$, $P = 0,218$; SDI: $K = 0,560$, $P = 0,364$). El resultat de l'anàlisi de contrastos independents és significatiu, tant si hi incloem les dues subespècies de *P. lilfordi* ($r = -0,280$, $P = 0,037$, graus de llibertat: 32) com si les excloem ($r = -0,384$, $P = 0,008$, graus de llibertat: 30). Aquesta relació ens indica que, a major grandària dels mascles respecte les femelles, major és el dicromatisme sexual de l'espècie.

7.3.4 Coevolució de les coloracions conspícues

A la Figura 7.4 es mostra la reconstrucció dels caràcters conspícus. Segons aquesta reconstrucció, l'ancestre comú dels lacèrtids presentava taques conspícues UV (OVS i/o ocells), però l'origen de les coloracions ventrals conspícues és incert, encara que sí que apareix a l'ancestre comú de Lacertini. Les taques UV es perden quasi totalment als Eremiadini des d'un primer moment en la seua radiació. Hi ha una correlació significativa entre les coloracions laterals conspícues i les coloracions ventrals conspícues (la diferència entre les verosimilituts del model de quatre paràmetres i el model de vuit paràmetres és 4,166, $P = 0,039$).



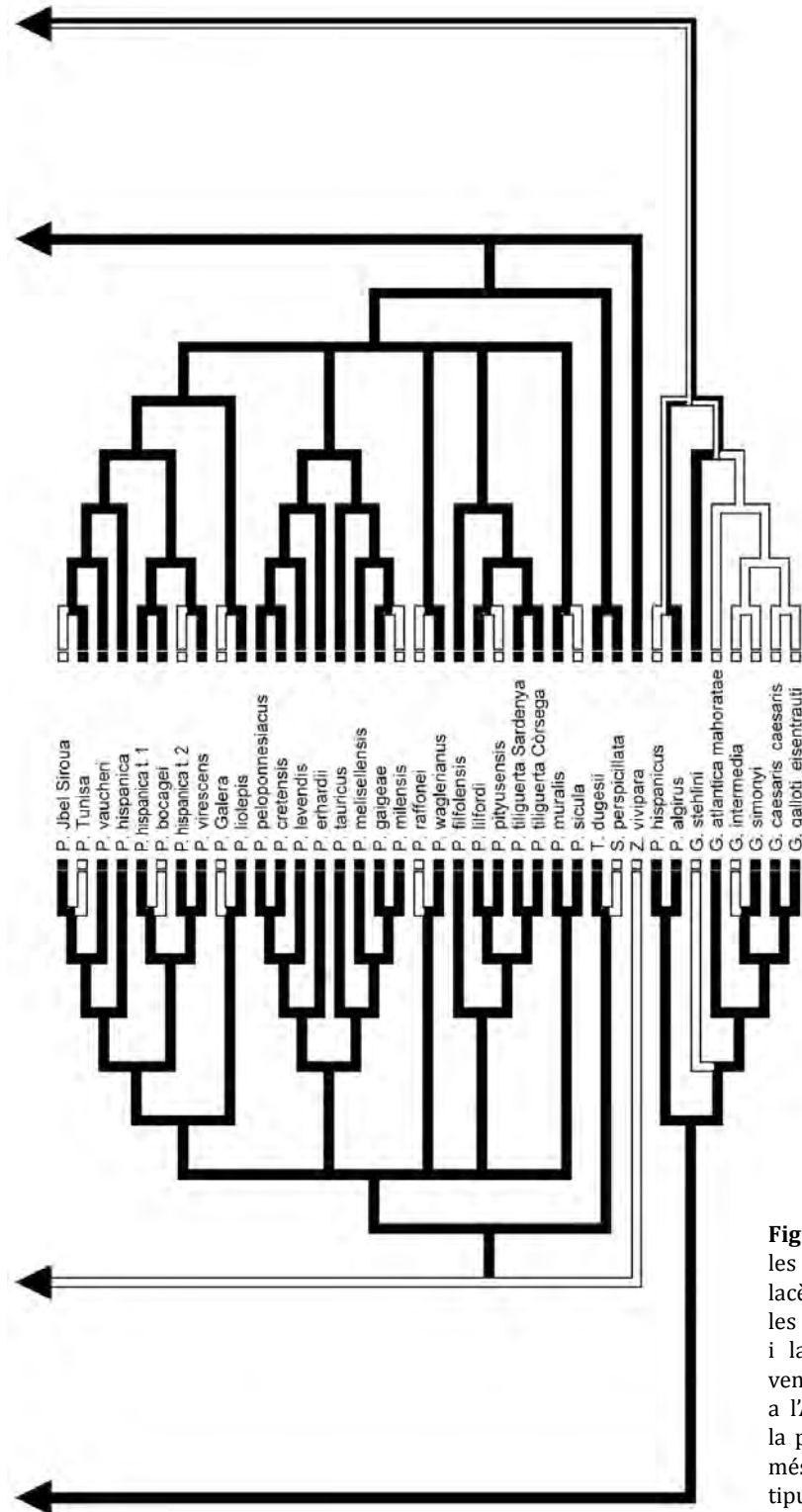


Figura 7.4. Reconstrucció de les coloracions conspícues dels lacèrtids. Al l'arbre de l'esquerra, les coloracions ventrolaterals i laterals, al de la dreta, les ventrals. Vegeu-ne els detalls a l'Annex. El traç negre indica la presència de les coloracions més conspícues, d'un o altre tipus, i el blanc la seua absència.

7.4 Discussió

Els nostres resultats assenyalen que la dicotomia entre les coloracions dorsals críptiques i les coloracions ventrolateral i ventrals conspícues pot generalitzar-se al conjunt de la família Lacertidae. Tot i que les coloracions dorsals, que són les que queden exposades a observadors no desitjats, no mostren cap correlació amb les coloracions dels substrats de l'ambient, a nivell interpoblacional aquesta relació sí que existeix, si més no per al nostre model, *Podarcis muralis*. En aquest cas, sembla haver una adaptació local de les coloracions críptiques que, tot i ser les menys variables (intra- i interpoblacionalment), presenten una variabilitat que s'ajusta a les variacions cromàtiques (i, possiblement, també a les d'intensitat) de les coloracions dels diferents substrats que els lacèrtids entren per termoregular, interactuar o alimentar-se. En totes les poblacions de *P. muralis*, les coloracions dorsals són més fosques que les dels substrats, cosa que suggereix l'existència d'un llindar en la cripsi per a la intensitat, imposat molt probablement per pressions relacionades amb la termoregulació (Pearson, 1977; McNab, 2002; Angilletta, 2009). Això podria estar relacionat amb el fet que, a diferència del que ocorre en altres espècies de llangardaixos (Halpern & Lowe, 1968; Cloudsley-Thompson, 1971, 1991; Sherbrooke *et al.*, 1994), els lacèrtids presenten una baixa capacitat metacromàtica, com a mínim a curt termini. D'altra banda, encara que no hi haja una relació significativa generalitzada entre les variables de les coloracions dorsals i les de l'ambient, les coloracions dorsals, en conjunt, són les més críptiques cromàticament d'entre les diverses superfícies acolorides. Açò demostra que aquestes coloracions són les que estan més sotmeses a la selecció natural i, alhora, probablement suporten la menor càrrega relacionada amb la selecció sexual de totes les coloracions dels lacèrtids.

Per l'altre costat, les coloracions ventrals i ventrolaterals, que queden amagades als observadors no desitjats, però que són exhibides durant les interaccions socials, mostren una clara relació amb la intensitat de la selecció intrasexual. De fet, el dimorfisme sexual en la grandària corporal és un bon predictor del grau de dicromatisme sexual en els lacèrtids. Aquesta conclusió pareix robusta donada la gran diversitat d'espècies incloses en la nostra mostra (Fairbairn *et al.*, 2007). Així, l'evolució dels patrons de coloració dels lacèrtids sembla que depèn de les mateixes pressions selectives que s'han descrit als llangardaixos del subordre Iguania (Cox *et al.*, 2003, Stuart-Fox & Ord 2004).

Com que l'elecció directa de parella per part de les femelles és relativament rara en els llangardaixos, sovint s'ha assumit que l'SSD està dirigit per la selecció intrasexual. En els lacèrtids, la dominància social està fortament influenciada per la grandària corporal, la qual confereix avantatges durant els combats entre mascles, que es tradueixen en un increment de l'èxit reproductor (e.g. López *et al.*, 2002; Huyghe *et al.*, 2005). La relació entre SSD i el dicromatisme sexual en els lacèrtids suggereix que el patró de coloració juga

un paper crucial en la competència entre els mascles en aquesta família d'escleroglossos. La coloració corporal pot proporcionar pistes valuoses sobre la condició dels mascles (a través d'alguns trets cromàtics correlacionats amb la condició física o les capacitats individuals; Capítol 6) i pot millorar la valoració de l'oponent durant les interaccions agonístiques. De fet, moltes exhibicions emprades en els combats dels mascles, tals com la depressió de la gola, la compressió sagital o la presentació del costat, sembla que actuen per revelar les coloracions conspícues als rivals (e.g. Stuart-Fox *et al.*, 2009; Bajer *et al.*, 2011; Figura 6.9).

En Iguania, l'SSD està associat a la complexitat dels senyals visuals i al dicromatisme sexual (Ord *et al.*, 2001; Stuart-Fox & Ord, 2004). En els agàmids en particular, l'SSD està correlacionat amb el dicromatisme sexual només en les superfícies corporals amagades, les quals assumim que tenen una funció principal en la comunicació, com ara la gola, el pit o el ventre (Stuart-Fox & Ord 2004). Els nostres resultats, no obstant, mostren una relació entre SSD i el dicromatisme sexual per al patró de coloració en conjunt, considerant tant les superfícies exposades com les amagades, tot i estar subjectes a pressions selectives diferents. En realitat, basant-nos en les nostres dades espectrals (Capítol 4), les diferències sexuals en els lacèrtids es deuen principalment a taques de color presents només en els mascles, o a taques presents en els dos sexes, però que hi presenten diferències cromàtiques. Les taques de color exclusives dels mascles n'incrementen la variabilitat cromàtica, tot generant patrons més complexos i incloent taques amb màxims de reflectància en el rang UV, que podrien servir-los com a senyals ocults enfront d'observadors no desitjats sense visió en l'UV (e.g. Capítols 5 i 6).

Per últim, el fet que les dues coloracions més conspícues que presenten els lacèrtids estiguen estretament relacionades al llarg de la radiació dels lacèrtids reforça la hipòtesi que es tracta de coloracions implicades en la comunicació. Així, sembla que aquestes coloracions evolucionen de manera conjunta per tal de donar lloc a patrons que generen els majors contrastos (Capítol 6). La manca d'aquestes coloracions en quasi totes les espècies dels Eremiadini podria estar relacionada amb el fet que la majoria habiten ambients desèrtics o molt àrids, on les fortes pressions imposades per la depredació deuen desplaçar el compromís entre ser detectats pels conespecífics i ser detectats per observadors no desitjats cap a l'eliminació quasi total de les coloracions que augmenten la conspicuïtat (Cloudsley-Thompson, 1999; Rosenblum *et al.*, 2010).

Com a corol·lari, podem dir que, en conjunt, tots aquests resultats desmenteixen la dicotomia tradicional entre els Iguania visuals i els Scleroglossa quimiosensorials (Pough *et al.*, 2004; Pianka & Vitt, 2003; Mason & Parker, 2010). De fet, podem concloure que, com a mínim per als lacèrtids, l'evolució dels seus caràcters cromàtics ha de considerar-se de la mateixa manera que a les espècies d'Iguania estudiades, i que molts dels seus patrons de coloració funcionen com senyals cromàtics plenament equiparables als que presenten les espècies d'aquests grups.

Apartat III

Conclusions finals

Gracias a la vida que me ha dado tanto.

Me dio dos luceros que, cuando los abro,

Perfecto distingo lo negro del blanco,

Y en el alto cielo su fondo estrellado

Y en las multitudes el hombre que yo amo.

Violeta Parra (*Gracias a la vida*, en *Las Últimas Composiciones*, 1966)

Capítol 8

Conclusions finals



Els resultats d'aquesta tesi ens aporten una informació integral i innovadora sobre el disseny i l'evolució de dos aspectes clau de la biologia dels lacèrtids, la visió en color i el disseny de les coloracions, amb conseqüències importants en un gran espectre de fenòmens fonamentals per a aquesta família de llangardaixos diürns, com ara la comunicació, l'evitació de depredadors, però també l'alimentació, la termoregulació i d'altres. Això és degut al fet que la tesi introdueix una sèrie d'eines conceptuals i metodològiques que fan possible, per primera vegada, un estudi sistemàtic de la coloració en un grup de llangardaixos que ens ha permès caracteritzar objectivament la variabilitat present en aquest grup, en funció de factors com el sexe, l'espècie o la població.

La visió dels lacèrtids, lluny del que s'havia assumit tradicionalment, els permet de percebre l'espectre ultraviolat pròxim (UV) i, a més a més, és un sistema de visió en color, molt probablement tetracromàtic (Capítol 3). Aquest sistema de visió està molt conservat en la família i segurament n'és el caràcter ancestral. Es tracta d'un sistema visual pràcticament idèntic al dels altres llangardaixos diürns estudiats (del subordre Iguania principalment; e.g. Loew *et al.*, 2002), molt més semblant a aquests que a d'altres més pròxims filogenèticament, però que han sofert profundes modificacions com a conseqüència d'una història evolutiva en què s'han produït canvis cap a la nocturnitat (e.g. gecònids; e.g. Loew, 1994; Loew *et al.*, 1996).

D'altra banda, les coloracions dels lacèrtids són més complexes i variades del que s'havia reconegut fins al moment. Això es deu al fet que, fins ara, els estudis sobre les coloracions dels lacèrtids s'havien realitzat des d'una perspectiva humana, sense tenir en compte la percepció visual dels llangardaixos. L'adopció de tècniques objectives de

mesura del color que consideren les particularitats del sistema sensorial dels lacèrtids (e.g. visió tetracromàtica, sensibilitat en l'espectre UV) ens ha permès de reconèixer la complexitat real de la diversitat de coloracions en aquesta família (Capítol 4). Alhora, ens ha possibilitat de fer la primera reconstrucció històrica de l'evolució de la coloració dels lacèrtids, la qual suggereix que, des d'un ancestre comú amb un dors marró, un ventre blanc amb reflectància en l'UV i la presència de taques UV-blau com a caràcter conspicu, ha donat lloc a tot un seguit de clades amb una coloració més complexa i conspícua (e.g. molts Lacertini) i a d'altres amb un patró menys conspicu (i.e. principalment molts Eremiadini) (Capítol 4). Així mateix, el nostre enfocament objectiu per a la mesura i l'anàlisi de les coloracions dels lacèrtids ha posat al descobert una sèrie d'errades en estudis anteriors sobre algunes de les espècies més emblemàtiques de la família (Capítol 5).

El disseny cromàtic del patró de coloració dels lacèrtids respon a pressions selectives diferents segons la seua ubicació en la superfície dels animals, el sexe o l'espècie (Capítols 4 i 7). De manera clara, els lacèrtids són un grup dicromàtic sexualment (Capítols 4, 5, 6 i 7), molt més del que s'havia proposat fins ara (Cooper & Greenberg, 1992). Aquest dicromatisme, però, s'aconsegueix de molt diverses maneres, si bé en general sembla respondre a la forta selecció intrasexual a què es veuen sotmeses les espècies d'aquesta família (Olsson *et al.*, 1996; Olsson & Madsen, 1998; Pianka & Vitt, 2003; Fitze *et al.*, 2005). L'adopció de coloracions conspícues s'explica per l'ús que tenen, principalment, en la comunicació per a resoldre conflictes entre mascles. De fet, l'ús del mètode comparat ens ha permès de demostrar que, en aquelles espècies en què actua amb més força la selecció intrasexual, els mascles tendeixen a adoptar patrons de coloració més complexos i conspicus, que donen lloc a nivells majors de dicromatisme sexual (Capítol 7).

Mentre que les coloracions dorsals, que són les menys dicromàtiques sexualment (Capítol 4), tenen una funció críptica (Capítols 6 i 7) i no estan relacionades amb la comunicació (Capítol 6), les coloracions conspícues ventrals i ventrolaterals tenen una relació directa amb la comunicació i representen la font de variabilitat més important de les coloracions dels lacèrtids (Capítols 4 i 7). La ubicació de les coloracions conspícues dels lacèrtids en les regions ventrals i laterals, que són les que exhibeixen en contextos socials (però no en uns altres contextos), i que queden ocultes o quasi ocultes als *eavesdroppers* (Kitzler, 1941; Olsson, 1992, 1994a; Weyrauch, 2005; Stuart-Fox *et al.*, 2009; Bajer *et al.*, 2011), ens indica amb claredat que aquestes coloracions tenen una gran importància en la resolució dels conflictes agonístics i les interaccions intersexuals (Capítol 7). L'ús d'aquests senyals cromàtics ocults és similar al que fan altres llargardaixos diürns, que empren senyals cromàtics associats a altres superfícies o altres estructures anatòmiques (Whiting *et al.*, 2003, 2006; Stuart-Fox & Ord, 2004; Stuart-Fox *et al.*, 2006b; Nicholson *et al.*, 2007).

El patró de coloració més comú entre els lacèrtids combina en la seua regió ventrolateral coloracions pigmentàries, dominades per les longituds d'ona llarga, i coloracions estructurals, en què abunden les longituds d'ona curta (UV principalment). En *Podarcis muralis*, els trets cromàtics d'aquestes coloracions responen a les necessitats imposades pel disseny tàctic i el disseny estratègic dels senyals (Dawkins & Guilford, 1991; Guilford & Dawkins, 1991; Bradbury & Vehrencamp, 2011; Capítol 6). És a dir, aquestes coloracions tenen unes propietats òptiques tals, que generen els majors contrastos cromàtics (especialment la combinació de les OVS UV-blau sobre la coloració ventral taronja), cosa que les fa especialment detectables i discriminables (i.e. disseny tàctic). Però, a més a més, aquest patró permet transmetre informació de la qualitat de l'emissor (i.e. disseny estratègic). Les coloracions pigmentàries conspícues estan correlacionades amb la condició física dels mascles i, per tant, podrien estar facilitant informació sobre l'estat de salut actual (i.e. a curt termini) de l'emissor. La quantitat relativa d'UV reflectit per les OVS UV-blau dels mascles de *P. muralis* correlaciona amb la força de mossegada, cosa que fa d'aquesta coloració un bon indicador de la seua capacitat per al combat i, com que aquest és un caràcter estructural que depèn d'un correcte desenvolupament anatòmic, de la qualitat dels individus a llarg termini (Capítol 6).

La combinació d'aquestes dues coloracions conspícues (pigmentàries per un costat i estructurals per l'altre), que incrementen la conspicuïtat del patró en conjunt i faciliten informacions diferents i complementàries, sembla respondre a pressions selectives relacionades amb la comunicació en els lacèrtids en general. Els nostres resultats demostren que aquests dos tipus de coloració no han evolucionat independentment al llarg de la filogènia dels lacèrtids: aquelles espècies que presenten una de les coloracions conspícues solen presentar l'altra, cosa que suggereix que el que es promou és el patró conspicu en conjunt (Capítol 7).

A grans trets, podem dir que els nostres resultats desafien la concepció tradicional que divideix els llargardaixos en un clade principalment visual, i.e. el subordre Iguania, i en un clade quimiosensorial, i.e. el subordre Scleroglossa, en què la visió i l'ús de trets acolorits i altres senyals visuals en la comunicació tindrien una importància secundària o insignificant (Pianka & Vitt, 2003; Pough *et al.*, 2004; Mason & Parker, 2010). L'estudi de les coloracions dels lacèrtids que hem fet apunta al fet que, a més de ser una família en què la quimiorecepció és fonamental per a molts aspectes clau de la seua biologia (relacions socials, alimentació, detecció de depredadors, comportament espacial, etc.), la visió també hi juga un paper crucial, que no pot menystenir-se de cap de les maneres. Especialment, si no volem incórrer, entre molts altres errors, en aquells associats a l'antropomorfisme per omissió, cosa que suposaria desfer part del camí avançat.

Conclusions

1. Els lacèrtids són capaços de percebre com estímuls visuals les longituds d'ona per sota de 400 nm, en l'espectre ultraviolat pròxim. Aquest és el caràcter ancestral en la família i està molt conservat.

2. La retina dels lacèrtids, que coincideix amb la de la majoria de llangardaixos diürns, inclou quatre tipus de cons diferents, cosa que suggereix que posseeixen una visió tetracromàtica.

3. La metodologia objectiva per caracteritzar les coloracions dels lacèrtids que hem desenvolupat, ha revelat una gran complexitat, insospitada fins ara, en la gamma de colors d'aquesta família. Aquesta complexitat es deu principalment a la variabilitat en la reflectància en l'espectre UV.

4. Les coloracions amb un pic de reflectància en l'espectre UV són quasi ubiqües en els lacèrtids.

5. La major variabilitat en les coloracions dels lacèrtids la trobem sobre les superfícies lateral i ventrolateral i, en menor mesura, sobre les superfícies ventrals. Les superfícies dorsals són les menys variables.

6. Els lacèrtids són una família sexualment dicromàtica, encara que hi ha diversos tipus de dicromatisme en funció de les variables que implica. Els mascles solen ser el sexe que posseeix una coloració més complexa i conspícua.

7. Les coloracions més críptiques es troben a les superfícies dorsals, mentre que les més conspícues es troben en posició ventral i ventrolateral. Les dues coloracions més conspícues dels lacèrtids, i.e. la juxtaposició entre les coloracions ventrals de longitud d'ona llarga i les coloracions UV-blau de les OVS o els ocells, donen lloc al patró de coloració més cridaner en l'escenari visual dels lacèrtids.

8. La coloració ventral de longitud d'ona llarga i la de les OVS UV-blau de *Podarcis muralis* estan relacionades amb la qualitat de l'individu, però en senyalitzen trets diferents. La coloració ventral pigmentària està relacionada amb la senyalització de la condició física dels mascles i possiblement la qualitat a curt termini. La coloració estructural de les OVS UV-blau està relacionada amb la senyalització de l'estabilitat en el desenvolupament i la qualitat a llarg termini.

9. Existeix una correlació entre les coloracions dorsals i les coloracions dels fons naturals de les diverses poblacions de *P. muralis*, cosa que suggereix una adaptació local d'aquestes coloracions críptiques i una forta dependència de la selecció natural.

10. Aquelles espècies sotmeses a una selecció intrasexual més forta tendeixen a presentar un grau major de dicromatisme sexual, cosa que indica que el patró de coloració juga un paper crucial en la competència entre els mascles en els lacèrtids.

11. Les coloracions dels lacèrtids no poden ser considerades com a un tret menor o residual de la seua biologia. Els nostres resultats contradiuen amb força la concepció acceptada tradicionalment de la divisió dicotòmica entre els Iguania visuals i els Scleroglossa quimiosensorials.

Referències

- Alberts, A.C. (1989). Ultraviolet visual sensitivity in desert iguanas: Implications for pheromone detection. *Anim. Behav.* 38: 129-137.
- Allan, G.M., Prelypchan, C.J. & Gregort, P.T. (2006). Population profile of an introduced species, the common wall lizard (*Podarcis muralis*), on Vancouver Island, Canada. *Can. J. Zool.* 84: 51-57.
- Almeida, A.P., Rosa, H.D., Paulo, O.S. & Crespo, E.G. (2002). Genetic differentiation of populations of Iberian rock-lizards *Iberolacerta* (*Iberolacerta*) sensu Arribas (1999). *J. Zool. Syst. Evol. Research* 40: 57-64.
- Amat, F., Llorente, G.A. & Carretero, M.A. (2000). Reproductive cycle of the sand lizard (*Lacerta agilis*) in its southwestern range. *Amphibia-Reptilia* 21: 463-476.
- Anderholm, S., Olsson, M., Wapstra, E. & Ryberg, K. (2004). Fit and fat from enlarged badges: a field experiment on male sand lizards. *Proc. R. Soc. Lond. B* 271: S142-144.
- Andersson, M. (1994). *Sexual selection*. Princeton University Press, Princeton.
- Andersson, S. (1996). Bright ultraviolet colouration in the Asian whistling thrushes (*Myophonus* spp.). *Proc. R. Soc. Lond. B* 263: 843-848.
- Andersson, S. (2000). Efficacy and content in avian colour signals. In Espmark, Y., Amundsen, T. & Rosenqvist, G. (eds.) *Animal signals: signalling and signal design in animal communication*. Tapir Academic, Trondheim, pp. 47-60.
- Andersson, S. & Amundsen, T. (1997). Ultraviolet colour vision and ornamentation in bluethroats. *Proc. R. Soc. Lond. B* 264: 1587-1591.
- Andersson, S., Örnborg, J. & Andersson, M. (1998). Ultraviolet sexual dimorphism and assortative mating in blue tits. *Proc. R. Soc. Lond. B* 265: 445-450.
- Andersson, S., Pryke, S.R., Örnborg, J., Lawes, M.J. & Andersson, M. (2002). Multiple receivers, multiple ornaments, and a tradeoff between agonistic and epigamic signaling in a widowbird. *Am. Nat.* 160: 179-224.

- Andersson, S., Prager, M. & Johansson, E.I.A. (2007). Carotenoid content and reflectance of yellow and red nuptial plumages in widowbirds (*Euplectes* spp.). *Funct. Ecol.* 21: 272-281.
- Andreu, A., Bea, A., Braña, F., Galán, P., López-Jurado, L.F., Pérez-Mellado, V., Pleguezuelos, J.M. & Salvador, A. (1998). *Fauna Ibérica Vol. 10, Reptiles*. Salvador, A. (coord.). CSIC, Madrid.
- Angilletta, M.J. (2009). *Thermal adaptation: a theoretical and empirical synthesis*. Oxford University Press, Oxford.
- Aragón, P., López, P. & Martín, J. (2004). The ontogeny of spatiotemporal tactics and social relationships of adult male Iberian rock lizards, *Lacerta monticola*. *Ethology* 110: 1001-1019.
- Arch, V.S., Grafe, T.U., Gridi-Papp, M. & Narins, P.M. (2009). Pure ultrasonic communication in an endemic Bornean frog. *PLoS ONE* 4: e5413.
- Arikawa, K., Inokuma, K. & Eguchi, E. (1987). Pentachromatic visual system in a butterfly. *Naturwissenschaften* 74: 297-298.
- Armenta, J.K., Dunn, P.O. & Whittingham, L.A. (2008). Quantifying avian sexual dichromatism: a comparison of methods. *J. Exp. Biol.* 211: 2423-2430.
- Arnold, E.N. (1989). Towards a phylogeny and biogeography of the Lacertidae: relationships within an Old-World family of lizards derived from morphology. *B. Brit. Mus. Nat. Hist. (Zool.)* 55: 209-257.
- Arnold, E.N. (1997). Interrelationships and evolution of the east Asian grass lizards, *Takydromus* (Squamata: Lacertidae). *Zool. J. Linn. Soc.* 119: 267-296.
- Arnold, E.N. & Oviden, D. (2002). *A field guide to the reptiles and amphibians of Britain and Europe, 2nd ed.* Collins, London.
- Arnold, E.N., Arribas, O.J. & Carranza, S. (2007). Systematics of the Palaearctic and Oriental lizard tribe Lacertini (Squamata: Lacertidae: Lacertinae), with descriptions of eight new genera. *Zootaxa* 1430: 1-86.
- Arnold, S.E.J., Faruq, S., Savolainen, V., McOwan, P.W. & Chittka, L. (2010). FReD: The Floral Reflectance Database - A web portal for analyses of flower colour. *PLoS ONE* 5: e14287.
- Arribas, O.J. (2010). Intraspecific variability of the Carpetane Lizard (*Iberolacerta cyreni* [Müller & Hellmich, 1937]) (Squamata: Lacertidae), with special reference to the unstudied peripheral populations from the Sierras de Ávila (Paramera, Serrota and Villafranca). *Bonn Zool. Bull.* 57: 197-210.
- Arribas, O.J. & Carranza, S. (2004). Morphological and genetic evidence of the full species status of *Iberolacerta cyreni martinezricai* (Arribas, 1996). *Zootaxa* 634: 1-24.
- Arribas, O.J. & Galán P. (2005). Reproductive characteristics of the Pyrenean high-mountain lizards: *Iberolacerta aranica* (Arribas, 1993), *I. aurelioi* (Arribas, 1994) and *I. bonnali* (Lantz, 1927). *Anim. Biol.* 55: 163-190.
- Arribas, O.J., Carranza, S. & Odierna, G. (2006). Description of a new endemic species of mountain lizard from Northwestern Spain: *Iberolacerta galani* sp. nov. (Squamata: Lacertidae). *Zootaxa* 1240: 1-55.
- Arribas, O.J., Carbonero, J. & Lizana, M. (2008). Sobre el dicromatismo ventral verde/azul en la lagartija batueca, *Iberolacerta martinezricai* (Arribas, 1996). *Bol. Asoc. Herpetol. Esp.* 19: 51-54.
- Azzam, N., Levanon, D. & Dovrat, A. (2004). Effects of UV-A irradiation on lens morphology and optics. *Exp. Gerontol.* 39: 139-46.

- Baddeley, R.J., Osorio, D. & Jones, C.D. (2007). Generalization of color by chickens: experimental observations and a Bayesian model. *Am. Nat.* 169: S27-S41.
- Badyaev, A.V. & Hill, G.E. (2000). Evolution of sexual dichromatism: contribution of carotenoid- versus melanin-based coloration. *Biol. J. Linn. Soc. Biol. J. Linn. Soc.* 69: 153-172.
- Badyaev, A.V. & Hill, G.E. (2002). Paternal care as a conditional strategy: distinct reproductive tactics associated with elaboration of plumage ornamentation in the house finch. *Behav. Ecol.* 13: 591-597.
- Badyaev, A.V. & Hill, G.E. (2003). Avian sexual dichromatism in relation to history and current selection. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 34: 27-49.
- Badyaev, A.V., Hill, G.E., Dunn, P.O. & Glen, J.C. (2001). Plumage color as a composite trait: developmental and functional integration of sexual ornamentation. *Am. Nat.* 158: 221-235.
- Bagnara, J.T. & Hadley, M.E. (1973). *Chromatophores and color change. The comparative physiology of animal pigmentation*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs.
- Bagnara, J.T., Fernandez, P.J. & Fujii, R. (2007). On the blue coloration of vertebrates. *Pigm. Cell Res.* 20: 14-26.
- Baird, T.A. (2008). A growth cost of experimentally induced conspicuous coloration in first-year collared lizard males. *Behav. Ecol.* 19: 589-593.
- Baird, T.A. (2009). Does experimentally induced conspicuous coloration increase risk of predation and conspecific aggression in first-year collared lizard males? *Herpetologica* 65: 31-38.
- Baird, T.A., Fox, S.F. & McCoy, J.K. (1997). Population differences in the roles of size and coloration in intra- and intersexual selection in the collared lizard, *Crotaphytus collaris*: influence of habitat and social organization. *Behav. Ecol.* 8: 506-517.
- Bajer, K., Molnár, O., Török, J. & Herczeg, G. (2010). Female European green lizards (*Lacerta viridis*) prefer males with high ultraviolet throat reflectance. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 64: 2007-2014.
- Bajer, K., Molnár, O., Török, J. & Herczeg, G. (2011). Ultraviolet nuptial colour determines fight success in male European green lizards (*Lacerta viridis*). *Biol. Lett.* 7: 866-868.
- Bakken, G.S. & Krochmal, A.R. (2007). The imaging properties and sensitivity of the facial pits of pitvipers as determined by optical and heat-transfer analysis. *J. Exp. Biol.* 210: 2801-2810.
- 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*. Editorial Planeta, Barcelona.
- Barbosa, D., Desfilis, E., Carretero, M.A. & Font, E. (2005). Chemical stimuli mediate species recognition in *Podarcis wall* lizards. *Amphibia-Reptilia* 26: 257-263.
- Barbosa, D., Font, E., Desfilis, E. & Carretero, M.A. (2006). Chemically mediated species recognition in closely related *Podarcis wall* lizards. *J. Chem. Ecol.* 32: 1587-1598.
- Barbour, H.R., Archer, M.A., Hart, N.S., Thomas, N., Dunlop, S.A., Beazley, L.D., & Shand, J. (2002). Retinal characteristics of the ornate dragon lizard, *Ctenophorus ornatus*. *J. Comp. Neurol.* 450: 334-344.
- Bauwens, D. & Castilla, A.M. (1998). Ontogenetic, sexual, and microgeographic variation in colour pattern within a population of the lizard *Podarcis lilfordi*. *J. Herpet.* 32: 581-586.

- Bennett, A.T.D. & Cuthill, I.C. (1994). Ultraviolet vision in birds: what is its function? *Vision Res.* 34: 1471-1478.
- Bennett, A.T.D. & Théry, M. (2007). Avian color vision and coloration: multidisciplinary evolutionary biology. *Am. Nat.* 169: S1-S6.
- Bennett, A.T.D., Cuthill, I.C. & Norris, K.J. (1994). Sexual selection and the mismeasure of color. *Am. Nat.* 144: 848-860.
- Bennett, A.T.D., Cuthill, I.C., Partridge, J.C. & Maier, E.J. (1996). Ultraviolet vision and mate choice in zebra finches. *Nature* 380: 433-435.
- Bennett, A.T.D., Cuthill, I.C., Partridge, J.C. & Lunau, K. (1997). Ultraviolet plumage colors predict mate preferences in starlings. *Proc. Natn. Acad. Sci. USA* 94: 8618-8621.
- Bennett, P.M. & Owens, I.P.F. (2002). *Evolutionary ecology of birds: life histories, mating systems, and extinction*. Oxford Univ. Press, London.
- Bergendorf, L., Blomberg, P., Sandberg, T. & Selmer, A. (2004). *Club100*. <http://www.club100.net>.
- Berglund, A., Bisazza, A. & Pilastro, A. (1996). Armaments and ornaments: an evolutionary explanation of traits of dual utility. *Biol. J. Linn. Soc.* 58: 385-399.
- Bischoff, W. (1984). *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758 Zauneidechse. En Böhme, W. (ed.) *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas 2*. Aula-Verlag, Weisbaden, pp. 23-68.
- Bischoff, W. (1988). Zur Verbreitung und Systematik der Zauneidechse, *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758. *Mertensiella* 1: 11-30.
- Bischoff, W., Cheylan, M. & Böhme, W. (1984). *Lacerta lepida* Daudin 1802-Perleidechse. En W. Böhme (ed.) *Handbuch der Reptilien und Anfbiien Europas, Band 2/I*. Aula-Verlag, Wiesbaden, pp. 181-210.
- Bittner, T.D., King, R.B. & Kerfin, J.M. (2002). Effects of body size and melanism on the thermal biology of garter snakes (*Thamnophis sirtalis*). *Copeia* 2002: 477-482.
- Bleiweiss, R. (2004). Ultraviolet plumage reflectance distinguishes sibling bird species. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 10: 16561-16564.
- Blomberg, S.P., Owens, I.P.F. & Stuart-Fox, D. (2001). Ultraviolet reflectance in the small skink *Carlia pectoralis*. *Herpetol. Rev.* 32: 16-17.
- Blomberg, S.P., Garland, T. Jr. & Ives, A.R.. (2003). Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution* 57: 717-745.
- Blount, J.D. & McGraw, K.J. (2008). Signal functions of carotenoid coloration. En Britton, G., Liaaen-Jensen, S. & Pfander, H. (eds.) *Carotenoids, Vol. 4, natural functions*. Birkhauser Verlag, Basel, pp. 213-236.
- Blumberg, M.S. (1992). Rodent ultrasonic short calls: locomotion, biomechanics, and communication. *J. Comp. Psychol.* 106: 360-365.
- Bond, A.B. (2007). The Evolution of color polymorphism: crypticity, searching images, and apostatic selection. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 38: 489-514.
- Bonnet, X. & Naulleau, G. (1994). A body condition index (BCI) in snakes to study reproduction. *C.R. Acad. Sci. Ser. III Sci. Vie.* 317: 34-41.

- Boughman, J.W. (2007). Condition-dependent expression of red colour differs between stickleback species. *J. Evol. Biol.* 20: 1577-1590.
- Boulton, M., Rózanowska, M. & Rózanowski, B. (2001). Retinal photodamage. *J. Photochem. Photobiol.* 64: 144-161.
- Bowmaker, J.K. (1998). Evolution of colour vision in vertebrates. *Eye* 12: 541-547.
- Bowmaker, J.K. (2008). Evolution of vertebrate visual pigments. *Vision Res.* 48: 2022-2041.
- Bowmaker, J.K. & Dartnall, H.J. (1980). Visual pigments of rods and cones in a human retina. *J. Physiol.* 298: 501-511.
- Bowmaker, J.K. & Kunz, Y.W. (1987). Ultraviolet receptors, tetrachromatic colour vision and retinal mosaics in brown trout (*Salmo trutta*): age dependent changes. *Vision Res.* 27: 2101-2108.
- Bowmaker, J.K., Heath, L. A., Wilkie, S. E. & Hunt, D.M. (1997). Visual pigments and oil droplets from six classes of photoreceptor in the retinas of birds. *Vision Res.* 37: 2183-2194.
- Bowmaker, J.K., Loew, E.R. & Ott, M. (2005). The cone photoreceptors and visual pigments of chameleons. *J. Comp. Physiol. A* 191: 925-932.
- Bradbury, J.W. & Vehrencamp, S.L. (2011). *Principles of animal communication, 2nd ed.* Sinauer Assoc. Press, Sunderland.
- Braña, F. (1996). Sexual dimorphism in lacertid lizards: male head increase vs female abdomen increase? *Oikos* 75: 511- 523.
- Briscoe, A.D. & Chittka, L. (2001). The evolution of color vision in insects. *Annu. Rev. Entomol.* 46: 471-510.
- Britt, L.L., Loew, E.R. & McFarland, W.N. (2001). Visual pigments in the early life history stages of Pacific northwest marine fishes. *J. Exp. Biol.* 204: 2581-2587.
- Brooks, R. & Couldrige, V. (1999) Multiple sexual ornaments co-evolve with multiple mating preferences. *Am. Nat.* 154: 37-45.
- Brown, R.P., Terrasa, B., Pérez-Mellado, V., Castro, J.A., Hoskisson, P.A., Picornell, A. & Ramon, M.M. (2008). Bayesian estimation of post-Messinian divergence times in Balearic Island lizards. *Mol. Phylogenet. Evol.* 48: 350-358.
- Brudzynski, S. & Fletcher, N. (2010). Rat ultrasonic vocalization: short-range communication. En Brudzynski, S. (ed.) *Handbook of mammalian vocalization: an integrative neuroscience approach*. Academic Press, Oxford, pp. 69-76.
- Buresch, K.C., Mähger, L.M., Allen, J.J., Bennice, C., Smith, N., Schram, J., Chiao, C.C., Chubb, C. & Hanlon, R.T. (2011). The use of background matching vs. masquerade for camouflage in cuttlefish *Sepia officinalis*. *Vision Res.* 51: 2362-2368.
- Burghardt, G.M. (1991). Cognitive ethology and critical anthropomorphism: a snake with two heads and hognose snakes that play dead. En Ristau, C.A. (ed.) *Cognitive ethology: the minds of other animals*. Erlbaum, San Francisco, pp. 53-90.
- Burghardt, G.M. (2007). Critical anthropomorphism, uncritical anthropocentrism, and naïve nominalism. *Comp. Cogn. Behav. Rev.* 2: 136-138.

- Burkhardt, D. (1989). UV vision: a bird's eye view of feathers. *J. Comp. Physiol. A* 164: 787-796.
- Burkhardt, D. & Finger, E. (1991). Black, white, and UV: how birds see birds. *Naturwissenschaften* 78: 279-280.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R. & Huyvaert, K.P. (2011). AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 65: 23-35.
- Burt, E.H. ed. (1979). *The behavioral significance of color*. Garland STPM Press, New York.
- Busack, S.D., Lawson, D.P. & Arjo, W.M. (2005). Mitochondrial DNA, allozymes, morphology and historical biogeography in the *Podarcis vaucheri* (Lacertidae) species complex. *Amphibia-Reptilia* 26: 239-256.
- Calcagno, V. & de Mazancourt, C. (2010). glmulti: an R package for easy automated model selection with (generalized) linear models. *J. Stat. Softw.* 34.
- Calkins, J.D. & Burley, N.T. (2003). Mate choice for multiple ornaments in the California quail, *Callipepla californica*. *Anim. Behav.* 65: 69-81.
- Calsbeek, B., Hasselquist, D. & Clobert, J. (2010). Multivariate phenotypes and the potential for alternative phenotypic optima in wall lizard (*Podarcis muralis*) ventral colour morphs. *J. Evol. Biol.* 23: 1138-1147.
- Campanhausen, M.V. & Kirschfeld, K. (1998). Spectral sensitivity of the accessory optic system of the pigeon. *J. Comp. Physiol. A* 183: 1-6.
- Candolin, U. (2003). The use of multiple cues in mate choice. *Biol. Rev.* 78: 575-595.
- Capula, M. (1994a). Genetic variation and differentiation in the lizards, *Podarcis wagleriana* (Reptilia: Lacertidae). *Biol. J. Linn. Soc.* 52: 177-196.
- Capula, M. (1994b). Evolutionary relationships of *Podarcis* lizards from Sicily and the Maltese Islands. *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 32: 180-192.
- Capula, M. (2002). Genetic evidence of natural hybridization between *Podarcis sicula* and *Podarcis tiliguerta* (Reptilia). *Amphibia-Reptilia* 23: 313-321.
- Carazo, P. (2010). *The behavioural ecology of animal signals. A functional theoretical perspective and its application to the study of scent marks in the lizard Podarcis hispanica*. Tesi doctoral. Universitat de València, València.
- Carazo, P., Font, E. & Desfilis, E. (2007). Chemosensory assessment of rival competitive ability and scent mark function in a lizard (*Podarcis hispanica*). *Anim. Behav.* 74: 895-902.
- Carazo, P., Font, E. & Desfilis, E. (2008). Beyond 'nasty neighbours' and 'dear enemies'? Individual recognition by scent marks in a lizard (*Podarcis hispanica*). *Anim. Behav.* 76: 1953-1963.
- Carazo, P., Font, E. & Desfilis, E. (2011). The role of scent marks in female choice of territories and refuges in a lizard (*Podarcis hispanica*). *J. Comp. Psychol.* 125: 362-365
- Carleton, K.L., Hárosi, F.I. & Kocher, T.D. (2000). Visual pigments of African cichlid fishes: evidence for ultraviolet vision from microspectrophotometry and DNA sequences. *Vision Res.* 40: 879-890.
- Caro, T., Beeman, K., Stankowich, T. & Whitehead, H. (2011). The functional significance of colouration in cetaceans. *Evol. Ecol.* 25: 1231-1245.

- Carranza, S., Arnold, E.N. & Amat, F. (2004). DNA phylogeny of *Lacerta (Iberolacerta)* and other lacertine lizards (Reptilia: Lacertidae): did competition cause long-term mountain restriction? *Syst. Biodivers.* 2: 57-77.
- Carranza, S., Harris, D. J., Arnold, E.N., Batista, V. & Gonzalez de la Vega, J.P. (2006). Phylogeography of the lacertid lizard, *Psammotromus algirus*, in Iberia and across the Strait of Gibraltar. *J. Biogeogr.* 33: 1279-1288.
- Carretero, M.A. (2002). Sources of colour pattern variation in Mediterranean *Psammotromus algirus*. *Neth. J. Zool.* 52: 43-60.
- Carretero, M.A. & Llorente, G.A. (1994). Reproduction of *Acanthodactylus erythrurus* in its northern boundary. *Russian J. Herpet.* 2: 10-17.
- Carretero, M.A., Vasconcelos, R., Fonseca, M., Kaliontzopoulou, A., Brito, J.C., Harris, D.J. & Perera, A. (2006a). Escape tactics of two syntopic forms of the *Lacerta perspicillata* complex with different colour patterns. *Can. J. Zool.* 84: 1594-1603.
- Carretero, M.A., Perera, A., Harris, D.J., Batista, V. & Pinho, C. (2006b). Spring diet and resource partitioning in an alpine lizard community from Morocco. *Afr. Zool.* 41: 113-122.
- Carretero, M.A., Ayllón, E. & Llorente, G. (2011). *Lista patrón de los anfibios y reptiles de España (Actualizada a julio de 2011)*. Asociación Herpetológica Española.
- Carvalho, L.S., Cowing, J.A., Wilkie, S.E., Bowmaker, J.K. & Hunt, D. M. (2007). The molecular evolution of avian ultraviolet- and violet-sensitive visual pigments. *Mol. Biol. Evol.* 24: 1843-1852.
- Castilla, A.M. & Bauwens, D. (1989). Reproductive characteristics of the lacertid lizard *Lacerta lepida*. *Amphibia-Reptilia* 10: 445-452.
- Castilla, A.M. & Bauwens, D. (2000). Reproductive characteristics of the island lacertid lizard *Podarcis lilfordi*. *J. Herpetol.* 34: 390-396.
- Castilla, A.M., Fernández-Pedrosa, V., Harris, D.J., González, A., Latorre, A. & Moya, A. (1998). Mitochondrial DNA divergence suggests that *Podarcis hispanica atrata* (Squamata: Lacertidae) from Columbretes Islands merits specific distinction. *Copeia* 1998: 1037-1040.
- Castilla, A.M., Gosá, A., Galán, P. & Pérez-Mellado, V.P. (1999). Green tails in lizards of the genus *Podarcis*: do they influence the intensity of predation? *Herpetologica* 55: 530-7.
- Cheney, K.L. & Marshall, N.J. (2009). Mimicry in coral reef fish: how accurate is this deception in terms of color and luminance? *Behav. Ecol.* 20: 459-468.
- Cheyland, M. (1984). Croissance et détermination de l'âge chez le lézard ocellé (groupe *Lacerta lepida*, Sauria, Lacertidae) de France et du Maroc à partir de la squelettochronologie. *Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille* 44: 29-37.
- Cheyland, M. (1988). Variabilité phénotypique de lézard des murailles *Podarcis muralis* sur les îles de la côte provençale, France. *Rev. Ecol. (Terre Vie)* 43: 287-321.
- Chittka, L. (1992). The colour hexagon: a chromaticity diagram based on photoreceptor excitations as a generalized representation of colour opponency. *J. Comp. Physiol. A* 170: 533-543
- Chittka, L. (1996). Does bee color vision predate the evolution of flower color? *Naturwissenschaften* 83: 136-138.
- Chittka, L. & Menzel, R. (1992). The evolutionary adaptation of flower colours and the insect pollinators' colour vision. *J. Comp. Physiol. A* 171: 171-181.

Chittka, L. & Kevan, P.G. (2005). Flower colour as advertisement. *En Dafni*, A., Kevan, P.G. & Husband, B.C. (eds.) *Practical pollination biology*. Enviroquest Ltd., Cambridge, pp. 157-196.

Clobert, J., Garland, T. Jr. & Barbault, R. (1998). The evolution of demographic tactics in lizards: a test of some hypotheses concerning life history evolution. *J. Evol. Biol.* 11: 329-364.

Clotfelter, E.D., Ardiab, D.R. & McGraw, K.J. (2007). Red fish, blue fish: trade-offs between pigmentation and immunity in *Betta splendens*. *Behav. Ecol.* 18: 1139-1145.

Cloudsley-Thompson, J.L. (1971). *The temperature and water relations of reptiles*. Merrow, Watford.

Cloudsley-Thompson, J.L. (1991). *Ecophysiology of desert arthropods and reptiles (Adaptations of desert organisms)*. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.

Cloudsley-Thompson, J.L. (1999). Multiple factors in the evolution of animal coloration. *Naturwissenschaften* 86: 123-132.

Collin, S.P., Davies, W.L., Hart, N.S. & Hunt, D.M. (2009). The evolution of early vertebrate photoreceptors. *Phil. Trans. R. Soc. B* 364: 2925-2940.

Constantini, F. & D'Amato, F. (2006). Ultrasonic vocalizations in mice and rats: social contexts and functions. *Acta Zool. Sinica* 52: 619-633.

Cooper, W.E. & Burns, N. (1987). Social significance of ventrolateral coloration in the fence lizard, *Sceloporus undulatus*. *Anim. Behav.* 35: 526-532.

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.

Cooper, W.E. & Greenberg, N. (1992). Reptilian coloration and behavior. *En Gans, C. & Crews, D. (eds.) Biology of the Reptilia, Vol. 18, physiology E, hormones, brain and behavior*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 298-422

Corti, C. & Lo Cascio, P. (2002). *The lizards of Italy and adjacent areas*. Chimaira Verlag, Frankfurt-am-Main.

Cote, J., Le Galliard, J.F., Rossi, J.M. & Fitze, P.S. (2008). Environmentally induced changes in carotenoid-based coloration of female lizards: a comment on Vercken *et al.* *J. Evol. Biol.* 21: 1165-1172.

Cott, H.B. (1940). *Adaptive coloration in animals*. Methuen, London.

Cowing, J.A., Poopalasundaram, S., Wilkie, S.E., Robinson, P.R., Bowmaker, J.K. & Hunt, D.M. (2002). The molecular mechanism for the spectral shifts between vertebrate ultraviolet- and violet-sensitive cone visual pigments. *Biochem. J.* 367: 129-135.

Cox, R.M., Skelly, S.L. & John-Alder, H.B. (2003). A comparative test of adaptive hypotheses for sexual size dimorphism in lizards. *Evolution* 57: 1653-1669.

Crisp, M., Cook, L.M. & Hereward, F.V. (1979). Color and heat balance in the lizard *Lacerta dugesii*. *Copeia* 1979: 250-257.

Crochet, P.A., Chaline, O., Surget-Groba, Y., Debain, C. & Cheylan, M. (2004). Speciation in mountains: phylogeography and phylogeny of the rock lizards genus *Iberolacerta* (Reptilia: Lacertidae). *Mol. Phylogenet. Evol.* 30: 860-866.

Cronin, T.W. & Takahara, Y. (2002). Spectral sensitivity in crustaceans. *En Wiese, K. (ed.) The crustacean nervous system*. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, pp. 499-511.

Cuadrado, M. (2000). Body colors indicate the reproductive status of female common chameleons: Experimental evidence for the intersex communication function. *Ethology* 106: 79-91.

Cummings, M.E., Rosenthal, G.G. & Ryan, M.J. (2003). A private ultraviolet channel in visual communication. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 270: 897-904.

Cummings, M.E., García De León, F.J., Mollaghan, D.M. & Ryan, M.J. (2006). Is UV ornamentation an amplifier in swordtails? *Zebrafish* 3: 91-100.

Cuthill, I.C., Bennett, A.T.D., Partridge, J.C. & Maier, E.J. (1999). Plumage reflectance and the objective assessment of avian sexual dichromatism. *Am. Nat.* 160: 183-200.

Cuthill, I.C., Hart, N.S., Partridge, J.C., Bennett, A.T.D., Hunt, S. & Church, S.C. (2000a). Avian colour vision and avian video playback experiments. *Acta Ethol.* 3: 29-37.

Cuthill, I.C., Partridge, J.C. & Bennett, A.T.D. (2000b). Avian UV vision and sexual selection. *En Espmark, Y., Amundsen, T. & Rosenqvist, G. (eds.) Animal signals: signalling and signal design in animal communication*. Tapir Academic, Trondheim, pp. 62-82.

Cuthill, I.C., Partridge, J.C., Bennett, A.T.D., Church, S.C., Hart, N.S. & Hunt, S. (2000c). Ultraviolet vision in birds. *Adv. Stud. Behav.* 29: 159-214.

Cuthill, I.C., Stevens, M., Sheppard, J., Maddocks, T., Párraga, C.A. & Troscianko, T.S. (2005). Disruptive coloration and background pattern matching. *Nature* 434: 72-74.

D'Eath, R.B. (1998). Can video images imitate real stimuli in animal behaviour experiments? *Biol. Rev.* 73: 267-292.

Darst, C.R., Cummings, M.E. & Cannatella, D.C. (2006). A mechanism for diversity in warning signals: conspicuousness versus toxicity in poison. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 103: 5852-5857.

Darwin, C. (1871). *The descent of man and selection in relation to sex*. J. Murray, London.

Darwin, C. (1872). *The expression of the emotions in man and animals*. J. Murray, London.

Davies, W.L., Cowing, J.A., Carvalho, L.S., Potter, I.C., Trezise, A.E.O., Hunt, D.M. & Collin, S.P. (2007). Functional characterization, tuning, and regulation of visual pigment gene expression in an anadromous lamprey. *FASEB J.* 21: 2713-2724.

Dawkins, M.S. & Guilford, T.C. (1991). The corruption of honest signalling. *Anim. Behav.* 41: 865-873.

De Valois, R.L. & De Valois, K.K. (1993). A multi-stage color model. *Vision Res.* 33: 1053-1065.

De Valois, R.L., Cottaris, N.P., Elfar, S.D., Mahon, L.E. & Wilson, J.A. (2000). Some transformations of color information from lateral geniculate nucleus to striate cortex. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97: 4997-5002.

de Waal, F. (1997). Are we in anthropodenial? *Discover* 18: 50-53.

de Waal, F. (1999). Anthropomorphism and anthropodenial: Consistency in our thinking about humans and other animals. *Philos. Topics* 27: 255-280.

Delhey, K., Peters, A. & Kempenaers, B. (2007). Cosmetic coloration in birds: occurrence, function, and evolution. *Am. Nat.* 169: S145-S158.

Derrington, A.M., Krauskopf, J. & Lennie, P. (1984). Chromatic mechanisms in lateral geniculate nucleus of macaque. *J. Physiol.* 357: 241-265.

- Díaz, J.A. (1993). Breeding coloration, mating opportunities, activity, and survival in the lacertid lizard *Psammodromus algirus*. *Can. J. Zool.* 71: 1104-1110.
- Diego-Rasilla, F.J. (2003). Influence of predation pressure on the escape behaviour of *Podarcis muralis* lizards. *Behav. Process.* 63: 1-7.
- Dijkstra, P.D., Hekman, R., Schulz, R.W. & Groothuis, T.G.G. (2007). Social stimulation, nuptial colouration, androgens and immunocompetence in a sexual dimorphic cichlid fish. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 61: 599-609.
- Doucet, S. (2002). Structural plumage coloration, male body size, and condition in the blue-black grassquit. *Condor* 104: 30-38.
- Doucet, S. & Montgomerie, R. (2003). Structural plumage colour and parasites in satin bowerbirds *Ptilonorhynchus violaceus*: implications for sexual selection. *J. Avian Biol.* 34: 237-242.
- Doucet, S.M. & Meadows, M.G. (2009). Iridescence: a functional perspective. *J. R. Soc. Interface* 6: S115-S132.
- Doucet, S.M., Mennill, D.J. & Hill, G.E. (2007). The evolution of signal design in manakin plumage ornaments. *Am. Nat.* 169: S62-S80.
- Douglas, R.H., McGuigan, C.M. (1989). The spectral transmission of freshwater teleost ocular media: an interspecific comparison and a guide to potential ultraviolet sensitivity. *Vision Res.* 29: 871-879.
- Douglas, R.H., Partridge, J. & Marshall, N.J. (1998). The eyes of deep-sea fish. I. Lens pigmentation, tapeta and visual pigments. *Prog. Ret. Eye Res.* 17: 597-636.
- Dove, S.B. (2002). *ImageTool*. <http://ddsdx.uthscsa.edu/dig/itdesc.html>.
- Dücker, G.V. & Rensch, B. (1973). Die visuelle Lernkapazität von *Lacerta viridis* und *Agama agama*. *Z. Tierpsychol.* 32: 209-214.
- Dunn, P.O., Whittingham, L.A. & Pitcher, T.E. (2001). Mating systems, sperm competition, and the evolution of sexual dimorphism in birds. *Evolution* 55: 161-175.
- Eaton, M.D. (2005). Human vision fails to distinguish widespread sexual dichromatism among sexually "monochromatic" birds. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 102: 10942-10946.
- Eaton, M.D. & Lanyon, S.M. (2003). The ubiquity of avian ultraviolet plumage reflectance. *Proc. R. Soc. B* 270: 1721-1726.
- Edsman, L. (1990). *Territoriality and competition in wall lizards*. Tesi doctoral. University of Stockholm, Stockholm.
- Ellers, J. & Boggs, C.L. (2003). The evolution of wing color: male mate choice opposes adaptive wing color divergence in *Colias* butterflies. *Evolution* 57: 1100-1106.
- Ellingson, J.M., Fleishman, L.J. & Loew, E.R. (1995). Visual pigments and spectral sensitivity of the diurnal gecko *Gonatodes albogularis*. *J. Comp. Physiol. A* 177: 559-567.
- Endler, J.A. (1978). A predator's view of animal color patterns. *Evol. Biol.* 11: 319-364.
- Endler, J.A. (1980). Natural selection on color patterns in *Poecilia reticulata*. *Evolution* 34: 76-91.
- Endler, J.A. (1983). Natural and sexual selection on color patterns in poeciliid fishes. *Environ. Biol. Fishes* 9: 173-190.

- Endler, J.A. (1990). On the measurement and classification of colour in studies of animal colour patterns. *Biol. J. Linn. Soc.* 41: 315-352.
- Endler, J.A. (1991a). Interactions between predators and prey. *Behav. Ecol. Evol. App.* 3: 169-196.
- Endler, J.A. (1991b). Variation in the appearance of guppy color patterns to guppies and their predators under different visual conditions. *Vision Res.* 31: 587-608.
- Endler, J.A. (1992). Signals, signal conditions, and the direction of evolution. *Am. Nat.* 139: S125-S153.
- Endler, J.A. (1993). The color of light in forests and its implications. *Ecol. Monogr.* 63: 1-27.
- Endler, J.A. (2006). Disruptive and cryptic coloration. *Proc. R. Soc. B* 273: 2425-2426.
- Endler, J. A. & Houde, A.E. (1995). Geographic variation in female preferences for male traits in *Poecilia reticulata*. *Evolution* 49: 456-468.
- Endler, J.A. & Théry, M. (1996). Interacting effects of lek placement, display behaviour, ambient light and color patterns in three neotropical forest-dwelling birds. *Am. Nat.* 148: 421-452.
- Endler, J.A. & Mielke, P.W. (2005). Comparing entire colour patterns as birds see them. *Biol. J. Linn. Soc.* 86: 405-431.
- Endler, J.A., Westcott, D.A., Madden, J.R. & Robson, T. (2005). Animal visual system and the evolution of color patterns sensory processing illuminates signal evolution. *Evolution* 59: 1795-1818.
- Espmark, Y., Amundsen, T. & Rosenqvist, G. eds. (2000). *Animal signals: signalling and signal design in animal communication*. Tapir Academic, Trondheim.
- Fairbairn, D.J., Blanckenhorn, W.U. & Szekely, T. eds. (2007). *Sex, size and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism*. Oxford University Press, London.
- Faraone, F.P. & Lo Valvo, M. (2006). Seasonal variation in colour of the Sicilian wall lizard *Podarcis wagleriana*. – En Bologna, M.A., Capula, G.M, Luiselli, L., Marangoni, S. & Venchi, A. (eds.) *6° Congresso Nazionale della Societas Herpetologica Italica*, Riassunti. S. 25.
- Felsenstein, J. (1985). Phylogenies and the comparative method. *Am. Nat.* 125: 1-15.
- Feng, A.S. & Narins, P.M. (2008). Ultrasonic communication in concave-eared torrent frogs (*Amolops tormotus*). *J. Comp. Physiol. A* 194: 159-167.
- Figuerola, J. & Green, A.J. (2000). The evolution of sexual dimorphism in relation to mating patterns, cavity nesting, insularity and sympatry in the Anseriformes. *Funct. Ecol.* 14: 701-710.
- Fitch, H.S. (1970). Reproductive cycles in lizards and snakes. *University of Kansas Museum of Natural History, Miscellaneous Publications* 52: 1-247.
- Fitch, H.S. & Hillis, D.M. (1984). The *Anolis* dewlap: interspecific variability and morphological associations with habitat. *Copeia* 1984: 315-323.
- Fitze, P.F., Le Galliard, J.-F., Federici, P., Richard, M. & Clobert, J. (2005). Conflict over multiple partner mating among males and females of polygynandrous common lizards. *Evolution* 59: 2451-2459.
- Fitze, P.S., Cote, J., San-Jose, L.M., Meylan, S., Isaksson, C., Andersson, S., Rossi, J.M & Clobert, J. (2009). Carotenoid-based colours reflect the stress response in the common lizard. *PLoS ONE* 4: e5111.

- Fitze, P.S., Cote, J. & Clobert, J. (2010). Mating order-dependent female mate choice in the polygynandrous common lizard *Lacerta vivipara*. *Oecologia* 162: 331-341.
- Fitze, P.S., Gonzalez-Jimena, V., San-Jose, L.M., San Mauro, D., Aragon, P., Suarez, T. & Zardoya, R. (2011). Integrative analyses of speciation and divergence in *Psammodromus hispanicus* (Squamata: Lacertidae). *BMC Evol. Biol.* 11: 347.
- Fitze, P.S., González-Jimena, V., San-Jose, L.M., San Mauro & Zardoya, R. (2012). A new species of sand racer, *Psammodromus* (Squamata: Lacertidae), from the Western Iberian Peninsula. *Zootaxa* 3205: 41-52.
- Fitzpatrick, S. (1998). Colour schemes for birds: structural coloration and signals of quality in feathers. *Ann. Zool. Fenn.* 35: 67-77.
- Fleishman, L.J., Loew, E.R. & Leal, M. (1993). Ultraviolet vision in lizards. *Nature* 365: 397.
- Fleishman, L.J., Bowman, M., Saunders, D., Miller, W.E., Rury, M.J. & Loew, E.R. (1997). The visual ecology of Puerto Rican anoline lizards: habitat light and spectral sensitivity. *J. Comp. Physiol. A* 181: 446-460.
- Fleishman, L.J. & Endler, J.A. (2000). Some comments on visual perception and the use of video playback in animal behaviour studies. *Acta. Ethol.* 3: 15-27.
- Fleishman, L.J. & Persons, M. (2001). The influence of stimulus and background colour on signal visibility in the lizard *Anolis cristatellus*. *J. Exp. Biol.* 204: 1559-1575.
- Fleishman, L.J., Leal, M. & Sheehan, J. (2006). Illumination geometry, detector position and the objective determination of animal signal colours in natural light. *Anim. Behav.* 71: 463-474.
- Fleishman, L.J., Loew, E.R. & Whiting, M.J. (2011). High sensitivity to short wavelengths in a lizard and implications for understanding the evolution of visual systems in lizards. *Proc. R. Soc. B* 278: 2891-2899.
- Fonseca, M.M., Brito, J.C., Kaliotzopoulou, A., Rebelo, H., Kalboussi, M., Larbes, S., Carretero, M.A. & Harris, D.J. (2008). Genetic variation in the *Acanthodactylus pardalis* group in North Africa. *Afr. Zool.* 43: 8-15.
- Fonseca, M.M., Brito, J.C., Paulo O.S., Carretero, M.A. & Harris, D.J. (2009). Systematic and phylogeographical assessment of the *Acanthodactylus erythrurus* group (Reptilia: Lacertidae) based on phylogenetic analyses of mitochondrial and nuclear DNA. *Mol. Phylogenet. Evol.* 51: 131-142.
- Font, E. & Rome, L.C. (1990). Functional morphology of dewlap extension in the lizard *Anolis equestris* (Iguanidae). *J. Morph.* 206: 245-258.
- Font, E. & Molina-Borja, M. (2004). Ultraviolet reflectance of color patches in *Gallotia galloti* lizards from Tenerife, Canary Islands. In Pérez-Mellado, V., Riera, N. & Perera, A. (eds.) *The biology of lacertid lizards: evolutionary and ecological perspectives*. Institut Menorquí d'Estudis, Menorca, pp. 201-221
- Font, E. & Carazo, P. (2010). Animals in translation: why there is meaning (but probably no message) in animal communication. *Anim. Behav.* 80: e1-e6.
- 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). *Biol. J. Linn. Soc.* 97: 766-780.
- Font, E., Carazo, P., Pérez i de Lanuza, G. & Barbosa, D. (2010). Comportamiento y comunicación animal: ¿Qué nos enseñan los lagartos? *Acta Zoologica Lilloana* 54: 12-35.
- Font, E., Carazo, P., Pérez i de Lanuza, G. & Kramer, M. (2012). Predator-elicited foot shakes in wall lizards (*Podarcis muralis*): Evidence for a pursuit-deterrent function. *J. Comp. Psychol.* 126: 87-96.

- Forsman, A. & Appelqvist, S. (1999). Experimental manipulation reveals differential effects of colour pattern on survival in male and female pygmy grasshoppers. *J. Evol. Biol.* 12: 391-401.
- Fox, H.M. & Vevers, G. (1960). *The nature of animal colors*. Macmillan, New York.
- Freeman, P.W. & Lemen, C.A. (2008). Measuring bite force in small mammals with a piezo-resistive sensor. *J. Mammol.* 89: 513-517.
- Frisch, K. von (1914). Der Farben- und Formensinn der Bienen. *Zoologische Jahrbücher (Physiologie)* 35: 1-188.
- Fu, J. & Murphy, R.W. (1997). Toward the phylogeny of caucasian rock lizards: implications from mitochondrial DNA gene sequences (Reptilia: Lacertidae). *Zool. J. Linn. Soc.* 121: 463-477.
- Fu, J. (1998). Toward the phylogeny of the family Lacertidae: implications from mitochondrial DNA 12S and 16S gene sequences (Reptilia: Squamata). *Mol. Phylogenet. Evol.* 9: 118-130.
- Fu, J., Murphy, R.W. & Darevsky, I.S. (2000). Divergence of the Cytochrome b gene in the *Lacerta raddei* complex and its parthenogenetic daughter species: evidence for recent multiple origins. *Copeia* 2000: 432-440.
- Fulgione, D., Guglielmi, S., Odierna, G., Rippa, D., Caliendo, M.F. & Rastogi, R.K. (2008). Morphological differentiation and genetic structure in island lizard populations. *Zool. Sci.* 25: 465-74.
- Galán, P. (1984). Estudio sobre la biometría, foliosis, diseño y coloración de *Lacerta schreiberi* Bedriaga, 1878. (Sauria, Lacertidae). *Alytes* 2: 25-54.
- Galán, P. (2000). Females that imitate males: dorsal coloration varies with reproductive stage in female *Podarcis bocagei* (Lacertidae). *Copeia* 2000: 819-825.
- Galán, P. (2006). Coloración azul atípica en machos de *Iberolacerta monticola* del extremo norte de Galicia. *Bol. Asoc. Herpetol. Esp.* 17: 96-99.
- Galán, P. (2008). Ontogenetic and sexual variation in the coloration of the lacertid lizards *Iberolacerta monticola* and *Podarcis bocagei*. Do the females prefer the greener males? *Anim. Biol.* 58: 173-198.
- Galán, P. (2010). Dicromatismo ventral verde-azul en una población de *Iberolacerta monticola*. *Bol. Asoc. Herpetol. Esp.* 21: 49-52.
- Galeotti, P., Rubolini, D., Dunn, P.O. & Fasola, M. (2003). Colour polymorphism in birds: causes and functions. *J. Evol. Biol.* 16: 635-646.
- Galeotti, P., Pellitteri-Rosa, D., Sacchi, R., Gentili, A., Pupin, F., Rubolini, D. & Fasola, M. (2010). Sex-, morph- and size-specific susceptibility to stress measured by haematological variables in captive common wall lizard *Podarcis muralis*. *Comp. Biochem. Physiol. A Mol. Integr. Physiol.* 157: 354-63.
- Galván, I. & Sanz, J.J. (2010). Measuring plumage colour using different spectrophotometric techniques: a word of caution. *Ornis Fennica* 87: 69-76.
- Gamberale-Stille, G. & Guilford, T. (2004). Automimicry destabilizes aposematism: predator sample-and-reject behaviour may provide a solution. *Proc. R. Soc. Lond. B* 271: 2621-2625.
- Garland, T. Jr. (1992). Rate tests for phenotypic evolution using phylogenetically independent contrasts. *Am. Nat.* 140: 509-519.
- Garland, T. Jr. & Ives, A.R. (2000). Using the past to predict the present: confidence intervals for regression equations in phylogenetic comparative methods. *Am. Nat.* 155: 346-364.

Gautier, P., Barroca, M., Bertrand, S., Eraud, C., Gaillard, M., Hamman, M., Motreuil, S., Sorci, G. & Faivre, B. (2008). The presence of females modulates the expression of a carotenoid-based sexual signal. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 62: 1159-1166.

Genbank (2011). *National Center for Biotechnology Information*. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>

Geniez, P. (2001). *Variation géographique des lézards du genre Podarcis (Reptilia, Sauria, Lacertidae) dans la péninsule Ibérique, l'Afrique du Nord et le sud de la France*. Tesi doctoral. Université Montpellier II & Ecole Pratique des Hautes Etudes, Montpellier.

Geniez, P., Cluchier, A., Sá-Sousa, P., Guillaume, C.P. & Crochet, P.A. (2007). Systematics of the *Podarcis hispanicus*-complex (Sauria, Lacertidae), I - redefinition, morphology and distribution of the nominotypical taxon. *Herpetol. J.* 17: 69-80.

Godinho, R., Crespo, E.G., Ferrand, N. & Harris, D.J. (2005). Phylogeny and evolution of the green lizards, *Lacerta* spp. (Squamata: Lacertidae) based on mitochondrial and nuclear DNA sequences. *Amphibia-Reptilia* 26: 271-285.

Godinho, R., Domingues, V., Crespo, E. & Ferrand, N. (2006). Extensive intraspecific polymorphism detected by SSCP at the nuclear *Cmos* gene in the endemic Iberian lizard *Lacerta schreiberi*. *Mol. Ecol.* 15: 731-738.

Goldsmith, T.H. (1990). Optimization, constraint, and history in the evolution of eyes. *Q. Rev. Biol.* 65: 281-322.

Goldsmith, T.H. & Butler, B.K. (2003). The roles of receptor noise and cone oil droplets in the photopic spectral sensitivity of the budgerigar, *Melopsittacus undulatus*. *J. Comp. Physiol. A* 189: 135-142.

Goldsmith, T.H., Collins, J.S. & Licht, S. (1984). The cone oil droplets of avian retinas. *Vision Res.* 24: 1661-1671.

Gómez, D. & Théry, M. (2004). Influence of ambient light on the evolution of colour signals: comparative analysis of a Neotropical rainforest bird community. *Ecol. Lett.* 7: 279-284.

Gómez, D. & Théry, M. (2007). Simultaneous crypsis and conspicuousness in color patterns: comparative analysis of a neotropical rainforest bird community. *Am. Nat.* 169: S42-S61.

González, P., Pinto, F., Nogales, M., Jiménez-Asensio, J., Hernández, M. & Cabrera, V.M. (2003). Phylogenetic relationships of the Canary Islands endemic lizard genus *Gallotia* (Sauria: Lacertidae), inferred from mitochondrial DNA sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.* 6: 63-71.

Govardovskii, V.I. (1983). On the role of oil drops in colour vision. *Vision Res.* 23: 1739-1740.

Govardovskii, V.I. & Zueva, L.V. (1974). Spectral sensitivity of the frog eye in the ultraviolet and visible region. *Vision Res.* 14: 1317-1321.

Grafen, A. (1989). The phylogenetic regression. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 326: 119-157.

Gray, S.M. & McKinnon, J.S. (2007). Linking color polymorphism maintenance and speciation. *Proc. R. Soc. B* 22:7 1-79.

Green, A.J. (2001). Mass/length residuals: measures of body condition or generators of spurious results? *Ecology* 82: 1473-1483.

Grether, G.F. & Grey R.M. (1996). Novel cost of a sexually selected trait in the rubyspot damselfly *Hetaerina americana*: conspicuousness to prey. *Behav. Ecol.* 4: 465-473.

Grether, G.F., Hudon, J. & Endler, J.A. (2001). Carotenoid scarcity, synthetic pteridine pigments and the evolution of sexual coloration in guppies (*Poecilia reticulata*). *Proc. R. Soc. Lond. B* 268: 1245-1253.

Grether, G.F., Kolluru, G.R. & Nersissian, K. (2004). Individual colour patches as multicomponent signals. *Biol. Rev. (Camb.)* 79: 583-610.

Grether, G.F., Kolluru, G.R., Lin, K., Quiroz, M.A., Robertson, G. & Snyder, A.J. (2008). Maternal effects of carotenoid consumption in guppies (*Poecilia reticulata*). *Funct. Ecol.* 22: 294-302.

Griffith, S.C., Örnborg, J., Russell, A.F., Andersson, S. & Sheldon, B.C. (2003). Correlations between ultraviolet coloration, overwinter survival and offspring sex ratio in the blue tit. *J. Evol. Biol.* 16: 1045-1054.

Grill, C.P. & Rush, V.N. (2000). Analysing spectral data: comparison and application of two techniques. *Biol. J. Linn. Soc.* 69: 121-138.

Guilford, T. & Dawkins, M.S. (1991). Receiver psychology and the evolution of animal signals. *Anim. Behav.* 42: 1-14.

Guilford, T. & Harvey, P.H. (1998). The purple patch. *Nature* 392: 867-869.

Gumm, J.M. & Mendelson, T.C. (2011). The evolution of multi-component visual signals in darters (genus *Etheostoma*). *Curr. Zool.* 57: 125-139.

Guo, X., Dai, X., Chen, D., Papenfuss, T.J., Ananjeva, N.B., Melnikov, D.A. & Wang, Y. (2011). Phylogeny and divergence times of some racerunner lizards (Lacertidae: *Eremias*) inferred from mitochondrial 16S rRNA gene segments. *Mol. Phylogenet. Evol.* 61: 400-412.

Hager, S.B. (2001). The role of nuptial coloration in female *Holbrookia maculata*: evidence for a dual signaling system. *J. Herpet.* 35: 624-632.

Hall, M.I. (2008). Comparative analysis of the size and shape of the lizard eye. *Zoology* 111: 62-75.

Halpern, E.A. & Lowe, C.H. (1968). Metabolism of the iguanid lizard *Uta stansburiana* in the supercooled state. *Physiol. Zool.* 41: 113-124.

Ham, A.D. & Osorio, D. (2007). Color preferences and color vision in poultry chicks. *Proc. R. Soc. B Bio.* 274: 1941-1948.

Hamilton, P.S. & Sullivan, B.K. (2005). Female mate attraction in ornate tree lizards, *Urosaurus ornatus*: a multivariate analysis. *Anim. Behav.* 69: 219-224.

Hamilton, W. & Zuk, M. (1982). Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? *Science* 218: 384-387.

Hanlon, R.T., Forsythe, J.W. & Joneschild, D.E. (1999). Crypsis, conspicuousness, mimicry and polyphenism as antipredator defences of foraging octopuses on Indo-Pacific coral reefs, with a method of quantifying crypsis from video tapes. *Biol. J. Linn. Soc.* 66: 1-22.

Harris, D.J. & Arnold, E.N. (1999). Relationships of wall lizards, *Podarcis* (Reptilia: Lacertidae) based on mitochondrial DNA sequences. *Copeia* 1999: 749-754.

Harris, D.J. & Arnold, E.N. (2000). Elucidation of the relationships of spiny-footed lizards, *Acanthodactylus* spp. (Reptilia: Lacertidae) using mitochondrial DNA sequence, with comments on their biogeography and evolution. *J. Zool., Lond.* 252: 351-362.

- Harris, D.J. & Sá-Sousa, P. (2001). Species distinction and relationships of the western Iberian *Podarcis* lizards (Reptilia, Lacertidae) based on morphology and mitochondrial DNA sequences. *Herpetol. J.* 11: 129-136.
- Harris, D.J. & Sá-Sousa, P. (2002). Molecular phylogenetics of Iberian wall lizards (*Podarcis*), is *Podarcis hispanica* a species complex? *Mol. Phylogenet. Evol.* 23: 75-81.
- Harris, D.J., Arnold, E.N. & Thomas, R.H. (1998a). Rapid speciation, morphological evolution, and adaptation to extreme environments in South African sand lizards (*Meroles*) as revealed by mitochondrial gene sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.* 10: 37-48.
- Harris, D.J., Arnold, E.N., Thomas, R.H. (1998b). Relationships of lacertid lizards (Reptilia, Lacertidae) estimated from mitochondrial DNA sequences and morphology. *Proc. R. Soc. B Bio.* 265: 1939-1948.
- Harris, D.J., Arnold, E.N. & Thomas, R.H. (1999). A phylogeny of the European lizard genus *Algyroides* (Reptilia: Lacertidae) based on DNA sequences, with comments on the evolution of the group. *J. Zool. Lond.* 249: 49-60.
- Harris, D.J., Batista, V., Carretero, M.A., Pinho, C. & Sá-Sousa, P. (2002a). Mitochondrial DNA sequence data confirms the presence of *Podarcis carbonelli*, Pérez-Mellado, 1981 in Southern Spain. *Herpetozoa* 15: 188-190.
- Harris, D.J., Carranza, S., Arnold, E.N., Pinho, C. & Ferrand, N. (2002b). Complex biogeographical distribution of genetic variation within *Podarcis* Wall lizards across the Strait of Gibraltar. *J. Biogeogr.* 29: 1257-1262.
- Harris, D.J., Carretero, M.A., Perera, A., Pérez-Mellado, V. & Ferrand, N. (2003). Complex patterns of genetic diversity within *Lacerta (Teira) perspicillata*: Preliminary evidence from 12S rRNA sequence data. *Amphibia-Reptilia* 24: 386-390.
- Harris, D.J., Batista, V. & Carretero, M.A. (2004). Assessment of genetic diversity within *Acanthodactylus erythrurus* (Reptilia: Lacertidae) in Morocco and the Iberian Peninsula using mitochondrial DNA sequence data. *Amphibia-Reptilia* 25: 227-232.
- Harris, D.J., Pinho, C., Carretero, M.A., Corti, C. & Böhme, W. (2005). Determination of genetic diversity within the insular lizard *Podarcis tiliguerta* using mtDNA sequence data, with a reassessment of the phylogeny of *Podarcis*. *Amphibia-Reptilia* 26: 401-407.
- Hart, N.S. (2001). The visual ecology of avian photoreceptors. *Prog. Retin. Eye Res.* 20: 675-703.
- Hart, N.S. (2002). Vision in the peafowl (*Aves: Pavo cristatus*). *J. Exp. Biol.* 205: 3925-3935.
- Hart, N.S. & Vorobyev, M. (2005). Modelling oil droplet absorption spectra and spectral sensitivities of bird cone photoreceptors. *J. Comp. Physiol. A* 191: 381-392.
- Hart, N.S. & Hunt, D.M. (2007). Avian visual pigments: Characteristics, spectral tuning, and evolution. *Am. Nat.* 169: S7-S26.
- Hart, N.S., Partridge, J.C. & Cuthill, I.C. (1998). Visual pigments, oil droplets and cone photoreceptors distribution in the european starling (*Sturnus vulgaris*). *J. Exp. Biol.* 201: 1433-1446.
- Hart, N.S., Partridge, J.C. & Cuthill, I.C. (1999). Visual pigments, cone oil droplets, ocular media and predicted spectral sensitivity in the domestic turkey (*Meleagris gallopavo*). *Vision Res.* 39: 3321-3328.
- Hart, N.S., Partridge, J.C., Cuthill, I.C. & Bennett, A.T. (2000a). Visual pigments, oil droplets, ocular media and cone photoreceptor distribution in two species of passerine bird: the blue tit (*Parus caeruleus* L.) and the blackbird (*Turdus merula* L.). *J. Comp. Physiol. A* 186: 375-387.

- Hart, N.S., Partridge, J.C., Bennett, A.T.D. & Cuthill, I.C. (2000b). Visual pigments, cone oil droplets and ocular media in four species of estrildid finch. *J. Comp. Physiol. A* 186: 681-694.
- Harvey, P.H. & Pagel, M.D. (1991). *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford University Press, Oxford.
- Hasselquist, D., Bensch, S. & von Schantz, T. (1996). Correlation between male song repertoire, extra-pair paternity and offspring survival in the great reed warbler. *Nature* 381: 229-223.
- Hasson, O. (1989). Amplifiers and the handicap principle in sexual selection: a different emphasis. *Proc. R. Soc. Lond. B* 235: 383-406.
- Håstad, O. & Ödeen, A. (2003). Complex distribution of avian color vision systems revealed by sequencing the SWS1 opsin from total DNA. *Mol. Biol. Evol.* 20: 855-861.
- Håstad, O., Ernstdotter, E. & Ödeen, A. (2005a). Ultraviolet vision and foraging in dip and plunge diving birds. *Biol. Lett.* 1: 306-309.
- Håstad, O., Victorsson, J. & Ödeen, A. (2005b). Differences in color vision make passerines less conspicuous in the eyes of their predators. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 102: 6391-6394.
- Håstad, O., Partridge, J.C. & Ödeen, A. (2009). Ultraviolet photopigment sensitivity and ocular media transmittance in gulls, with an evolutionary perspective. *J. Comp. Physiol. A* 195: 585-590.
- Hauser, M.D. (1996). *The evolution of communication*. MIT Press, Boston.
- Hausmann, F., Arnold, K.E., Marshall, N.J. & Owens, I.P.F. (2002). Ultraviolet signals in birds are special. *Proc. R. Soc. Lond. B* 270: 61-67.
- Hawlena, D. (2009). Colorful tails fade when lizards adopt less risky behaviors. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 64: 205-213.
- Herberstein, M.E., Heiling, A.M. & Cheng, K. (2009). Evidence for UV-based sensory exploitation in Australian but not European crab spiders. *Evol. Ecol.* 23: 621-634.
- 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 analysis. *Funct. Ecol.* 13: 289-297.
- 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. & Quinn, V.S. (2003). Endocrinology of species differences in sexually dimorphic signals and aggression: using the organization and activation model in a phylogenetic framework. *En Fox, S.F., Baird, T.A., & McCoy J.K. (eds.) Lizard Social Behavior*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, pp. 253-277.
- Heyningen, R. van (1973). The glucoside of 3-hydroxykynurenine and other fluorescent compounds in the human lens. *CIBA Found. Symp.* 19: 151-171.
- Heywood, J. (1989). Sexual selection by the handicap mechanism. *Evolution* 43: 1387-1397.
- Hill, G.E. (1991). Plumage coloration is a sexually selected indicator of male quality. *Nature* 350: 337-339.
- Hill, G.E. (1994). Geographic variation in male ornamentation and female mate preference in the house finch: a comparative test of models of sexual selection. *Behav. Ecol.* 5: 64-73.

- Hill, G.E. (1996). Redness as a measure of the production cost of ornamental coloration. *Ethol. Ecol. Evol.* 8: 157-175.
- Hill, G.E. (2002). *Red bird in a brown bag: the function and evolution of colorful plumage in the house finch*. Oxford University Press, New York.
- Hill, G.E. & McGraw, K.J. (2006). *Bird coloration, Volume 2: function and evolution*. Harvard University Press, Cambridge.
- Hoelzer, G. (1989). The good parent process of sexual selection. *Anim. Behav.* 38: 1067-1078.
- Hoffman, E.A. & Boulin, M.S. (2000). A review of colour and pattern polymorphisms in anurans. *Biol. J. Linn. Soc.* 70: 633-665.
- Hofmann, C.M., Cronin, T.W. & Omland, K.E. (2006). Using spectral data to reconstruct evolutionary changes in colouration: carotenoid colour evolution in new world orioles. *Evolution* 60: 1680-1691.
- Hofmann, C.M., McGraw, K.J., Cronin, T.W. & Omland, K.E. (2007a). Melanin coloration in New World orioles I: carotenoid masking and pigment dichromatism in the orchard oriole complex. *J. Avian Biol.* 38: 163-171.
- Hofmann, C.M., Cronin, T.W. & Omland, K.E. (2007b). Melanin coloration in New World orioles II: ancestral state reconstruction reveals lability in the use of carotenoids and phaeomelanins. *J. Avian Biol.* 38: 172-181.
- Hofmann, C.M., Lo, W.S. & Li, S.H. (2007c). Cryptic sexual dichromatism occurs across multiple types of plumage in the green-backed tit *Parus monticolus*. *Ibis* 149: 264-270.
- Hofmann, S. & Henle, K. (2006). Male reproductive success and intrasexual selection in the common lizard determined by DNA-microsatellites. *J. Herpetol.* 40: 1-6.
- Höglund, J., Alatalo, R.V. & Lundberg, A. (1992). The effects of parasites on male ornaments and female choice in the lekking black grouse (*Tetrao tetrix*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 30: 71-76.
- Holm, S. (1979). A simple sequentially rejective multiple test procedure. *Scand. J. Stat.* 6: 65-70.
- Hopkins, C.D. (1999). Design features for electric communication. *J. Exp. Biol.* 202: 1217-1228.
- Houde, A.E. (1997). *Sex, color and mate-choice in guppies*. Princeton University Press, Princeton.
- Houde, A.H. & Endler J.A. (1990). Correlated evolution of female mating preferences and male color patterns in the guppy *Poecilia reticulata*. *Science* 248: 1405-1408.
- Houck, L.D. (2009). Pheromone communication in amphibians and reptiles. *Annu. Rev. Physiol.* 71: 161-176.
- Huey, R.B. & Pianka, E.R. (1977). Natural selection for juvenile lizards mimicking noxious beetles. *Science* 195: 201-203.
- Hunt, S., Bennett, A.T.D., Cuthill, I.C. & Griffiths, R. (1998). Blue tits are ultraviolet tits. *Proc. R. Soc. Lond. B* 265: 451-455.
- Hunt, D.M., Carvalho, L.S., Cowing, J.A. & Davies, W.L. (2009). Evolution and spectral tuning of visual pigments in birds and mammals. *Phil. Trans. R. Soc. B* 364: 2941-2955.
- Husak, J.K., Macedonia, J.M., Fox, S.F. & Saucedo, R.C. (2006). Predation cost of conspicuous male coloration in collared lizards (*Crotaphytus collaris*): an experimental test using clay-covered model

- lizards. *Ethology* 112: 572-580.
- Hut, R.A., Scheper, A. & Daan, S. (2000). Can the circadian system of a diurnal and a nocturnal rodent entrain to ultraviolet light? *J. Comp. Physiol. A* 186: 707-715.
- Huyghe, K., Vanhooydonck, B., Scheers, H., Molina-Borja, M. & Van Damme, R. (2005). Morphology, performance and fighting capacity in male lizards, *Gallotia galloti*. *Funct. Ecol.* 19: 800-807.
- Huyghe, K., Vanhooydonck, B., Herrel, A., Tadić, Z. & Van Damme, R. (2007). Morphology, performance, behaviour and ecology of three colour morphs in males of the lizard *Podarcis melisellensis*. *Integr. Comp. Biol.* 47: 211-220.
- Huyghe, K., Husak, J.F., Herrel, A., Tadić, Z., Moore, I.T., Van Damme, R. & Vanhooydonck, B. (2009a). Relationships between hormones, physiological performance and immunocompetence in a color-polymorphic lizard species, *Podarcis melisellensis*. *Horm. Behav.* 55: 488-494.
- Huyghe, K., Herrel, A., Adriaens, D., Tadić, Z. & Van Damme, R. (2009b). It is all in the head: morphological basis for differences in bite force among colour morphs of the Dalmatian wall lizard. *Biol. J. Linn. Soc.* 96: 13-22.
- Huyghe, K., Small, M., Vanhooydonck, B., Herrel, A., Tadić, Z., Van Damme, R. & Backeljau, T. (2010a). Genetic divergence among sympatric colour morphs of the Dalmatian wall lizard (*Podarcis melisellensis*). *Genetica* 138: 387-393.
- Huyghe, K., Van Oystaeyen, A., Pasmans, F., Tadić, Z., Vanhooydonck, B. & Van Damme, R. (2010b). Seasonal changes in parasite load and a cellular immune response in a colour polymorphic lizard. *Oecologia* 163: 867-874.
- Irwin, R.E. (1994). The evolution of plumage dichromatism in the New World blackbirds: social selection on female brightness? *Am. Nat.* 144: 890-907
- Jacobs, G.H. (1992). Ultraviolet vision in vertebrates. *Amer. Zool.* 32: 544-554.
- Jacobs, G.H. (1993). The distribution and nature of color vision among mammals. *Biol. Rev.* 68: 413-471.
- Jacobs, G.H. (1996). Primate photopigments and primate color vision. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 93: 577-581.
- Jacobs, G.H. (2009). Evolution of colour vision in mammals. *Phil. Trans. R. Soc. B* 364: 2957-2967.
- Jacobs, G.H. & Nathans, J. (2009). The evolution of primate color vision. *Sci. Am.* 300: 56-63.
- Jacobs, G.H., Neitz, J. & Deegan, J.F. (1991). Retinal receptors in rodents maximally sensitive to ultraviolet light. *Nature* 353: 655-656.
- Jacobs, G.H., Fenwick, J.A. & Williams, G.A. (2001). Cone-based vision of rats for ultraviolet and visible lights. *J. Exp. Biol.* 204: 2439-2446.
- Jawor, J.M. & Breitwisch, R. (2003). Melanin ornaments, honesty, and sexual selection. *Auk* 120: 249-265.
- Jenssen, T.A., DeCourcy, K.R. & Congdon, J.D. (2005). Assessment in contests of male lizards (*Anolis carolinensis*): how should smaller males respond when size matters? *Anim. Behav.* 69: 1325-1336.
- Johnsen, A., Andersson, S., Örnborg, J. & Lifjeld, J.T. (1998). Ultraviolet plumage ornamentation affects social mate choice and sperm competition in bluethroats (Aves: *Lucinia s. svecica*): a field experiment. *Proc. R. Soc.*

Lond. B 265: 1313-1318.

Jones, C.D., Osorio, D. & Baddeley, R.J. (2001). Color categorization by domestic chicks. *Proc. R. Soc. Lond. B* 268: 2077-2084.

Kaliontzopoulou, A., Carretero, M.A., Llorente, G.A., Santos, X. & Llorente, C. (2006). Patterns of shape and size sexual dimorphism in a population of *Podarcis hispanica** (Reptilia: Lacertidae) from NE Iberia. *En Corti, C., Lo Cascio, P. & Biaggini, M. (eds.) Mainland and insular lizards. A Mediterranean perspective.* Firenze University Press, Florence, pp. 73-89.

Kaliontzopoulou, A., Carretero, M.A. & Llorente, G.A. (2007). Multivariate and geometric morphometrics in the analysis of sexual dimorphism variation in *Podarcis* lizards. *J. Morphol.* 268: 152-165.

Kaliontzopoulou, A., Pinho, C., Harris, D.J., Carretero, M.A. (2011). When cryptic diversity blurs the picture: a cautionary tale from Iberian and North African *Podarcis* wall lizards. *Biol. J. Linn. Soc.* 103: 779-800.

Kaliontzopoulou, A., Carretero, M.A. & Llorente, G.A. (2012). Morphology of the *Podarcis* wall lizards (Squamata: Lacertidae) from the Iberian Peninsula and North Africa: patterns of variation in a putative cryptic species complex. *Zool. J. Linn. Soc.* 164: 173-193.

Kapli, P., Lymberakis, P., Poulakakis, N., Mantziou, G., Parmakelis, A. & Mylonas, M. (2008). Molecular phylogeny of three *Mesalina* (Reptilia: Lacertidae) species (*M. guttulata*, *M. brevirostris* and *M. bahaeldini*) from North Africa and the Middle East: another case of paraphyly? *Mol. Phylogenet. Evol.* 49: 102-110.

Kapli, P., Poulakakis, N., Lymberakis, P., Mylonas, M. (2011). A re-analysis of the molecular phylogeny of Lacertidae with currently available data. *Bas. Appl. Herpetol.* 25: 97-104.

Kawamura, S. & Yokoyama, S. (1996). Phylogenetic relationships among short wavelength-sensitive opsins of American chameleon (*Anolis carolinensis*) and other vertebrates. *Vision Res.* 36: 2797-2804.

Keeton, W.T. (1967). *Biological Science.* W.W. Norton, New York.

Kelber, A., Vorobyev, M. & Osorio, D. (2003). Animal colour vision: behavioural tests and physiological concepts. *Biol. Rev.* 78: 81-118.

Kemp, D.J. & Rutowski, R.L. (2007). Condition-dependence, quantitative genetics and the potential signal content of iridescent ultraviolet butterfly coloration. *Evolution* 61: 168-183.

Kemp, D.J., Rutowski, R.L. & Mendoza, M. (2005). Colour pattern evolution in butterflies: a phylogenetic analysis of structural ultraviolet and melanic markings in North American sulphurs. *Evol. Ecol. Res.* 7: 133-141.

Kemp, D.J., Herberstein, M.E. & Grether, G.F. (2012). Unraveling the true complexity of costly color signaling. *Behav. Ecol.* 23: 233-236.

Kennedy, J.S. (1992). *The new anthropomorphism.* Cambridge University Press, Cambridge.

Kevan, P.G. (1978). Floral colouration, its colourmetric analysis and significance in anthecology. *En Richards, A.F. (ed.) The pollination of flowers by insects.* Linnean Society, London, pp 51-78.

Kevan, P.G., Chittka, L. & Dyer, A.G. (2001). Limits to the salience of ultraviolet: lessons from colour vision in bees and birds. *J. Exp. Biol.* 204: 2571-2580.

Keyser, A.J. & Hill, G.E. (1999). Condition-dependent variation in the blue-ultraviolet coloration of a structurally-based plumage ornament. *Proc. R. Soc. Lond. B* 265: 771-777.

Keyser, A.J. & Hill, G.E. (2000). Structurally-based plumage color is an honest indicator of quality in male blue grosbeaks. *Behav. Ecol.* 11: 202-209.

Kimball, R.T. & Ligon, J.D. (1999). Evolution of avian plumage dichromatism from a proximate perspective. *Am. Nat.* 154: 182-193.

Kinoshita, S., Yoshioka, S. & Miyazaki, J. (2008). Physics of structural colors. *Rep. Prog. Phys.* 71: 076401.

Kirkpatrick, M. & Ryan, M. (1991). The evolution of mating preference and the paradox of the lek. *Nature* 350: 33-38.

Kitzler, G. (1941): Die Paarungsbiologie einiger Eidechsen. *Z. Tierpsychol.* 4: 335-402.

Kleinlogels, S., Marshall, N.J., Horwood, J.M. & Land, M.F. (2003). Neuroarchitecture of the color and polarization vision system of the stomatopod *Haptosquilla*. *J. Comp. Neurol.* 467: 326-342.

Knüttel, H. & Fieldler, K. (2000). On the use of ultraviolet photography and ultraviolet wing patterns in butterfly morphology and taxonomy. *J. Lep. Soc.* 54: 137-144.

Kodric-Brown, A. & Brown, J. (1984). Truth in advertising: the kinds of traits favored by sexual selection. *Am. Nat.* 124: 309-323.

Komarova, N.L., Jameson, K.A. & Narenc, L. (2007). Evolutionary models of color categorization based on discrimination. *J. Math. Psychol.* 51: 359-382.

Koshitaka, H., Kinoshita, M., Vorobyev, M. & Arikawa, K. (2008). Tetrachromacy in a butterfly that has eight varieties of spectral receptors. *Proc Biol Sci.* 275: 947-954.

Kühn, A. (1927). Über den Farbensinn der Bienen. *Z. Vergl. Physiol.* 5: 762-800.

Kuriyama, T., Miyaji, K., Sugimoto, M. & Hasegawa, M. (2006). Ultrastructure of the dermal chromatophores in a lizard (Scincidae: *Plestiodon latiscutatus*) with conspicuous body and tail coloration. *Zool. Sci.* 23: 793-799.

Kwiatkowski, M.A. & Sullivan, B.K. (2002). Geographic variation in sexual selection among populations of an iguanid lizard, *Sauromalus obesus* (=ater). *Evolution* 56: 2039-2051.

Labra, A. & Niemeyer, H.M. (1999). Intraspecific chemical recognition in the lizard *Liolaemus tenuis*. *J. Chem. Ecol.* 25: 1799-1811.

Labra, A. & Niemeyer, H.M. (2004). Variability in the assessment of snake predation risk by *Liolaemus* lizards. *Ethology* 110: 649-662.

Labra, A., Beltrán, S. & Niemeyer, H.M. (2001a). Chemical exploratory behavior in the lizard *Liolaemus bellii*. *J. Herpetol.* 35: 51-55.

Labra, A., Escobar, C.A. & Niemeyer, H.M. (2001b). Chemical discrimination in *Liolaemus* lizards: comparison of behavioral and chemical data. *En Marchelewska-Koj, A., Lepri, J.J. & Müller-Schwarze, D. (eds.) Chemical signals in vertebrates, Vol. 9.* Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York, pp. 439-444.

Labra, A., Escobar, C.A., Aguilar, P.M. & Niemeyer, H.M. (2002). Sources of pheromones in the lizard *Liolaemus tenuis*. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 75: 141-147.

Labra, A., Cortés, S. & Niemeyer, H.M. (2003). Age and season affect chemical discrimination of *Liolaemus bellii* own space. *J. Chem. Ecol.* 29: 2615-2620.

Lacerta.de (2010). <http://lacerta.de/AS/Home.php>.

Lall, A.B., Seliger, H.H. & Biggley, W. (1980). Ecology of colors of firefly bioluminescence. *Science* 210: 560-562.

Langkilde, T. & Shine, R. (2006). How much stress do researchers inflict on their study animals? A case study using a scincid lizard, *Eulamprus heatwolei*. *J. Exp. Biol.* 209: 1035-1043.

Lank, D.B. (2002). Diverse processes maintain plumage polymorphisms in birds. *J. Avian Biol.* 33: 327-330.

Lappin, A.K., Brandt, Y., Husak, J.F., Macedonia, J.M. & Kemp, D.J. (2006). Gaping displays reveal and amplify a mechanically based index of weapon performance. *Am. Nat.* 168: 100-113.

Lavigne, C., Durand, G. & Roblin, A. (2006). Ultraviolet light propagation under low visibility atmospheric conditions and its application to aircraft landing aid. *Appl Opt.* 45: 9140-50.

LDdiag package. <http://cran.r-project.org/web/packages/LDdiag/index.html>.

Leal, M. & Fleishman, L.J. (2002). Evidence for habitat partitioning based on adaptation to environmental light in a pair of sympatric lizard species. *Proc. R. Soc. Lond. B* 269: 351-359.

Leal, M. & Fleishman, L.J. (2004). Differences in visual signal design and detectability between allopatric populations of *Anolis* lizards. *Am. Nat.* 163: 29-39.

LeBas, N.R. & Marshall, N.J. (2000). The role of colour in signalling and male choice in the agamid lizard *Ctenophorus ornatus*. *Proc. R. Soc. Lond. B* 267: 445-452.

Leimar, O., Enquist, M. & Sillén-Tullberg, B. (1986). Evolutionary stability of aposematic coloration and prey unprofitability: a theoretical analysis. *Am. Nat.* 128: 469-490.

Lim, M.L.M. & Li, D. (2007). Effects of age and feeding history on structure-based ornaments of a jumping spider. *Proc. R. Soc. Lond. B* 274: 569-575.

Lin, S.M., Chen, C.A. & Lue, K.Y. (2002). Molecular phylogeny and biogeography of the grass lizards genus *Takydromus* (Reptilia: Lacertidae) of East Asia. *Mol. Phylogenet. Evol.* 22: 276-288.

Loeb, J. (1900). Comparative physiology of the brain and comparative psychology. G.P. Putnam's Sons, New York.

Loew, E.R. (1994). A third, ultraviolet-sensitive, visual pigment in the Tokay gecko (*Gekko gekko*). *Vision Res.* 34: 1427-1431.

Loew, E.R. & McFarland, W.N. (1990). The underwater visual environment. En Douglas, R.H. & Djamgoz, M. (eds.) *The visual system of fish*. Chapman & Hall, New York, pp. 1-43.

Loew, E.R. & Govardovskii, V.I. (2001). Photoreceptors and visual pigments in the red-eared turtle, *Trachemys scripta elegans*. *Vis. Neurosci.* 18: 753-757.

Loew, E.R., Govardovskii, V.I., Röhlich, P. & Szél, Á. (1996). Microspectrophotometric and immunocytochemical identification of ultraviolet photoreceptors in geckos. *Vis. Neurosci.* 13: 247-256.

Loew, E.R., Fleishman, L.J., Foster, R.G. & Provencio, I. (2002). Visual pigments and oil droplets in diurnal lizards: a comparative study of Caribbean anoles. *J. Exp. Biol.* 205: 927-938.

López, P. & Martín, J. (2001). Pheromonal recognition of females takes precedence over the chromatic cue in male Iberian wall lizards *Podarcis hispanica*. *Ethology* 10: 901-912.

López, P., Martín, J. & Cuadrado, M. (2002). Pheromone-mediated intrasexual aggression in male lizards, *Podarcis hispanicus*. *Aggressive Behav.* 28: 154-163.

López, P., Martín, J. & Cuadrado, M. (2003). Chemosensory cues allow male lizards *Psammmodromus algirus* to override visual concealment of sexual identity by satellite males. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 54: 218-224.

López, P., Martín, J. & Cuadrado, M. (2004). The role of lateral spots in intrasexual relationships between male Iberian rock-lizards, *Lacerta monticola*. *Ethology* 110: 543-561.

Lorenz, K. (1962). The function of color in coral reef fishes. *Proc. R. Inst. Gt. Brit.* 39: 282-296.

Losey, G.S. (2003). Crypsis and communication functions of UV-visible coloration in two coral reef damselfish, *Dascyllus aruanus* and *D. reticulatus*. *Anim. Behav.* 66: 299-307.

Losey, G.S., Cronin, T.W., Goldsmith, T.H., Hyde, D., Marshall, N.J. & McFarland, W.N. (1999). The UV visual world of fishes: a review. *J. Fish Biol.* 54: 921-943.

Losos, J.B. & Chu, L. (1998). Examination of factors potentially affecting dewlap size in Caribbean anoles. *Copeia* 1998: 430-438.

Losos, J.B., Creer, D.A. & Schulte, J.A. (2002). Cautionary comments on the measurement of maximum locomotor capabilities. *J. Zool.* 258: 57-61.

Lovich, J.E. & Gibbons, J.W. (1992). A review of techniques for quantifying sexual sex dimorphism. *Growth Dev. Aging* 56: 269-281.

Loyau, A., Gómez, D., Moureau, B., Théry, M., Hart, N.S., Saint Jalme, M., Bennett, A.T.D. & Sorci, G. (2007). Iridescent structurally based coloration of eyespots correlates with mating success in the peacock. *Behav. Ecol.* 18: 1123-1131.

Lubbock, J. (1888). *On the senses, instincts and intelligence of animals with special reference to insects*. Kegan Paul, London.

Lutterschmidt, D.I., Lutterschmidt, W.I. & Hutchinson, V.H. (2003). Melatonin and thermoregulation in ectothermic vertebrates: a review. *Can. J. Zool.* 81: 1-13.

Lymberakis, P., Poulakakis, N., Kaliontzopoulou, A., Valakos, E. & Mylonas, M. (2008). Two new species of *Podarcis* (Squamata; Lacertidae) from Greece. *Syst. Biodivers.* 6: 307-318.

Lythgoe, J.N. (1979). *The ecology of vision*. Oxford University Press, Oxford.

Lyytinen, A., Lindström, L. & Mappes, J. (2004). Ultraviolet reflection and predation risk in diurnal and nocturnal Lepidoptera. *Behav. Ecol.* 15: 982-987.

Ma, J.X., Kono, M., Xu, L., Das, J., Ryan, J.C., Hazard, E.S., Oprian, D.D. & Crouch, R.K. (2001). Salamander UV cone pigment: sequence, expression, and spectral properties. *Vis. Neurosci.* 18: 393-399.

MacCulloch, R.D., Fu, J., Darevsky, I.S. & Murphy, R.W. (2000). Genetic evidence for species status of some Caucasian rock lizards in the *Darevskia saxicola* group. *Amphibia-Reptilia* 21: 169-176.

Macedonia, J.M. (1999). Color signal evolution in an ancestor-descendant species pair of Caribbean anoles. *Anolis Newsletter* V: 67-80.

Macedonia, J.M. (2001). Habitat light, colour variation, and ultraviolet reflectance in the Grand Cayman anole, *Anolis conspersus*. *Biol. J. Linn. Soc.* 73: 299-320.

Macedonia, J.M., James, S., Wittle, L.W. & Clark, D.L. (2000). Skin pigments and coloration in the Jamaican radiation of *Anolis* lizards. *J. Herpetol.* 34: 99-109.

Macedonia, J.M., Brandt, Y. & Clark, D.L. (2002). Sexual dichromatism and differential conspicuousness in two populations of the common collared lizard (*Crotaphytus collaris*) from Utah and New Mexico, USA. *Biol. J. Linn. Soc.* 77: 67-85.

Macedonia, J.M., Echternacht, A.C., Walguarnery, J.W. (2003). Color variation, habitat light, and background contrast in *Anolis carolinensis* along a geographical transect in Florida. *J. Herpetol.* 37: 467-478.

Macedonia, J.M., Husak, J.F., Brandt, Y.M., Lappin, A.K. & Baird, T.A. (2004). Sexual dichromatism and color conspicuousness in three populations of collared lizards (*Crotaphytus collaris*) from Oklahoma. *J. Herpetol.* 3: 340-354.

Macedonia, J.M., Lappin, A.K., Loew, E.R., McGuire, J.A., Hamilton, P.S., Plasman, M., Brandt, Y., Lemos-Eespinal, J.A. & Kemp, D.J. (2009). Conspicuousness of Dickerson's collared lizard (*Crotaphytus dickersonae*) through the eyes of conspecifics and predators. *Biol. J. Linn. Soc.* 97: 749-765.

Macías García, C. & Burt de Perera, T. (2002). Ultraviolet-based female preferences in a viviparous fish. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 52: 1-6.

Maddison, W.P. & Maddison, D.R. (2011). *Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.74.* <http://mesquiteproject.org>.

Mahler, B.A. & Kempenaers, B. (2002). Objective assessment of sexual plumage dichromatism in the picui dove. *Condor* 104: 248-254.

Maia, R., Caetano, J.V.O., Bão, S.N. & Macedo, R.H. (2009). Iridescent structural colour production in male blue-black grassquit feather barbules: the role of keratin and melanin. *J. R. Soc. Interface* 6: S203-S211.

Maier, E.J. & Bowmaker, J.K. (1993). Colour vision in the passeriform bird, *Leiothrix lutea*: correlation of visual pigment absorbance and oil droplet transmission with spectral sensitivity. *J. Comp. Physiol. A* 172: 295-301.

Makokha, J.S., Bauer, A.M., Mayer, W. & Matthee, C.A. (2007). Nuclear and mtDNA-based phylogeny of southern African sand lizards, *Pedioplanis* (Sauria: Lacertidae). *Mol. Phylogenet. Evol.* 44: 622-633.

Mappes, J., Marples, N. & Endler, J.A. (2005). The complex business of survival by aposematism. *Trends Ecol. Evol.* 20: 598-603.

Maragou P., Chondropoulos B. & Valakos E.D. (1999). Comparative data on reproduction in *Podarcis erhardii*, *Podarcis peloponnesiaca* and *Podarcis taurica* (Reptilia, Sauria, Lacertidae). *Israel J. Zool.* 45: 487-496.

Marshall, N.J. (2000a). The visual ecology of reef fish colors. *En Espmark, Y., Amundsen, T. & Rosenqvist, G. (eds.) Animal signals. Signalling and signal design in animal communication.* Tapir, Trondheim, pp. 83-120.

Marshall, N.J. (2000b). Communication and camouflage with the same 'bright' colours in reef fishes. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 355: 1243-1248.

Marshall, N.J., Jennings, K., McFarland, W.N., Loew, E.R. & Losey, G.S. (2003a). Visual biology of Hawaiian coral reef fishes. II. Colors of Hawaiian coral reef fish. *Copeia* 2003: 455-466.

Marshall, N.J., Jennings, K., McFarland, W.N., Loew, E.R. & Losey, G.S. (2003b). Visual biology of Hawaiian coral reef fishes. III. Environmental light and an integrated approach to the ecology of reef fish vision. *Copeia* 2003: 467-480.

Martín, J. & Forsman, A. (1999). Social costs and development of nuptial coloration in male *Psammodromus algirus* lizards: an experiment. *Behav. Ecol.* 10: 396-400.

Martín, J. & López, P. (1990). Amphibians and reptiles as prey of birds in southwestern Europe. *Smith. Herpetol. Inform. Serv.* 82: 1-43.

Martín, J. & López, P. (1999). Nuptial coloration and mate guarding affect escape decisions of male lizards, *Psammodromus algirus*. *Ethology* 105: 439-447.

Martín, J. & López, P. (2001). Risk of predation may explain the absence of nuptial coloration in the wall lizard, *Podarcis muralis*. *Evol. Ecol. Res.* 3: 889-898.

Martín, J. & López, P. (2009). Multiple color signals may reveal multiple messages in male Schreiber's green lizards, *Lacerta schreiberi*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 63: 1743-1755.

Masó, A. & Pijoan, M. (2011). *Anfibios y reptiles de la Península Ibérica, Baleares y Canarias.* Ediciones Omega, Barcelona.

Mason, R.T. & Parker, M.R. (2010). Social behavior and pheromonal communication in reptiles. *J. Comp. Physiol. A* 196: 729-749.

Mateo, J.A. & Castroviejo, J. (1991). Variation morphologique et révision taxonomique de l'espèce *Lacerta lepida* Daudin 1802 (Sauria, Lacertidae). *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat. Paris* 12: 691-706.

Mateo, J.A. & Castanet, J. (1994). Reproductive strategies in three Spanish populations of the ocellated lizard, *Lacerta lepida* (Sauria, Lacertidae). *Acta Oecol.* 15: 215-229.

Mateo, J.A. & López-Jurado, L.F. (1994). Variaciones en el color de los lagartos ocelados, aproximación a la distribución de *Lacerta lepida nevadensis* Buchholz 1963. *Rev. Esp. Herpetol.* 8: 29-35.

Mayer, W. & Arribas, O.J. (2003). Phylogenetic relationships of the European lacertid genera *Archaeolacerta* and *Iberolacerta* and their relationships to some other "Archaeolacertae" (*sensu lato*) from Near East, derived from mitochondrial DNA sequences. *J. Zool. Syst. Evol. Research* 41: 157-161.

Mayer, W. & Pavlicev, M. (2007). The phylogeny of the family Lacertidae (Reptilia) based on nuclear DNA sequences: Convergent adaptations to arid habitats within the subfamily Eremiainae. *Mol. Phylogenet. Evol.* 44: 1155-1163.

Mays, H.L.J., McGraw, K.J., Ritchison, G., Cooper, S., Rush, V. & Parker, R.S. (2004). Sexual dichromatism in the yellowbreasted chat *Icteria virens*: spectrophotometric analysis and biochemical basis. *J. Avian Biol.* 35: 125-134.

Mazzei, P. & Pimpinelli, I. (2002). *Amphibians and reptiles of Europe.* <http://www.herp.it>.

McComb, K., Moss, C., Sayialel, S. & Baker, L. (2000). Unusually extensive networks of vocal recognition in African elephants. *Anim. Behav.* 59: 1103-1109.

McCoy, J.K., Harmon, H.J., Baird, T.A. & Fox, S.F. (1997). Geographic variation in sexual dichromatism in the collared lizard, *Crotaphytus collaris* (Sauria: Crotaphytidae). *Copeia* 1997: 565-571.

McGraw, K.J. (2004). Multiple UV reflectance peaks in the iridescent neck feathers of pigeons. *Naturwissenschaften* 91: 125-129.

McGraw, K.J., Hill, G.E. & Keyser, A.J. (1999). Ultraviolet reflectance of colored plastic leg bands. *J. Field Ornithol.* 70: 236-243.

- McGraw, K.J., Mackillop, E.A., Dale, J. & Hauber, M.E. (2002). Different colors reveal different information: how nutritional stress affects the expression of melanin- and structurally based ornamental plumage. *J. Exp. Biol.* 205: 3747-3755.
- McGraw, K.J., Wakamatsu, K., Ito, S., Nolan, P.M., Jouventin, P., Dobson, F.S., Austic, R.E., Safran, R.J., Siefferman, L.M., Hill, G.E. & Parker, R.S. (2004). You can't judge a pigment by its color: carotenoid and melanin content of yellow and brown feathers in swallows, bluebirds, penguins, and domestic chickens. *Condor* 106: 390-395.
- McKinnon, J.S. & Pierotti, M.E.R. (2010). Colour polymorphism and correlated characters: genetic mechanisms and evolution. *Mol. Ecol.* 19: 5101-5125.
- McNab, B.K. (2002). *The physiological ecology of vertebrates: a view from energetics*. Cornell University Press, New York.
- McNaught, M.K. & Owens, I.P.F. (2002). Interspecific variation in plumage colour among birds: species recognition or light environment? *J. Evol. Biol.* 15: 505-514.
- McNett, G.D. & Marchetti, K. (2005). Ultraviolet degradation in carotenoid patches: live versus museum specimens of wood warblers (Parulidae). *Auk* 122: 793-802.
- Meadows, M.G., Butler, M.W., Morehouse, N.I., Taylor, L.A., Toomey, M.B., McGraw, K.J. & Rutowski, R.L. (2009). Iridescence: views from many angles. *J. R. Soc. Interface* 6: S107-S113.
- Meadows, M.G., Morehouse, N.I., Rutowski, R.L., Douglas, J.M. & McGraw, K.J. (2011). Quantifying iridescent coloration in animals: a method for improving repeatability. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 65: 1317-1327.
- Merilaita, S. & Lind, J. (2005). Background-matching and disruptive coloration, and the evolution of cryptic coloration. *Proc. Biol. Sci.* 272: 665-670.
- Merilaita, S. & Tullberg, B.S. (2005). Constrained camouflage facilitates the evolution of conspicuous warning coloration. *Evolution* 59: 38-45.
- Meyers, J.J., Irschick, D.J., Vanhooydonck, B. & Herrel, A. (2006). Divergent roles for multiple sexual signals in a polygynous lizard. *Funct. Ecol.* 20: 709-716.
- Midford, P.E., Garland, T. Jr & Maddison, W.P. (2005). *PDAP package of Mesquite, version 1.15*.
- Molina-Borja, M. & Rodríguez-Domínguez, M.A. (2004). Evolution of biometric and life-history traits in lizards (*Gallotia*) from the Canary Islands. *J. Zool. Syst. Evol. Research* 42: 44-53.
- Molina-Borja, M., Padrón-Fumero, M. & Alfonso-Martín, M.T. (1998). Morphological and behavioural traits affecting the intensity and outcome of male contests in *Gallotia galloti galloti* (family Lacertidae). *Ethology* 104: 314-322.
- Molina-Borja, M., Font, E. & Mesa Ávila, G. (2006). Sex and population variation in ultraviolet reflectance of colour patches in *Gallotia galloti* (Fam. Lacertidae) from Tenerife (Canary Islands). *J. Zool.* 268: 193-206.
- Møller, A.P. & Birkhead, T.R. (1994). The evolution of plumage brightness in birds is related to extrapair paternity. *Evolution* 48: 1089-1100.
- Møller, A.P. & de Lope, F. (1994). Differential cost of a secondary sexual character: an experimental test of the handicap principle. *Evolution* 48: 1676-1683.
- Mollon, J.D., Bowmaker, J.K. & Jacobs, G.H. (1984). Variations of colour vision in a New World primate can be explained by polymorphism of retinal photopigments. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 222: 373-399.

- Mollon, J.D., Pokorny, J. & Knoblauch, K. eds. (2003). *Normal and defective colour vision*. Oxford University Press, Oxford.
- Montgomerie, R. (2006). Analyzing colors. *En Hill, G.E. & McGraw, K.J. (eds.) Bird coloration, vol 1: mechanisms and measurements*. Harvard University Press, Cambridge, pp. 90-147.
- Montori, A., Llorente, G.A., Alonso-Zarazaga, M.A., Arribas, O.J., Ayllón, E., Bosch, J., Carranza, S., Carretero, M.A., Galán, P., García-París, M., Harris, D.J., Lluch, J., Márquez, R., Mateo, J.A., Navarro, P., Ortiz, M., Pérez-Mellado, V., Pleguezuelos, J.M., Roca, V., Santos, X. & Tejedo, M. (2005). *Lista patrón actualizada de la herpetofauna española. Conclusiones de nomenclatura y taxonomía para las especies de anfibios y reptiles de España*. Coord. Montori, A. & Llorente, G.A.: Asociación Herpetológica Española, Barcelona.
- Morales, J., Velando, A. & Torres, R. (2008). Fecundity compromises attractiveness when pigments are scarce. *Behav. Ecol.* 20: 117-123.
- Morgan, C.L. (1903). *An introduction to comparative psychology, 2nd edition*. W. Scott, London.
- Morrison, R.L. (1995). A transmission electron microscopic (TEM) method for determining structural colors reflected by lizard iridophores. *Pigm. Cell Res.* 8: 28-36.
- Morrison, R.L., Rand, M.S. & Frost-Mason, S.K. (1995a). Cellular basis of color differences in three morphs of the lizard *Sceloporus undulatus erythrocheilus*. *Copeia* 1995: 397-408.
- Morrison, R.L., Rand, M.S. & Frost-Mason, S.K. (1995b). Differences in three morphs of the lizard *Sceloporus undulatus erythrocheilus*. *Copeia* 1995: 397-408.
- Morrow, E.H. & Pitcher, T.E. (2003). Sexual selection and the risk of extinction in birds. *Proc. R. Soc. Lond. B* 270: 1793-1799.
- Müller, B., Glösmann, M., Peichl, L., Knop, G.C., Hagemann, C. & Ammermüller, J. (2009). Bat eyes have ultraviolet-sensitive cone photoreceptors. *PLoS ONE* 4: e6390.
- Munsell Color. (1976). *Munsell book of color: glossy finish collection*. 2 vols. Munsell Color, Baltimore.
- Murphy, R.W., Fu, J., MacCulloch, R.D., Darevsky, I.S. & Kurprianova, L.A. (2000). A fine line between sex and unisexuality: the phylogenetic constraints on parthenogenesis in lacertid lizards. *Zool. J. Linn. Soc.* 130: 527-549.
- Navara, K.J. & Hill, G.E. (2003). Dietary carotenoid pigments and immune function in a songbird with extensive carotenoid-based plumage coloration. *Behav. Ecol.* 14: 909-916.
- Nicholson, K.E., Harmon, L.J. & Losos, J.B. (2007). Evolution of *Anolis* lizard dewlap diversity. *PLoS ONE* 2: e274.
- Nilsson, D.E. (2009). The evolution of eyes and visually guided behaviour. *Phil. Trans. R. Soc. B* 364: 2833-2847.
- Ödeen, A. & Hastad, O. (2003). Complex distribution of avian color vision systems revealed by sequencing the SWS1 opsin from total DNA. *Mol. Biol. Evol.* 20: 855-861.
- Ödeen, A. & Håstad, O. (2009). New primers for the avian SWS1 pigment opsin gene reveal new amino acid configurations in spectral sensitivity tuning sites. *J. Hered.* 100: 784-789.
- Ödeen, A. & Håstad, O. (2010). Pollinating birds differ in spectral sensitivity. *J. Comp. Physiol. A* 196: 91-96.

- Ödeen, A., Hart, N.S. & Håstad, O. (2009). Assessing the use of genomic DNA as a predictor of the maximum absorbance wavelength of avian SWS1 opsin visual pigments. *J. Comp. Physiol. A* 195: 167-173.
- Ödeen, A., Håstad, O. & Alström, P. (2010). Evolution of ultraviolet vision in shorebirds (Charadriiformes). *Biol. Lett.* 6: 370-374.
- Ödeen, A., Pruett-Jones, S., Driskell, A.C., Armenta, J.K. & Håstad, O. (2011a). Multiple shifts between violet and ultraviolet vision in a family of passerine birds with associated changes in plumage coloration. *Proc. R. Soc. B* 279: 1269-1276.
- Ödeen, A., Håstad, O. & Alström, P. (2011b). Evolution of ultraviolet vision in the largest avian radiation - the passerines. *BMC Evol. Biol.* 11: 313.
- Ohtsuka, T. (1984). Fluorescence from colorless oil droplets: a new criterion for identification of cone photoreceptors. *Neurosci. Lett.* 52: 241-245.
- Oliveira, R.F., Rosenthal, G.G., Schlupp, I., McGregor, P.K., Cuthill, I.C., Endler, J.A., Fleishman, L.J., Zeil, J., Barata, E., Burford, F., Gonçalves, D., Haley, M., Jakobsson, S., Jennions, M.D., Corner, K.E., Lindström, L., Peaje, T., Pilastra, A., Pope, D.S., Roberts, S.G.B., Rowe, C., Smith, J. & Waas, J.R. (2000). Considerations on the use of video playbacks as visual stimuli: the Lisbon workshop consensus. *Acta Ethol.* 3: 61-65.
- Oliverio, M., Bologna, M.A., Monciotti, A., Annesi, F. & Mariottini, P. (1998). Molecular phylogenetics of the Italian *Podarcis* lizards (Reptilia, Lacertidae). *Ital. J. Zool.* 65: 315-324.
- Oliverio M., Bologna A.M. & Mariottini P. (2000). Molecular biogeography of the Mediterranean lizards *Podarcis* Wagler, 1830 and *Teira* Gray, 1838 (Reptilia, Lacertidae). *J. Biogeogr.* 27: 1403-1420.
- Olsson, M. (1992). Contest success in relation to size and residency in male sand lizards *Lacerta agilis*. *Anim. Behav.* 44: 386-388.
- Olsson, M. (1993). Nuptial coloration and predation risk in model sand lizards, *Lacerta agilis*. *Anim. Behav.* 46: 410-412.
- Olsson, M. (1994a). Rival recognition affects male contest behavior in sand lizards (*Lacerta agilis*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 35: 249-252.
- Olsson, M. (1994b). Why are sand lizard males (*Lacerta agilis*) not equally green. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 35: 169-173.
- Olsson, M. (1994c). Nuptial coloration in the sand lizard, *Lacerta agilis*: an intra-sexually selected cue to fighting ability. *Anim. Behav.* 48: 607-613.
- Olsson, M. & Madsen, T. (1995). Female choice on male quantitative traits in lizards: why is it so rare. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 36: 179-184.
- Olsson, M. & Madsen, T. (1998). Sexual selection and sperm competition in reptiles. *En Møller, A.P. (ed.) Sperm competition and sexual selection*. Academic Press, San Diego, pp. 503-577.
- Olsson, M. & Madsen, T. (2001). Promiscuity in sand lizards (*Lacerta agilis*) and adder snakes (*Vipera berus*). *J. Hered.* 92: 190-197.
- Olsson, M. & Silverin, B. (1997). Effects of growth rate on variation in breeding coloration in male sand lizards (*Lacerta agilis*, Sauria). *Copeia* 1997: 456-460.
- Olsson, M., Gullberg, A. & Tegelström, H. (1996). Mate guarding in male sand lizards (*Lacerta agilis*). *Behaviour* 133: 367-386.

- Olsson, M., Wapstra, E., Madsen, T. & Silverin, B. (2000). Testosterone, ticks, and travels: a test of the immunocompetence-handicap hypothesis in free-ranging lizards. *Proc. R. Soc. Lond. B* 267: 2339-2343.
- Olsson, M., Madsen, T., Nordby, J., Wapstra, E., Ujvari, B., Wittsell, H. (2003). MHC and mate choice in sand lizards. *Proc. R. Soc. Lond. B, Biol. Lett.* 270: S254-256.
- Olsson, M., Madsen, T., Wapstra, E., Silverin, B., Ujvari, B. & Wittzell, H. (2005a). MHC, health, color, and reproductive success in sand lizards. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 58: 289-294.
- Olsson, M., Wapstra, E. & Uller, T. (2005b). Differential sex allocation in sand lizards: bright males induce daughter production in a species with heteromorphic sex chromosomes. *Biol. Lett.* 1: 378-380.
- Olsson, M., Andersson, S. & Wapstra, E. (2011). UV-deprived coloration reduces success in mate acquisition in male sand lizards (*Lacerta agilis*). *PLoS ONE* 6: e19360.
- Ord, T.J., Blumstein, D.T. & Evans, C.S. (2001). Intrasexual selection predicts the evolution of signal complexity in lizards. *Proc. R. Soc. Lond. B* 268: 737-744.
- Ord, T.J. & Stuart-Fox, D.M. (2006). Ornament evolution in dragon lizards: multiple gains and widespread losses reveal a complex history of evolutionary change. *J. Evol. Biol.* 19: 797-808.
- Örnberg, J., Andersson, S., Griffith, S.C. & Sheldon, B.C. (2002). Seasonal changes in a ultraviolet structural colour signal in blue tits, *Parus caeruleus*. *Biol. J. Linn. Soc.* 76: 237-245.
- Osorio, D. & Vorobyev, M. (2005). Photoreceptor spectral sensitivities in terrestrial animals: adaptations for luminance and colour vision. *Proc. R. Soc. B Bio.* 272: 1745-1752.
- Osorio, D., Vorobyev, M. & Jones, C.D. (1999). Colour vision of domestic chicks. *J. Exp. Biol.* 202: 2951-2959.
- Owens, I.P.F. & Bennett, P.M. (1994). Mortality costs of parental care and sexual dimorphism in birds. *Proc. R. Soc. London Ser. B* 257: 1-8.
- Owens, I.P.F. & Bennett, P.M. (1997). Variation in mating systems among birds: ecological basis revealed by hierarchical comparative analysis of mate desertion. *Proc. R. Soc. London Ser. B* 264: 1103-10.
- Owens, I.P.F. & Hartley, I.R. (1998). Sexual dimorphism in birds: why are there so many different forms of dimorphism? *Proc. R. Soc. Lond. B* 265: 397-407.
- Oxford, G.S. & Gillespie, R.G. (1998). Evolution and ecology of spider coloration. *Annu. Rev. Entomol.* 43: 619-643.
- Pagel, M. (1994). Detecting correlated evolution on phylogenies: a general method for the comparative analysis of discrete characters. *Proc. R. Soc. Lond. B* 255: 37-45.
- Palacios, F., Ayarzagüena, J., Ibáñez, C. & Escudero, J. (1974). Estudio sobre la lagartija de Valverde *Algyroides marchi* (Reptilia, Lacertidae). *Doñana, Acta Vertebrata* 1: 5-31.
- Partan, S.R. & Marler, P. (2005). Issues in the classification of multimodal communication signals. *Am. Nat.* 166: 231-245.
- Partridge, J.C. (1989). The visual ecology of avian cone oil droplets. *J. Comp. Physiol. A* 165: 415-426.
- Partridge, J.C. & Cummings, M.E. (1999). Adaptation of visual pigments to the aquatic environment. *En Archer, S.N., Damgoz, M.B.A., Loew, E.R., Partridge, J.C. & Valerga, S. (eds.) Adaptive mechanisms in the ecology of vision*. Kluwer Academic Publishers, Bodmin, pp. 251-283.

- Partridge, J.C. & Cuthill, I.C. (2010). Animal behaviour: ultraviolet fish faces. *Curr. Biol.* 20: 318-320.
- Pearson, O.P. (1977). The effect of substrate and of skin color on thermoregulation of a lizard. *Comp. Biochem. Phys. A* 58: 353-358.
- Perera, A., Vasconcelos, R., Harris, D.J., Brown, R.P., Carretero, M.A. & Pérez-Mellado, V. (2007). Complex patterns of morphological and mtDNA variation in *Lacerta perspicillata* (Reptilia; Lacertidae). *Biol. J. Linn. Soc.* 90: 479-490.
- Pérez i de Lanuza, G. & Font, E. (2007). Ultraviolet reflectance of male nuptial colouration in sand lizards (*Lacerta agilis*) from the Pyrenees. *Amphibia-Reptilia* 27: 438-443.
- Pérez i de Lanuza, G. & Font, E. (2011). Lizard blues: blue body colouration and ultraviolet polychromatism in lacertids. *Rev. Esp. Herp.* 24: 67-84.
- Pérez-Mellado, V. (1998a). *Lacerta agilis* (Linnaeus, 1758). En Salvador, A. (ed.) *Fauna ibérica, Vol. 10, Reptiles*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, pp. 182-191.
- Pérez-Mellado, V. (1998b). *Lacerta lepida* (Daudin 1802). En Salvador, A. (ed.) *Fauna ibérica, Vol. 10, Reptiles*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, pp. 198-207.
- Pérez-Mellado, V. (1998c). *Lacerta schreiberi* (Bedriaga, 1878). En Salvador, A. (ed.) *Fauna ibérica, Vol. 10, Reptiles*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, pp. 218-227.
- Pérez-Mellado, V. (1998d). *Podarcis muralis* (Laurenti, 1768). En Salvador, A. (ed.) *Fauna ibérica, Vol. 10, Reptiles*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, pp. 283-294.
- Perry, G., Levering, K., Girard, I. & Garland, T. Jr. (2004). Locomotor performance and social dominance in male *Anolis cristatellus*. *Anim. Behav.* 67: 37-47.
- Perry, G., Wallace, M.C., Perry, D., Curzer, H. & Muhlberger, P. (2011). Toe clipping of amphibians and reptiles: science, ethics, and the law. *J. Herpetology* 45: 547-555.
- Perry, R.J. & McNaughton, P.A. (1991). Response properties of cones from the retina of the tiger salamander. *J. Physiol. (Camb.)* 433: 561-587.
- Peters, A., Delhey, K., Johnsen, A. & Kempenaers, B. (2007). The condition-dependent development of carotenoid-based and structural plumage in nestling blue tits: males and females differ. *Am. Nat.* 169: S122-S136.
- Petrie, M. (1994). Improved growth and survival of offspring of peacocks with more elaborate trains. *Nature* 371: 598-599.
- Pianka, E.R. & Vitt, L.J. (2003). *Lizards: windows to the evolution of diversity*. University of California Press, Berkeley.
- Pignatelli, V., Champ, C., Marshall, J. & Vorobyev, M. (2010). Double cones are used for colour discrimination in the reef fish, *Rhinecanthus aculeatus*. *Biol. Lett.* 6: 537-539.
- Pinho, C., Harris, D.J. & Ferrand, N. (2003). Genetic polymorphism of 11 allozyme loci in populations of wall lizards (*Podarcis* sp.) from the Iberian Peninsula and North Africa. *Biochem. Genet.* 41: 343-359.
- Pinho, C., Ferrand, N. & Harris, D.J. (2006). Reexamination of the Iberian and North African *Podarcis* (Squamata: Lacertidae) phylogeny based on increased mitochondrial DNA sequencing. *Mol. Phylogenet. Evol.* 38: 266-273.

- Pinho, C., Harris, D.J. & Ferrand, N. (2007a). Comparing patterns of nuclear and mitochondrial divergence in a cryptic species complex, the case of Iberian and North African wall lizards (*Podarcis*, Lacertidae). *Biol. J. Linn. Soc.* 91: 121-133.
- Pinho, C., Harris, D.J. & Ferrand, N. (2007b). Contrasting patterns of population subdivision and historical demography in three western Mediterranean lizard species inferred from mitochondrial DNA variation. *Mol. Ecol.* 16: 1191-1205.
- Pinho, C., Harris, D.J. & Ferrand, N. (2008). Non-equilibrium estimates of gene flow inferred from nuclear genealogies suggest that Iberian and North African wall lizards (*Podarcis* spp.) are an assemblage of incipient species. *BMC Evol. Biol.* 8: 63.
- Pleguezuelos, J.M., Márquez, R. & Lizana, M. eds. (2002). *Atlas y libro rojo de los anfibios y reptiles de España*. Dirección de Conservación de la Naturaleza-Asociación Herpetológica Española, Madrid.
- Podnar, M., Mayer, W. & Tvrtkovi, N. (2004). Mitochondrial phylogeography of the Dalmatian wall lizard, *Podarcis melisellensis* (Lacertidae). *Org. Divers. Evol.* 4: 307-317.
- Podnar, M., Mayer, W. & Tvrtkovi, N. (2005). Phylogeography of the Italian wall lizard, *Podarcis sicula*, as revealed by mitochondrial DNA sequences. *Mol. Ecol.* 14: 575-588.
- Poole, K., Payne, K., Langauer, W.R. Jr. & Moss, C.J. (1988). The social contexts of some very low frequency calls of African elephants. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 22: 385-392.
- Portfors, C.V. (2007) Types and functions of ultrasonic vocalizations in laboratory rats and mice. *J. Am. Assoc. Lab. Anim. Sci.* 46: 28-34.
- Pough, F.H., Andrews, R.M., Cadle, J.E., Crump, M.L., Savitzky, A.H. & Wells, K.D. (2004). *Herpetology, 3d ed.* Prentice Hall, New Jersey.
- Poulakakis, N., Lymberakis, P., Antoniou, A., Chalkia, D., Zouros, E., Mylonas, M. & Valakos E. (2003). Molecular phylogeny and biogeography of the wall-lizard *Podarcis erhardii* (Squamata: Lacertidae). *Mol. Phylogenet. Evol.* 28: 38-46.
- Poulakakis, N., Lymberakis, P., Valakos E., Pafilis, P., Zouros, E. & Mylonas, M. (2005a). Phylogeography of Balkan wall lizard (*Podarcis taurica*) and its relatives inferred from mitochondrial DNA sequences. *Mol. Ecol.* 14: 2433-2443.
- Poulakakis, N., Lymberakis, P., Valakos, E., Zouros, E. & Mylonas, M. (2005b). Phylogenetic relationships and biogeography of *Podarcis* species from the Balkan Peninsula, by bayesian and maximum likelihood analyses of mitochondrial DNA sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.* 37: 845-857.
- Prager, M. & Andersson, S. (2010). Convergent evolution of red carotenoid coloration in widowbirds and bishops (*Euplectes* spp.). *Evolution* 64: 3609-361.
- Pryke, S.R. & Griffith, S.C. (2007). The relative role of male versus female mate choice in maintaining assortative pairing among discrete colour morphs. *J. Evol. Biol.* 20: 1512-1521.
- Pryke, S.R., Lawes, M.J. & Andersson, S. (2001). Agonistic carotenoid signalling in male red-collared widowbirds: aggression related to the colour signal of both the territory owner and model intruder. *Anim. Behav.* 62: 695-704.
- Pryke, S.R., Andersson, S., Lawes, M.J. & Piper, S.E. (2002). Carotenoid status signaling in captive and wild red-collared widowbirds: independent effects of badge size and color. *Behav. Ecol.* 13: 622-631.

Quinn, V.S. & Hews, D.K. (2000). Signal and behavioural response to the signal are not evolutionarily coupled in males: aggression affected by replacement of an evolutionarily lost color signal. *Proc. R. Soc. Lond. B* 267: 755-758.

Quinn, V.S. & Hews, D.K. (2003). Positive relationship between abdominal coloration and dermal melanin density in Phrynosomatid lizards. *Copeia* 2003: 858-864.

R Development Core Team. <http://www.r-project.org/>

Raia, P., Guarino, F.M., Turano, M., Polese, G., Rippa, D., Carotenuto, F., Monti, D.M., Cardi, M. & Fulgione, D. (2010). The blue lizard spandrel and the island syndrome. *BMC Evol. Biol.* 10: 289.

Rajchard, J. (2009). Ultraviolet (UV) light perception by birds: a review. *Vet. Med. Czech.* 54: 351-359.

Rand, A.S. & Williams, E.E. (1970). An estimation of redundancy and information content of anole dewlaps. *Am. Nat.* 104: 99-103.

Randriamahazo, H.J.A. & Moki, A. (2005). Factors affecting the intra-populational variation in dorsal color pattern of an Iguanian lizard, *Oplurus cuvieri cuvieri*. *Curr. Herpetol.* 24: 19-26.

Renoult, J.P., Geniez, P., Bacquet, P., Benoit, L. & Crochet, P.A. (2009a). Morphology and nuclear markers reveal extensive mitochondrial introgressions in the Iberian wall lizard species complex. *Mol. Ecol.* 18: 4298-4315.

Renoult, J.P., Geniez, P., Bacquet, P., Guillaume, C.P. & Crochet, P.A. (2009b). Systematics of the *Podarcis hispanicus*-complex (Sauria, Lacertidae) II: the valid name of the north-eastern Spanish form. *Zootaxa* 2500: 58-68.

Rivas, J.A. & Burghardt, G.M. (2002). Crotalomorphism: A metaphor to understand anthropomorphism by omission. In Bekoff, M., Colin, A. & Burghardt, G.M. (eds.) *The cognitive animal: empirical and theoretical perspectives on animal cognition*. MIT Press, Cambridge, pp. 9- 17,

Rivera, X., Escoriza, D., Maluquer-Margalef, J., Arribas, O.J., Carranza, S. (2011). *Amfibis i rèptils de Catalunya, País Valencià i Balears*. Lynx Edicions i Societat Catalana d'Herpetologia, Bellaterra & Barcelona.

Röll, B. (2000). Gecko vision: visual cells, evolution, and ecological constraints. *J. Neurocytol.* 29: 471-484.

Röll, B. (2001). Multiple origin of diurnality in geckos: evidence from eye lens crystallins. *Naturwissenschaften* 88: 293-296.

Rosenblum, E.B., Römler, H., Schöneberg, T. & Hoekstrac, H.E. (2010). Molecular and functional basis of phenotypic convergence in white lizards at White Sands. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 107: 2113-2117.

Roth, L.S.V. & Kelber, A. (2004). Nocturnal colour vision in geckos. *Proc. R. Soc. Lond. B* 271: S485-S487.

Roth, L.S.V. (2008). *Diversity and limits of colour vision in terrestrial vertebrates*. Tesi doctoral. Lund University, Lund.

Roulin, A. (2004). The evolution, maintenance and adaptive function of genetic colour polymorphism in birds. *Biol. Rev.* 79: 815-848.

Roulin, A. & Bize, P. (2007). Sexual selection in genetic colour-polymorphic species: a review of experimental studies and perspectives. *J. Ethol.* 25: 99-105.

Rowe, C. (1999). Receiver psychology and the evolution of multicomponent signals. *Anim. Behav.* 58: 921-931.

Rúa, M. & Galán, P. (2003). Reproductive characteristics of a lowland population of an alpine lizard: *Lacerta monticola* (Squamata, Lacertidae) in north-west Spain. *Anim. Biol.* 53: 347-366.

Runemark, A., Hansson, B., Pafilis, P., Valakos, E.D. & Svensson, E.I. (2010). Island biology and morphological divergence of the Skyros wall lizard *Podarcis gaigeae*: a combined role for local selection and genetic drift on color morph frequency divergence? *BMC Evol. Biol.* 10: 269.

Rutowski, R.L., Macedonia, J.M., Merry, J.W., Morehouse, N.I., Yturralde, K., Taylor-Taft, L., Gaalema, D., Kemp, D.J. & Papke, R.S. (2007). Iridescent ultraviolet signal in the orange sulphur butterfly (*Colias eurytheme*): spatial, temporal and spectral properties. *Biol. J. Linn. Soc.* 90: 349-364.

Ruxton, G.D., Sherratt, T.N. & Speed, M.P. (2004). *Avoiding attack: the evolutionary ecology of crypsis, warning signals & mimicry*. Oxford Univ Press, Oxford.

Sacchi, R., Rubolini, D., Gentili, A., Pupin, F., Razzetti, E., Scali, S., Galeotti, P. & Fasola, M. (2007a). Morph-specific immunity in male *Podarcis muralis*. *Amphibia-Reptilia* 28: 408-412.

Sacchi, R., Scali, S., Pupin, F., Gentili, A., Galeotti, P. & Fasola, M. (2007b). Microgeographic variation of colour morph frequency and biometry of common wall lizards. *J. Zool.* 273: 389-396.

Sacchi, R., Pupin, F., Gentili, A., Rubolini, D., Scali, S., Fasola, M. & Galeotti, P. (2009). Male-male combats in a polymorphic lizard: residency and size, but not color, affect fighting rules and contest outcome. *Aggr. Behav.* 35: 274-283.

Saks, L., McGraw, K. & Horak, P. (2003). How feather colour reflects its carotenoid content. *Funct. Ecol.* 17: 555-561.

Salvador, A. (2002). *Enciclopedia virtual de los vertebrados españoles*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org>.

Salvador, A. & Veiga, J.P. (2001). Male traits and pairing success in the lizard *Psammotromus algirus*. *Herpetologica* 57: 77-86.

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

Salvador, A. & Veiga, J.P. (2008). A permanent signal related to male pairing success and survival in the lizard *Psammotromus algirus*. *Amphibia-Reptilia* 29: 117-120.

Salvador, A., Veiga, J. P., Martín, J., López, P., Abelenda, M. & Puertac, M. (1996). The cost of producing a sexual signal: testosterone increases the susceptibility of male lizards to ectoparasitic infestation. *Behav. Ecol.* 7: 145-150.

Salvador, A., Díaz, J.A., Veiga, J.P., Bloor, P. & Brown, R.P. (2008). Correlates of reproductive success in male lizards of the alpine species *Iberolacerta cyreni*. *Behav. Ecol.* 19: 169-176.

Salvi, D., Harris, D.J., Bombi, P., Carretero, M.A. & Bologna, M.A. (2010). Mitochondrial phylogeography of the Bedriaga's rock lizard, *Archaeolacerta bedriagae* (Reptilia: Lacertidae) endemic to Corsica and Sardinia. *Mol. Phylogenet. Evol.* 56: 690-697.

San José, J.L. (2012). *Coloración basada en carotenoides en Lacerta vivipara, Jacquin 1787. Implicaciones ambientales, fisiológicas y poblacionales*. Tesi doctoral. Universidad Autónoma de Madrid, Madrid.

Sandvik, H. (2009). Anthropocentricisms in cladograms. *Biol. Philos.* 24: 425-440.

Sá-Sousa, P., Almeida, A.P., Rosa, H., Vicente, L. & Crespo, E.G. (1999). Genetic and morphological relationships of the Berlenga wall lizard (*Podarcis bocagei berlingensis*: Lacertidae). *J. Zool. Syst. Evol. Research* 38: 95-102.

- Schaefer, H.M. (2010). Visual communication: evolution, ecology, and functional mechanisms. *En Kappeler, P.M. (ed.) Animal Behaviour: Evolution & Mechanisms*. Springer, Heidelberg, pp 3-28.
- Scherer, C. & Kolb, G. (1987). Behavioral experiments on the visual processing of color stimuli in *Pieris brassicae* L. (Lepidoptera). *J. Comp. Physiol. A* 160: 645-56.
- Schultz, T.D. (2001). Tiger beetle defenses revisited: alternative defense strategies and colorations of two neotropical tiger beetles, *Odontochelia nicaraguensis* Bates and *Pseudoxychelia torsalis* Bates (Carabidae: Cicindelinae). *Coleopt. Bull.* 55: 153-163.
- Schwenk K. (1993). The evolution of chemoreception in squamate reptiles: a phylogenetic approach. *Brain Behav. Evol.* 41: 124-37.
- Searcy, W.A. & Nowicki, S. (2005). *The evolution of animal communication: reliability and deception in signaling systems*. Princeton University Press, Princeton.
- Secondi, J., Lepetz, V. & Théry, M. (2012). Male attractiveness is influenced by UV wavelengths in a newt species but not in its close relative. *PLoS ONE* 7: e30391.
- Seddon, N., Tobias, J.A., Eaton, M. & Ödeen, A. (2010). Human vision can provide a valid proxy for avian perception of sexual dichromatism. *Auk* 127: 283-292.
- Seehausen, O., Mayhew, P.J. & van Alphen, J.J.M. (1999). Evolution of color patterns in East African cichlid fish. *J. Evol. Biol.* 12: 514-534.
- Senar, J. (1999). Plumage colouration as a signal of social status. *Proc. Int. Ornithol. Congr.* 22: 1-16.
- Shawkey, M.D., Estes, A.M., Siefferman, L.M. & Hill, G.E. (2003). Nanostructure predicts intraspecific variation in ultraviolet-blue plumage colours. *Proc. R. Soc. B Bio.* 270: 1455-1460.
- Shawkey, M., Estes, A.M., Siefferman, L. & Hill, G.E. (2005). The anatomical basis of sexual dichromatism in non-iridescent ultraviolet-blue structural coloration of feathers. *Biol. J. Linn. Soc.* 84: 259-271.
- Shawkey, M.D., Pillai, S.R., Hill, G.E., Siefferman, L.M. & Roberts, S.R. (2007). Bacteria as an agent for change in structural plumage color: correlational and experimental evidence. *Am. Nat.* 169: S112-S121.
- Sheldon, B.C., Andersson, S., Griffith, S.C., Örnborg, J. & Sendecka, J. (1999). Ultraviolet colour variation influences blue tit sex ratios. *Nature* 402: 874-877.
- Sherbrooke, W.C., de L. Castrucci, A.M. & Hadley, M.E. (1994). Temperature effects on *in vitro* skin darkening in the Mountain Spiny Lizard, *Sceloporus jarrovi*: a thermoregulatory adaptation? *Physiol. Zool.* 67: 659-672.
- Shettleworth, S. J. (2012). Darwin, Tinbergen, and the evolution of comparative cognition. *En Vonk, J. & Shackelford, T. (eds.) Oxford Handbook of Comparative Evolutionary Psychology*. Oxford University Press, New York, pp. 529-546.
- Shi, Y. & Yokoyama, S. (2003). Molecular analysis of the evolutionary significance of ultraviolet vision in vertebrates. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 100: 8308-8313.
- Shimohigashi, M. & Tominaga, Y. (1991). Identificaton of UV, green and red receptors, and their projection to lamina in the cabbage butterfly, *Pieris rapae*. *Cell. Tissue Res.* 263: 49-59.
- Siebeck, U.E. (2004). Communication in coral reef fish: the role of ultraviolet colour patterns in damselfish territorial behaviour. *Anim. Behav.* 68: 273-282.

- Siebeck, U.E. & Marshall, N.J. (2000). Transmission of ocular media in labrid fishes. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 355: 1257-1261.
- Siebeck, U.E. & Marshall, N.J. (2001). Ocular media transmission of coral reef fish: can coral reef fish see ultraviolet light? *Vision Res.* 41: 133-149.
- Siebeck, U.E. & Marshall, N.J. (2007). Potential ultraviolet vision in pre-settlement larvae and settled reef fish: a comparison across 23 families. *Vision Res.* 47: 2337-2352.
- Siebeck, U.E., Losey, G.S. & Marshall, J. (2006). UV communication in fish. *En Ladich, F., Collin, S.P., Moller, P. & Kapoor, B.G. (eds.) Communication in fishes*. Science Publisher, Enfield, pp. 423-456.
- Siefferman, L. & Hill, G.E. (2003). Structural and melanin coloration indicate parental effort and reproductive success in male eastern bluebirds. *Behav. Ecol.* 14: 855-861.
- Siefferman, L. & Hill, G.E. (2004). UV-blue structural coloration and competition for nestboxes in male eastern bluebirds. *Anim. Behav.* 69: 67-72.
- Siitari, H., Honkavaara, J., Huhta, E. & Viitala, J. (2002). Ultraviolet reflection and female mate choice in the pied flycatcher, *Ficedula hypoleuca*. *Anim. Behav.* 63: 97-102.
- Siitari, H., Alatalo, R.V., Halme, P., Buchanan, K.L. & Kilpimaa, J. (2007). Color signals in the black grouse (*Tetrao tetrix*): signal properties and their condition dependency. *Am. Nat.* 169: S81-S92.
- Silberglied, R.E. (1976). Visualization and recording of longwave ultraviolet reflection from natural objects. *Func. Photogr. (Photogr. Appl. Sci. Tech. Med.)* 11: 20-33.
- Silberglied, R.E. (1979). Communication in the ultraviolet. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 10: 373-398.
- Sillman, A.J., Spanfelner, M.D. & Loew, E.R. (1990). The photoreceptors and visual pigments in the retina of the white sturgeon, *Acipenser transmontanus*. *Can. J. Zool.* 68: 1544-1551.
- Sillman, A.J., Ronan, S.J. & Loew, E.R. (1991). Histology and microspectrophotometry of the photoreceptors of a crocodilian, *Alligator mississippiensis*. *Proc. R. Soc. Lond. B* 243: 93-98.
- Sillman, A.J., Govardovskii, V.I., Röhlich, P., Southard, J.A. & Loew, E.R. (1997). The photoreceptors and visual pigments of the garter snake (*Thamnophis sirtalis*): a microspectrophotometric, scanning electron microscopic and immunocytochemical study. *J. Comp. Physiol. A* 181: 89-101.
- Sillman, A.J., Carver, J.K. & Loew, E.R. (1999). The photoreceptors and visual pigments in the retina of a boid snake, the ball python (*Python regius*). *J. Exp. Biol.* 202: 1931-1938.
- Sillman, A., Johnson, J. & Loew, E. (2001). Retinal photoreceptors and visual pigments in *Boa constrictor imperator*. *J. Exp. Zool.* 290: 359-365.
- Simon, C.A., Gravelle, K., Bissinger, B.E., Eiss, I. & Ruibal, R. (1981). The role of chemoreception in the iguanid lizard *Sceloporus jarrovi*. *Anim. Behav.* 29: 46-54.
- Sinervo, B. & Lively, C.M. (1996). The rock-paper-scissors game and the evolution of alternative male reproductive strategies. *Nature* 380: 240-243.
- Sinervo, B. & Zamudio, K. (2001). Genetic correlations between the sexes, fitness differentials, and the evolution of alternative reproductive strategies. *J. Hered.* 92: 198-205.

- Sinervo, B. & Calsbeek, R. (2006). The developmental, physiological, neural, and genetical causes and consequences of frequency-dependent selection in the wild. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 37: 581-610.
- Sinervo, B., Heulin, B., Surget-Groba, Y., Clobert, J., Miles, D.B., Corl, A., Chaine, A. & Davis, A. (2007). Models of density-dependent genic selection and a new rock-paper-scissors social system. *Am. Nat.* 170: 663-680.
- Skinner, B.F. (1938). *The behavior of organisms*. Appleton-Century-Crofts, New York.
- Skorupski, P. & Chittka, L. (2011). Is colour cognitive? *Opt. Laser Technol.* 43: 251-260.
- Smith, E.J., Partridge, J.C., Parsons, K.N., White, E.M., Cuthill, I.C., Bennett, A.T.D. & Church, S.C. (2002). Ultraviolet vision and mate choice in the guppy (*Poecilia reticulata*). *Behav. Ecol.* 13: 11-19.
- Smith, R.J. (1999). Statistics of sexual size dimorphism. *J. Hum. Evol.* 36: 423-459.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.S. (2009). *Biometry, 2nd edn*. Freeman Co., New York.
- Spearman, R.I.C. & Riley, P.A. (1969). A comparison of the epidermis and pigment cells of the crocodile with those in two lizard species. *Zool. J. Linn. Soc.* 48: 453-466.
- Stapley, J. & Whiting, M.J. (2006). Ultraviolet signals fighting ability in a lizard. *Biol. Lett.* 2: 169-172.
- Steffen, J.E. & McGraw, K.J. (2007). Contributions of pterin and carotenoid pigments to dewlap coloration in two anole species. *Comp. Biochem. Physiol. B* 146: 42-46.
- Stevens, M. (2005). The role of eyespots as anti-predator mechanisms, principally demonstrated in the Lepidoptera. *Biol. Rev.* 80: 573-588.
- Stevens, M. & Cuthill, I.C. (2005). The unsuitability of HTML-based colour charts for estimating animal colours: a comment on Berggren and Merilä (2004). *Front. Zool.* 2: 14.
- Stevens, M. & Ruxton, G.D. (2012). Linking the evolution and form of warning coloration in nature. *Proc. R. Soc. B* 279: 417-426.
- Stevens, M., Parraga, C.A., Cuthill, I.C., Partridge, J.C. & Troscianko, T.S. (2007). Using digital photography to study animal coloration. *Biol. J. Linn. Soc.* 90: 211-237.
- Stockmann, A. (2011). Colour and Vision Research Laboratory. <http://www.crvl.org>
- Stoddard, M.C. & Prum, R.O. (2008). Evolution of avian plumage color in a tetrahedral color space: a phylogenetic analysis of new world buntings. *Am. Nat.* 171: 755-776.
- Stoddard, M.C. & Stevens, M. (2011). Avian vision and the evolution of egg color mimicry in the common cuckoo. *Evolution* 65: 2004-2013.
- Stoehr, A.M. & McGraw, K.J. (2001). Ultraviolet reflectance of color patches in male *Sceloporus undulatus* and *Anolis carolinensis*. *J. Herpetol.* 35: 168-171.
- Stuart-Fox, D.M. & Ord, T.J. (2004). Sexual selection, natural selection and the evolution of dimorphic coloration and ornamentation in agamid lizards. *Proc. R. Soc. Lond. B* 271: 2249-2255.
- Stuart-Fox, D.M., Moussalli, A., Marshall, N.J. & Owens, I.P.F. (2003). Conspicuous males suffer higher predation risk: visual modelling and experimental evidence from lizards. *Anim. Behav.* 6: 541-550.
- Stuart-Fox, D.M., Moussalli, A., Johnston, G.R. & Owens, I.P.F. (2004). Evolution of color variation in dragon lizards: quantitative tests of the role of crypsis and local adaptation. *Evolution* 58: 1549-1559.

- Stuart-Fox, D.M., Whiting, M.J. & Moussalli, A. (2006a). Camouflage and colour change: antipredator responses to bird and snake predators across multiple populations in a dwarf chameleon. *Biol. J. Linn. Soc.* 88: 437-446.
- Stuart-Fox, D.M., Firth, D., Moussalli, A. & Whiting, M.J. (2006b). Multiple signals in chameleon contests: designing and analysing animal contests as a tournament. *Anim. Behav.* 71: 1263-1271.
- Stuart-Fox, D.M., Moussalli, A. & Whiting, M.J. (2007). Natural selection on social signals: signal efficacy and the evolution of chameleon display coloration. *Am. Nat.* 170: 916-930.
- Stuart-Fox, D.M., Godinho, R., Goüy de Bellocq, J., Irwin, N.R., Brito, J.C., Moussalli, A., Široky, P., Hugall, A.F. & Baird, S.J.E. (2009). Variation in phenotype, parasite load and male competitive ability across a cryptic hybrid zone. *Plos ONE* 4: e5677.
- Su, C.Y., Luo, D.G., Terakita, A., Shichida, Y., Liao, H.W., Kazmi, M.A., Sakmar, T.P. & Yau, K.W. (2006). Parietal-eye phototransduction components and their potential evolutionary implications. *Science* 311: 1617-1621.
- SurrIDGE, A.K., Osorio, D. & Mundy, N.I. (2003). Evolution and selection of trichromatic vision in primates. *Trends Ecol. Evol.* 18: 198-205.
- Svoboda, B. (1969). *Die Bedeutung von Farb-, Form- und Geruchsmerkmalen für das Vermeidenlernen von Beuteobjekten bei Lacerta agilis L.* - Dissertation Universität Wien. 95 S.
- Swiezawska, K. (1949). Colour discrimination of the sand lizard, *Lacerta agilis*. L. *Bull. Int. Acad. Pol. Sci. Lett. Ser. B* 569: 1-20.
- Symonds, M.R.E. & Moussalli, A. (2011). A brief guide to model selection, multimodel inference and model averaging in behavioural ecology using Akaike's information criterion. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 65: 13-21.
- Takahashi, Y. & Yokoyama, S. (2005). Genetic basis of spectral tuning in the violet-sensitive visual pigment of African clawed frog, *Xenopus laevis*. *Genetics* 171: 1153-60.
- Taniguchia, Y., Hisatomia, O., Yoshidab, M. & Tokunaga, F. (1999). Evolution of visual pigments in geckos. *FEBS Lett.* 445: 36-40.
- Terrasa, B., Pérez-Mellado, V., Brown, R.P., Castro, J.A., Picornell, A. & Ramon, M.M. (2008). Foundations for conservation of intraspecific genetic diversity revealed by analysis of phylogeographical structure in the endangered endemic lizard *Podarcis lilfordi*. *Divers. Distrib.* 15: 207-221.
- Théry, M. & Gómez, D. (2010). Insect colours and visual appearance in the eyes of their predators. *En Casas, J. & Simpson, S.J. (eds). Advances in insect physiology: insect integument and colour, Vol. 38.* Academic Press Ltd-Elsevier Science Ltd., London, pp. 267-353.
- Thompson, E., Palacios, A. & Varela, F. (2002). Ways of coloring: Comparative color vision as case study for cognitive science. *En Noe, A. & Thompson, E. (eds.) Vision and mind: selected readings in the philosophy of perception 15.* MIT Press, Cambridge, pp. 351-418.
- Thorpe, R.S. (2002). Analysis of color spectra in comparative evolutionary studies: molecular phylogeny and habitat adaptation in the St. Vincent anole (*Anolis trinitatis*). *Syst. Biol.* 51: 554-569.
- Thorpe, R.S. & Richard, M. (2001). Evidence that ultraviolet markings are associated with patterns of molecular gene flow. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98: 3929-3934.
- Thorpe, R.S. & Stenson, G. (2003). Phylogeny, paraphyly and ecological adaptation of the colour and pattern in the *Anolis roquet* complex on Martinique. *Mol. Ecol.* 12: 117-132.

- Timberlake, W. (1997). An animal-centered, causal-system approach to the understanding and control of behavior. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 53: 107-129.
- Timberlake, W. (1999). Biological behaviorism. En O'Donohue, W. & Kitchener, R. (eds.) *Handbook of behaviorism*. Academic Press, San Diego, pp. 243-284.
- Timberlake, W. & Delamater, A.R. (1991). Humility, science and ethological behaviorism. *Behav. Analyst* 14: 37-41.
- Toveé, M.J. (1995). Ultra-violet photoreceptors in the animal kingdom: their distribution and function. *Trends Ecol. Evol.* 10: 455-460.
- Tratsk, K.S. & Thanos, S. (2003). UV irradiation causes multiple cellular changes in cultured human retinal pigment epithelium cells. *Graef. Arch. Clin. Exp. Ophthalmol.* 241: 852-859.
- Tullberg, B. S., Merilaita, S. & Wiklund, C. (2005). Aposematism and crypsis combined as a result of distance dependence: functional versatility of the colour pattern in the swallowtail butterfly larva. *Proc. R. Soc. Lond. B* 272: 1315-1321.
- Tyrrell, R.M. & Keyse, S.M. (1990). New trends in photobiology-the interaction of UV-A radiation with cultured-cells. *J. Photochem. Photobiol. B* 4: 349-361.
- Underwood, G. (1970). The eye. En Gans, C. & Parsons, T.S. (eds.) *Biology of the Reptilia. Volume 2 - Morphology B*. Academic Press, London & New York. pp. 27-31.
- Uy, J.A.C. & Endler, J.E. (2004). Modification of the visual background increases the conspicuousness of golden-collared manakin displays. *Behav. Ecol.* 15: 1003-1010.
- Václav, R., Prokop, P. & Fekiac, V. (2007). Expression of breeding coloration in European green lizards (*Lacerta viridis*): variation with morphology and tick infestation. *Can. J. Zool.* 85: 1199-1206.
- Valakos, E.D., Kourkouli, A., Skopeliti, M., Pafilis, P., Poulakakis, N., Voutsas, I.F., Lymberakis, P., Simou, C., Voelter, W. & Tsitsilonis, O.E. (2007). Combining immunological and molecular data to assess phylogenetic relations of some Greek *Podarcis* species. *Comp. Biochem. Physiol. B* 147: 1-10.
- Vanhooydonck, B., Herrel, A. & Van Damme, R. (2007). Interactions between habitat use, behavior, and the trophic niche of lacertid lizards. En Reilly, S.M., McBrayer, L.B. & Miles, D.B. (eds.) *Lizard ecology, the evolutionary consequences of foraging mode*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 427-449.
- Ventura, D.F., de Souza, J.M., DeVoe, R.D. & Zana, Y. (1999). Ultraviolet responses in the retina of the turtle. *Vis. Neurosci.* 16: 191-204.
- Verbeek, B. (1972). Ethologische Untersuchungen an einigen europäischen Eidechsen. *Bonn. Zool. Beitr.* 23: 122-151.
- Vercken, E. & Clobert, J. (2008a). Ventral color polymorphism correlates with alternative behavioral patterns in female common lizards (*Lacerta vivipara*). *Ecoscience* 15: 320-326.
- Vercken, E. & Clobert, J. (2008b). The role of colour polymorphism in social encounters among female common lizards. *Herpetol. J.* 18: 223-230.
- Vercken, E., Massot, M., Sinervo, B. & Clobert, J. (2007). Colour variation and alternative reproductive strategies in females of the common lizard *Lacerta vivipara*. *J. Evol. Biol.* 20: 221-232.
- Vercken, E., Sinervo, B. & Clobert, J. (2008). Colour variation in female common lizards: why we should speak of morphs, a reply to Cote *et al.* *J. Evol. Biol.* 21: 1160-1164.

- Vicente, L.A. (1987). Contribução para o conhecimento do etograma de uma população insular de *Lacerta lepida* Daudin, 1802 (Sauria, Lacertidae). *Análise Psicol.* 2: 221-228.
- Villafuerte, R. & Negro, J.J. (1998). Digital imaging for colour measurements in ecological research. *Ecol. Lett.* 1: 1511-154.
- Vitt, L.J. & Pianka, E.R. (2005). Deep history impacts present-day ecology and biodiversity. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 102: 7877-7881.
- Vorobyev, M. (2003). Coloured oil droplets enhance colour discrimination. *Proc. R. Soc. Lond. B* 270: 1255-1261.
- Vorobyev, M. & Osorio, D. (1998). Receptor noise as a determinant of colour thresholds. *Proc. R. Soc. Lond. B* 265: 351-358.
- Vorobyev, M., Osorio, D., Bennett, A.T.D., Marshall, N.J. & Cuthill, I.C. (1998). Tetrachromacy, oil droplets and bird plumage colours. *J. Comp. Physiol. A* 183: 621-633.
- Vorobyev, M., Marshall, J., Osorio, D., de Ibarra, N.H. & Menzel, R. (2001). Colourful objects through animal eyes. *Color Res. Appl.* 26: S214-S217.
- Vukusic, P. & Stavenga, D.G. (2009). Physical methods for investigating structural colours in biological Systems. *J. R. Soc. Interface* 6: S133-S148.
- Wagner, H. (1933). Über den Farbensinn der Eidechsen. *Z. Vergl. Physiol.* 18: 378-392.
- Wang, D., Oakley, T., Mower, J., Shimmin, L.C., Yim, S., Honeycutt, R.L., Tsao, H. & Wen-Hsiung Li, L. (2004). Molecular evolution of bat color vision genes. *Mol. Biol. Evol.* 21: 295-302.
- Watkins, G.G. (1998). Function of a secondary sexual ornament: the crest in the South American iguanian lizard *Microlophus occipitalis* (Peters, Tropiduridae). *Herpetologica* 54: 161-169.
- Watson, J.B. (1930). *Behaviorism*. University of Chicago Press, Chicago.
- Weber, H. (1957). Vergleichende Untersuchung des Verhaltens von Smaragdeidechsen (*Lacerta viridis*), Mauereidechsen (*L. muralis*) und Perleidechsen (*L. lepida*). *Z. Tierpsychol.* 14: 448-472.
- Weiss, S.L., Kennedy, E.A., Safran, R.J. & McGraw, K.J. (2011). Pterin-based ornamental coloration predicts yolk antioxidant levels in female striped plateau lizards (*Sceloporus virgatus*). *J. Anim. Ecol.* 80: 519-527.
- Weyrauch, G. (2005). *Verhalten der Zauneidechse. Kampf, Paarung, Kommunikation. Supplement der Zeitschrift für Feldherpetologie, 8*. Laurenti-Verlag, Bielefeld.
- White, E.M., Partridge, J.C. & Church, S.C. (2003). Ultraviolet dermal reflexion and mate choice in the guppy *Poecilia reticulata*. *Anim. Behav.* 65: 693-700.
- Whiting, M.J., Nagy, K.A. & Bateman, P.W. (2003). Evolution and maintenance of social status signalling badges: experimental manipulations in lizards. En Fox, S.F., McCoy, J.K. & Baird, T.A. (eds.) *Lizard social behavior*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, pp. 47-82.
- Whiting, M.J., Stuart-Fox, D.M., O'Connor, D., Firth, D., Bennett, N.C. & Blomberg, S.P. (2006). Ultraviolet signals ultra-aggression in a lizard. *Anim. Behav.* 72: 353-363.
- Wickler, W. (1965). Mimicry and the evolution of animal communication. *Nature* 208: 519-21.
- Wiens, J.J. (1999). Phylogenetic evidence for multiple losses of a sexually selected character in phrynosomatid lizards. *Proc. R. Soc. Lond. B* 266: 1529-1535.

Wiens, J.J., Reeder, T.W. & Montes de Oca, A.N. (1999). Molecular phylogenetics and evolution of sexual dichromatism among populations of the Yarrow's spiny lizard (*Sceloporus jarrovi*). *Evolution* 53: 1884-1897.

Wilkie, S.E., Vissers, P.M.A.M., Das, D., Degrip, W.J., Bowmaker, J.K. & Hunt, D.M.(1998). The molecular basis for UV vision in birds: spectral characteristics, cDNA sequence and retinal localization of the UV-sensitive visual pigment of the budgerigar (*Melopsittacus undulatus*). *Biochem. J.* 330: 541-547.

Wilts, B.D., Pirih, P. & Stavenga, D.G. (2011). Spectral reflectance properties of iridescent pierid butterfly wings. *J. Comp. Physiol. A* 197: 693-702.

Winter, Y., López, J. & von Helversen, O. (2003). Ultraviolet vision in a bat. *Nature* 425: 612-614.

Wuerger, S.M., Atkinson, P. & Cropper, S.J. (2005). The cone inputs to the unique-hue mechanisms. *Vision Res.* 45: 3210-3223.

Wynne, C.D.L. (2007a). What are animals? Why anthropomorphism is still not a scientific approach to behavior. *Comp. Cogn. Behav. Rev.* 2: 125-135.

Wynne, C.D.L. (2007b). Anthropomorphism and its discontents. *Comp. Cogn. Behav. Rev.* 2: 151-154.

Yokoyama, S. (2002). Molecular evolution of color vision in vertebrates. *Gene* 300: 69-78

Yokoyama, S., Radlwimmer, F.B. & Blow, N.S. (2000). Ultraviolet pigments in birds evolved from violet pigments by a single amino acid change. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97: 7366-7371.

Yokoyama, S. & Blow, N.S. (2001). Molecular evolution of the cone visual pigments in the pure rod-retina of the nocturnal gecko, *Gekko gekko*. *Gene* 276: 117-125.

Yoshioka, S. & Kinoshita, S. (2002). Effect of macroscopic structure in iridescent color of the peacock feathers. *Forma* 17: 169-181.

Zahavi, A. (1975). Mate selection: a selection for a handicap. *J. Theor. Biol.* 53: 205-214.

Zhang, J., Kleinschmidt, J., Sun, P. & Witkovsky, P. (1994). Identification of cone classes in *Xenopus* retina by immunocytochemistry and staining with lectins and vital dyes *Vis. Neurosci.* 11: 1185-1192

Zi, J., Yu, X., Li, Y., Hu, X., Xu, C., Wang, X., Liu, X. & Fu, R. (2003). Coloration strategies in peacock feathers. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 100: 12576-12578.

Ziegler, T., Böhme, W. & Bischoff, W. (1999). Comments on the grass lizards (Lacertidae: *Takydromus*) of Vietnam and Myanmar. *Hamadryad* 24: 39-42.

Zigman, S. (1971). Eye lens colour: formation and function. *Science* 171: 807-809.

Zuk, M. & Kolluru, G.R. (1998). Exploitation of sexual signals by predators and parasitoids. *Q. Rev. Biol.* 73: 415-438.

Glossari

català	anglès	símbol (si escau)	definició	comentaris
con	cone		cèl·lules sensibles a la llum presents als ulls de molts animals; són sensibles a una porció determinada de l'espectre electromagnètic i són les que permeten la visió en color	
con sensible a l'ultraviolat	ultraviolet cone	U		nom alternatiu: short wavelengths sensitivity 1, SWS1 no hi ha equivalència en humans
con sensible a longituds d'ona curta	short wavelength cone	S		nom alternatiu: short wavelengths sensitivity 2, SWS2 en humans equival al con "blau"
con sensible a longituds d'ona llarga	long wavelength cone	L		nom alternatiu: medium wavelengths sensitivity, MWS en humans equival al con "roig"
con sensible a longituds d'ona mitjana	middle wavelength cone	M		nom alternatiu: long wavelengths sensitivity, LWS en humans equival al con "verd"
contrast acromàtic	intensity contrast	IC	diferència espectral entre dos espectres en la lluminositat i independents de la forma	
contrast cromàtic	colour contrast	CC	diferència espectral entre dos espectres degudes exclusivament a la seua forma	
cripsi	crypsis		capacitat d'un animal per a no ser detectat per altres animals	

català	anglès	símbol (si escau)	definició	comentaris
cromà	chroma	C	variable cromàtica que considera la forma de l'espectre i com s'hi distribueixen els fotons	= puresa del color
detectabilitat	detectability		propietat d'un estímul (e.g. un senyal) per ser detectat per part d'un sistema sensorial donat	
dicromatisme sexual	sexual dichromatism		diferències en el patró de coloració entre els sexes en una mateixa espècie	
discriminabilitat	discriminability		propietat d'un estímul (e.g. un senyal) per ser discriminat respecte altres estímuls semblants per part d'un sistema sensorial donat	
disseny estratègic	strategic design		pressions de selecció que afecten el contingut del missatge	
disseny tàctic	efficacy		pressions de selecció que afecten la forma del senyal per a que es perceba adequadament	
espectre electromagnètic	electromagnetic spectrum		el conjunt de les possibles ones electromagnètiques; des dels raigs gamma, mesurats en pm, fins les ones de molt alta freqüència, mesurades en Mm	
estimulació relativa	relative stimulation		sensibilitat relativa d'un tipus de con a l'espectre lluminós	
estimulació relativa del con L	relative stimulation of cone L	l		
estimulació relativa del con M	relative stimulation of cone M	m		
estimulació relativa del con S	relative stimulation of cone S	s		
estimulació relativa del con U	relative stimulation of cone U	u		
fotopigment	photopigment		molècula fotosensible que canvia la seua configuració en absorbir l'energia d'un fotó	
fotoreceptor	photoreceptor		neurona fotosensible amb capacitat per fer la fototransducció (i.e. transformar un estímul lluminós en un impuls nerviós)	cèl·lula fotoreceptora

català	anglès	símbol (si escau)	definició	comentaris
gota lipídica	oil droplet		cos lipídic que se situa davant dels cons en molts grups de rèptils (incloent-hi les aus), que hi actua de filtre	
gota lipídica clara gran	large clear oil droplet	C	gota lipídica associada al con U en els llargardaixos	
gota lipídica clara menuda	small clear oil droplet	T	gota lipídica associada al con S en els llargardaixos	
gota lipídica groc clar	light yellow oil droplet	LY	gota lipídica associada al con M en els llargardaixos	
gota lipídica groga	yellow oil droplet	Y	gota lipídica associada al con L en els llargardaixos	
grandària corporal	snout-vent length	SVL	longitud entre la punta del cap i la cloaca; és la mesura estàndard de la grandària corporal per als llargardaixos	
humor vitri	vitreous humour		líquid transparent situat a l'interior de l'ull entre la còrnia i el cristal·lí	
intensitat	brightness	Q	quantitat de llum reflectida, emesa o transmesa per una superfície independentment de la seua distribució en l'espectre electromagnètic	
irradiància	irradiance		mesura de tota la llum, tant l'emesa com la difusa, que incideix en la superfície receptora (amb receptors amb un angle sòlid de 180°)	
lacèrtids	lacertids	Lacertidae	espècies pertanyents a la família Lacertidae; ordre Squamata, subordre Lacertilia, infraordre Scincomorpha. Amb més de 250 espècies, es troben distribuïts per Àfrica, Àsia i Europa	
longitud d'ona	wavelength	λ	distància entre dos punts en fase en una ona (i.e. distància d'un cicle complet. En l'espectre electromagnètic serveix per definir les propietats de l'ona i està relacionada amb la seua energia.	
nanòmetre	nanometre	nm	equival a 10 ⁻⁹ metres; és la unitat de longitud emprada per a mesurar les longituds d'ona de la llum	
opsina	opsin		proteïna fotosensible que confereix la sensibilitat a la llum dels cons	Vegeu-ne més detalls a la Taula 1.1

català	anglès	símbol (si escau)	definició	comentaris
pigment groc difús	diffuse yellow pigment	YP	pigment associat al membre accessori dels cons dobles dels llargardaixos i les aus	
radiància	radiance		mesura de la llum provinent directament d'una àrea determinada que l'emet, la transmet o la reflecteix	
reflectància	reflectance		quantitat de la llum reflectida per una superfície	
retina	retina		teixit fotosensible dels animals, on se situen els fotoreceptors, situat a la cara interna de l'ull.	
tetracromatisme	tetrachromacy		sistema de visió en color que integra la resposta de quatre tipus diferents de cons	
tonalitat	hue	H	variable cromàtica que depèn de la ubicació de les longituds d'ona que són reflectides de manera majoritària en l'espectre visible	el que col·loquialment entenem com a color (e.g. blau, verd o roig)
transmitància	transmittance		quantitat de la llum que travessa un objecte (e.g. l'ull)	
transmitància del 50%	50% transmittance	$\lambda T_{0,5}$	longitud d'ona a la qual la transmitància és del 50%	
tricromatisme	trichromacy		sistema de visió en color que integra la resposta de tres tipus diferents de cons	
ultraviolat pròxim	near ultraviolet	UVA	porció de l'espectre electromagnètic situada entre els 320 i els 400 nm. Perceptible només per part dels animals.	UV en el text
visió	vision		capacitat per percebre estímuls visuals	
visió en color	colour vision		capacitat de diferenciar estímuls visuals en funció de les variacions espectrals en les longituds d'ona	

Annex

Categories de color de les 135 espècies de lacèrtids emprades per a l'anàlisi de la coevolució de les coloracions conspícues. Les categories s'han extret de diverses fonts (vegeu la pàgina 218). Excepte per a les espècies de la nostra mostra (indicades en gris i per a les que la caracterització es basa exclusivament en les anàlisis espectrals), les categories s'han assignat a partir de fotos i dibuixos assumint que aquestes coloracions són equivalents a les de les mesures objectives. Les categories per a la gola són: 0 = blanc, 1 = groc, 2 = taronja, 3 = UV-blau; per al ventre: 0 = blanc, 1 = groc, 2 = taronja; per a les OVS, els ocells i les coloracions laterals amb un pic principal o secundari en l'UV: 0 = absència, 1 = UV-groc/UV-verd, 2 = UV-blau; per a la cara: 0 = absència de coloracions conspícues, 1 = UV-groc/UV-verd, 2 = roig, 3 = UV-blau. Els guions indiquen aquelles coloracions per a les quals no hem pogut obtenir cap dada. L'asterisc indica la possible coloració iridescent de *Dalmatolacerta oxycephala*.

espècie	gola	ventre	OVS	ocells	lateral	cara
<i>Acanthodactylus aureus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Acanthodactylus blanfordi</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Acanthodactylus boskianus</i>	0	0	1	0	0	0
<i>Acanthodactylus busacki</i>	0	0	1	1	0	1
<i>Acanthodactylus cantoris</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Acanthodactylus dumerilli</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Acanthodactylus erythrurus</i>	0	0	1	1	0	1
<i>Acanthodactylus grandis</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Acanthodactylus lineomaculatus</i>	0	0	1	2	0	1
<i>Acanthodactylus longipes</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Acanthodactylus maculatus</i>	0	0	1	0	0	0
<i>Acanthodactylus orientalis</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Acanthodactylus pardalis</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Acanthodactylus robustus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Acanthodactylus schmidtii</i>	0	0	0	0	0	0

espècie	gola	ventre	OVS	ocels	lateral	cara
<i>Acanthodactylus schreiberi</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Acanthodactylus scutellatus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Adolfus africanus</i>	1	1	0	0	0	0
<i>Adolfus jacksoni</i>	0	1	0	0	0	0
<i>Algyroides fitzingeri</i>	0	2	0	0	0	0
<i>Algyroides marchi</i>	0	1	0	0	0	0
<i>Algyroides moreoticus</i>	1	1	0	0	0	0
<i>Algyroides nigropunctatus</i>	3	2	2	0	0	3
<i>Anatolacerta danfordi</i>	2	2	0	0	0	0
<i>Apathya cappadocica</i>	2	0	0	2	0	0
<i>Archaeolacerta bedriagae</i>	0	2	2	0	0	0
<i>Atlantolacerta andreanskyi</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Dalmatolacerta oxycephala</i>	0*	0*	0	0	0	0
<i>Darevskia caucasica</i>	0	1	2	2	0	0
<i>Darevskia clarkorum</i>	1	1	2	2	0	0
<i>Darevskia mixta</i>	0	0	1	1	0	0
<i>Darevskia parvula</i>	2	2	2	0	0	0
<i>Darevskia praticola</i>	1	1	0	0	0	0
<i>Darevskia raddei</i>	0	1	2	2	0	0
<i>Darevskia rudis</i>	1	1	2	2	0	0
<i>Darevskia saxicola</i>	0	0	1	1	0	0
<i>Darevskia valentini</i>	1	1	2	2	0	0
<i>Dinarolacerta mosorensis</i>	1	1	2	2	0	0
<i>Eremias arguta</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Eremias grammica</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Eremias intermedia</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Eremias montana</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Eremias multiocellata</i>	0	0	0	1	0	0
<i>Eremias persica</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Eremias przewalskii</i>	0	0	0	2	0	0
<i>Eremias strauchi</i>	0	0	0	2	0	0
<i>Eremias suphani</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Eremias velox</i>	0	0	0	2	0	0
<i>Gallotiaatlantica mahoratae</i>	0	0	1	1	0	0
<i>Gallotia caesaris caesaris</i>	0	0	2	2	0	0
<i>Gallotia galloti eisentrauti</i>	0	0	2	2	0	3
<i>Gallotia intermedia</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Gallotia simonyi</i>	0	0	1	1	0	0

espècie	gola	ventre	OVS	ocels	lateral	cara
<i>Gallotia stehlini</i>	2	0	0	0	0	2
<i>Gastropholis prasina</i>	1	1	0	0	1	0
<i>Heliobolus spekii</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Hellenolacerta graeca</i>	2	2	2	2	0	0
<i>Holaspis laevis</i>	0	2	0	0	0	0
<i>Iberolacerta aranica</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Iberolacerta aurelioi</i>	0	1	0	0	0	0
<i>Iberolacerta bonnali</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Iberolacerta cyreni</i>	2	2	2	0	0	0
<i>Iberolacerta horvathi</i>	0	1	0	0	0	0
<i>Iberolacerta martinezricai</i>	1	1	2	2	0	0
<i>Iberolacerta monticola</i>	1	1	2	2	0	0
<i>Ichnotropis bivittata</i>	0	0	0	1	1	0
<i>Iranolacerta brandtii</i>	0	0	1	1	1	1
<i>Lacerta agilis</i>	1	1	1	0	1	1
<i>Lacerta bilineata</i>	1	1	1	0	1	3
<i>Lacerta media</i>	1	1	1	0	2	3
<i>Lacerta pamphylica</i>	3	1	1	0	1	3
<i>Lacerta schreiberi</i>	3	1	1	0	1	3
<i>Lacerta strigata</i>	1	1	1	0	1	1
<i>Lacerta trilineata</i>	1	1	1	0	1	1
<i>Lacerta viridis</i>	3	1	1	0	1	1
<i>Latastia longicaudata</i>	0	0	0	1	0	0
<i>Meroles anchietae</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Meroles cuneirostris</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Meroles reticulatus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Mesalina guttulata</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Mesalina olivieri</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Mesalina rubropunctata</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Nucras intertexta</i>	0	0	0	1	0	0
<i>Nucras lalandii</i>	0	0	0	1	0	0
<i>Nucras tessellata</i>	0	0	0	0	1	0
<i>Ophisops beddomii</i>	1	0	0	0	2	1
<i>Parvilacerta fraasii</i>	0	0	0	1	0	0
<i>Parvilacerta parva</i>	1	1	2	2	0	0
<i>Phoenicolacerta laevis</i>	2	2	2	0	0	3
<i>Podarcis bocagei</i>	2	2	0	0	0	0
<i>Podarcis carbonelli</i>	0	0	1	0	0	0

espècie	gola	ventre	OVS	ocels	lateral	cara
<i>Podarcis cretensis</i>	2	2	1	1	0	0
<i>Podarcis erhardii</i>	2	2	1	1	0	0
<i>Podarcis filfolensis</i>	2	2	1	0	0	0
<i>Podarcis gaigeae</i>	1		1	1	0	0
<i>Podarcis Galera</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Podarcis hispanica</i> València	0	2	1	0	0	0
<i>Podarcis</i> Jbel Siroua	0	0	1	0	0	0
<i>Podarcis lewendis</i>	1	1	1	-	0	0
<i>Podarcis lilfordi</i>	2	2	1	0	0	0
<i>Podarcis liolepis</i>	2	2	1	0	0	0
<i>Podarcis melisellensis</i>	2	2	1	0	0	0
<i>Podarcis milensis</i>	0	0	1	1	0	0
<i>Podarcis muralis</i>	2	2	1	1	0	0
<i>Podarcis peloponnesiacus</i>	2	2	1	1	0	0
<i>Podarcis pityusensis</i>	0	0	1	0	0	0
<i>Podarcis raffonei</i>	0	0	-	-	0	0
<i>Podarcis sicula</i>	0	0	1	1	0	0
<i>Podarcis taurica</i>	2	2	1	1	0	0
<i>Podarcis tiliguerta</i> Còrsega	2	2	1	1	0	0
<i>Podarcis tiliguerta</i> Sardenya	2	2	1	1	0	0
<i>Podarcis</i> tipus 1	0	2	1	0	0	0
<i>Podarcis</i> tipus 2	0	2	1	0	0	0
<i>Podarcis</i> Tunisa	2	2	-	0	0	0
<i>Podarcis vaucheri</i>	2	2	1	0	0	0
<i>Podarcis waglerianus</i>	2	2	1	1	0	0
<i>Psammodromus algirus</i>	2	0	0	2	1	2
<i>Psammodromus hispanicus</i>	0	0	2	2	1	0
<i>Scelarcis perspicillata chabanaudi</i>	3	2	0	0	0	0
<i>Takydromus amurensis</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Takydromus dorsalis</i>	1	1	0	0	0	0
<i>Takydromus septentrionalis</i>	0	0	0	0	1	0
<i>Takydromus sexlineatus</i>	0	0	0	0	1	0
<i>Takydromus smaragdinus</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Takydromus tachydromoides</i>	0	1	0	0	0	0
<i>Takydromus toyamai</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Teira dugesii</i>	0	1	0	0	1	0
<i>Timon lepidus</i>	0	0	1	1	0	0
<i>Timon pater</i>	3	0	1	1	0	3

espècie	gola	ventre	OVS	ocels	lateral	cara
<i>Timon princeps</i>	2	0	1	1	0	2
<i>Timon tangitanus</i>	0	0	1	1	0	0
<i>Tropidosaura essexi</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Tropidosaura gularis</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Tropidosaura lineocellata</i>	0	0	0	1	0	0
<i>Zootoca vivipara</i>	0	2	0	0	0	0

Índex de figures

Figura 1.1	28
Figura 2.1	49
Figura 2.2	50
Figura 2.3	51
Figura 2.4	53
Figura 2.5	55
Figura 2.6	57
Figura 2.7	64
Figura 2.8	65
Figura 3.1	82
Figura 3.2	85
Figura 3.3	87
Figura 3.4	89
Figura 4.1	103
Figura 4.2	104

Figura 4.3	106
Figura 4.4	107
Figura 4.5	108
Figura 4.6	109
Figura 4.7	111
Figura 4.8	112
Figura 4.9	114
Figura 4.10	117
Figura 4.11	118
Figura 4.12	126
Figura 4.13	127
Figura 4.14	130
Figura 4.15	131
<hr/>	
Figura 5.2.1	148
Figura 5.2.2	150
Figura 5.3.1	155
Figura 5.3.2	159
Figura 5.3.3	161
Figura 5.4.1	165
Figura 5.4.2	166
Figura 5.4.3	168
Figura 5.4.4	170
Figura 5.4.5	172
<hr/>	
Figura 6.1	186

Figura 6.2	187
Figura 6.3	190
Figura 6.4	193
Figura 6.5	193
Figura 6.6	195
Figura 6.7	196
Figura 6.8	197
Figura 6.9	201
<hr/>	
Figura 7.1	217
Figura 7.2	222
Figura 7.3	223
Figura 7.4	224

Figures de les Caixes

Figura C1.1	37
Figura C1.2	38
<hr/>	
Figura C2.1	138
Figura C2.2	139
Figura C2.3	141

Índex de taules

Taula 1.1	29
<hr/>	
Taula 2.1	66
<hr/>	
Taula 3.1	79

Taula 3.2	88
Taula 3.3	90
Taula 3.4	91
<hr/>	
Taula 4.1	115
Taula 4.2	119
Taula 4.3	128
Taula 4.4	129
<hr/>	
Taula 5.3.1	157
Taula 5.3.2	160
Taula 5.3.3	162
Taula 5.4.1	171
Taula 5.4.2	171
Taula 5.4.3	171
<hr/>	
Taula 6.1	192
Taula 6.2	192
Taula 6.3	198
Taula 6.4	199
Taula 6.5	200
<hr/>	
Taula 7.1	219
Taula 7.2	220
Taula 7.3	221