

Biológicas

T.D

573



**NEUROETOLOGÍA DEL COMPORTAMIENTO DEPREDADOR
DE LA LAGARTIJA IBÉRICA,
Podarcis hispanica (Sauria, Lacertidae)**

Ester Desfilis Barceló

UMI Number: U607690

All rights reserved

INFORMATION TO ALL USERS

The quality of this reproduction is dependent upon the quality of the copy submitted.

In the unlikely event that the author did not send a complete manuscript and there are missing pages, these will be noted. Also, if material had to be removed, a note will indicate the deletion.



UMI U607690

Published by ProQuest LLC 2014. Copyright in the Dissertation held by the Author.
Microform Edition © ProQuest LLC.

All rights reserved. This work is protected against
unauthorized copying under Title 17, United States Code.



ProQuest LLC
789 East Eisenhower Parkway
P.O. Box 1346
Ann Arbor, MI 48106-1346

UNIVERSITAT DE VALÈNCIA
BIBLIOTECA CIÈNCIES

Nº Registre 13.463

DATA 22.X.1999

SIGNATURA T. D. 573 (BIOLÓG)

Nº LIBIS: j 21022744

30 cm.

VNIVERSITAT D VALÈNCIA



UNIVERSITAT DE VALÈNCIA	
REGISTRE GENERAL	
ENTRADA	
29 JUN. 1999	
N.º	89053
HORA	13.35
OFICINA AUXILIAR NÚM. 14	

ENRIQUE FONT BISIER, Profesor Titular de Biología Animal de la Facultad de Ciencias Biológicas de la Universidad de Valencia, y JOSE MANUEL GARCÍA VERDUGO, Profesor Titular de Biología Celular de la Facultad de Ciencias Biológicas de la Universidad de Valencia,

CERTIFICAN:

Que la memoria de Tesis Doctoral Titulada: **Neuroetología del comportamiento depredador de la lagartija ibérica, *Podarcis hispanica* (Sauria, Lacertidae)**, presentada por ESTER DESFILIS BARCELÓ, ha sido realizada bajo su dirección en el laboratorio de Etología de la Facultad de Ciencias Biológicas de la Universidad de Valencia.

Lo que hacen constar a los efectos oportunos, en
Burjassot a 24 de junio de 1999.

Fdo.: Dr. Enrique Font Bisier

Fdo.: Dr. Jose Manuel Garcia Verdugo



ÍNDICE

1. Introducción general y objetivos de este estudio.....	1
1.1. Biología, etología y comportamiento animal.....	1
1.2. ¿Qué es la neuroetología?.....	3
1.3. Características del enfoque neuroetológico.....	4
1.4. El estudio neuroetológico del comportamiento depredador.....	8
1.5. Objetivos.....	12
1.6. Aspectos generales de la biología de la lagartija ibérica.....	14
Referencias	17
2. El comportamiento depredador de las lagartijas: un etograma parcial.....	23
2.1. Introducción.....	23
2.2. Materiales y métodos.....	25
2.3. Resultados y discusión.....	26
2.3.1. Etograma parcial.....	26
2.3.2. Secuencias de comportamiento.....	30
2.3.3. Observaciones en el campo.....	32
2.3.4. Consideraciones funcionales.....	33
2.3.4.1. Ataque a la presa.....	34
2.3.4.2. Manipulación e ingestión de la presa.....	37
2.3.4.3. Aseo.....	39
2.3.4.4. Forrajeo.....	40
Referencias.....	42
3. Influencia del tipo de presa y de la experiencia en el comportamiento depredador de <i>Podarcis hispanica</i>.....	47
3.1. Introducción.....	47
3.2. Métodos generales.....	49
3.3. Experimento 1: Efectos de la experiencia con un tipo de presa.....	50
3.3.1. Material y métodos.....	51

3.3.2. Resultados.....	51
3.4. Experimento 2: Diferencias en el comportamiento depredador en función del tipo de presa.....	52
3.4.1. Material y métodos.....	53
3.4.2. Resultados.....	54
3.5. Experimento 3: Importancia del movimiento de la presa.....	56
3.5.1. Material y métodos.....	56
3.5.2. Resultados.....	57
3.6. Discusión general.....	57
Referencias.....	65
4. Estímulos implicados en el control del comportamiento depredador de la lagartija ibérica, <i>Podarcis hispanica</i>.....	69
4.1. Introducción.....	69
4.2. Métodos generales.....	74
4.3. Experimento 1.....	76
4.3.1. Material y métodos.....	77
4.3.2. Resultados.....	77
4.4. Experimento 2.....	80
4.4.1. Material y métodos.....	81
4.4.2. Resultados.....	81
4.5. Discusión general.....	83
4.5.1. Importancia relativa de estímulos químicos y visuales en el comportamiento depredador de las lagartijas.....	83
4.5.2. Influencia de la experiencia previa en la respuesta a estímulos químicos y visuales.....	86
Referencias.....	91



5. Neuroetología del comportamiento depredador de <i>Podarcis hispanica</i>: Identificación y caracterización de áreas sensoriales telencefálicas.....	99
5.1. Introducción.....	99
5.1.1. Sistemas sensoriales.....	101
5.1.2. Organización del telencéfalo.....	103
5.1.3. Aferencias olfativas al telencéfalo.....	107
5.1.4. Organización del tálamo dorsal.....	108
5.1.5. Proyecciones tálamo-telencefálicas en reptiles.....	111
5.2. Materiales y métodos.....	115
5.3. Resultados.....	118
5.3.1. Descripción anatómica del tálamo de <i>Podarcis hispanica</i>	118
5.3.2. Inyecciones en tálamo.....	126
5.3.2.1. Conexiones del lemnotálamo.....	126
5.3.2.2. Conexiones del colotálamo.....	139
5.3.3. Inyecciones en telencéfalo.....	147
5.4. Discusión.....	151
5.4.1. Comentarios metodológicos.....	151
5.5.2. Conexiones del lemnotálamo.....	152
5.5.3. Conexiones del colotálamo.....	157
5.5.4. Áreas sensoriales telencefálicas: Convergencia de información de distintas modalidades sensoriales.....	160
Referencias.....	163
6. Neuroetología del comportamiento depredador de <i>Podarcis hispanica</i>: Efectos de lesiones en áreas telencefálicas.....	173
6.1. Introducción.....	173
6.2. Materiales y métodos.....	178
6.3. Resultados.....	184
6.3.1. Histología.....	184

6.3.2. Comportamiento.....	187
6.3.2.1. Observaciones del comportamiento depredador.....	188
6.3.2.2. Test de exploración.....	190
6.4. Discusión.....	191
6.4.1. El láser de argón como instrumento para la producción de lesiones restringidas.....	191
6.4.2. Efecto de las lesiones sobre el comportamiento depredador.....	192
6.4.3. Efecto de las lesiones en el comportamiento de exploración.....	197
Referencias.....	199
7. Epílogo y conclusiones.....	203
7.1. Epílogo.....	203
7.2. Conclusiones.....	204
8. Anexos	
8.1. Inyecciones en tálamo.....	209
8.2. Inyecciones en telencéfalo.....	210
8.3. Abreviaturas.....	211

1. INTRODUCCIÓN GENERAL Y OBJETIVOS DE ESTE ESTUDIO.

1.1. Biología, etología y comportamiento animal

El comportamiento es, en cualquiera de sus muchas manifestaciones, uno de los aspectos más atractivos de la biología animal. Varias disciplinas, tanto biológicas como no biológicas, se interesan por el comportamiento animal o hacen de él su principal objeto de estudio. La etología es “el estudio biológico del comportamiento” (Tinbergen, 1963, p. 411) y, a pesar de ser una disciplina relativamente joven y de haberse originado a partir de unas pocas ideas nucleares, es actualmente reconocida como la aproximación más completa al estudio del comportamiento animal (Burghardt, 1985).

La etología se caracteriza por el tipo de problemas teóricos de los que se ocupa y por la adopción por parte de los practicantes de esta disciplina de un cierto talante o actitud que se ha dado en llamar la “actitud etológica” (Burghardt, 1973; Font *et al.*, 1998; Hinde, 1977). La pregunta general que interesa al etólogo es: ¿por qué un animal se comporta como lo hace?, ¿cuál es la causa de que se comporte de una manera determinada y no de otra? Sin embargo, estas preguntas encierran en realidad cuatro tipos distintos de interrogantes que se conocen como los cuatro “porqués” de la etología y que son: el porqué de la causación, control o mecanismos del comportamiento, el porqué del desarrollo del comportamiento, el porqué de la evolución del comportamiento, y el porqué de la función o valor adaptativo del comportamiento (Tinbergen, 1951, 1963).

Los “porqués” de la etología suponen no sólo el reconocimiento de la existencia de cuatro parcelas legítimas para el estudio del comportamiento, sino también la aceptación de que todas son igualmente importantes y de que es necesario integrar los resultados de la investigación en cada una de dichas parcelas con los obtenidos en el estudio de las restantes (Dawkins, 1989; Tinbergen, 1963). No obstante, durante los últimos veinte años la etología ha estado dominada por los estudios de la función o valor adaptativo del comportamiento. Como consecuencia, otros aspectos del comportamiento han sido flagrantemente ignorados (Dawkins, 1989, 1995). Esta tendencia muestra, no obstante, signos de corregirse, y una de las características más acusadas de la etología contemporánea es el énfasis que pone en la necesidad de integrar información relativa a los cuatro “porqués”, a los que concede el mismo valor (Bateson, 1991; Curio, 1994; Davies, 1991; Dewsbury, 1992; Huntingford, 1993).

El problema empírico que investiga el etólogo no es cualquier forma de comportamiento, sino sólo aquellos que son relevantes en el contexto de la existencia natural del animal. Los etólogos creen firmemente que el comportamiento es, como cualquier otro rasgo fenotípico, fruto de la selección natural. La selección natural es responsable de que el comportamiento de los animales se encuentre adaptado al ambiente, tanto animado como inanimado, en el que viven y han evolucionado. Por este motivo los etólogos insisten en la necesidad de estudiar a los animales en condiciones naturales o en ambientes artificiales que permitan la expresión de comportamientos "naturales". Este es precisamente uno de los ingredientes de la actitud etológica y una de las características que distingue el enfoque etológico de otras aproximaciones al estudio del comportamiento (Font *et al.*, 1998).

Otro de los ingredientes de la actitud etológica es la atención que presta el etólogo a los distintos niveles de análisis. El comportamiento es un fenómeno complejo que se manifiesta en distintos niveles de organización biológica, desde el nivel molecular o celular hasta el nivel de la población o la especie (Lehner, 1987, 1996). El trabajo del etólogo típicamente se centra en el nivel organísmico, es decir, en el nivel del organismo individual, o más concretamente en el de un aspecto del fenotipo de éste, como es el comportamiento. Sin embargo, para comprender lo que ocurre en el nivel organísmico, el etólogo hace incursiones hacia arriba (niveles supraorganísmicos) y hacia abajo (niveles infraorganísmicos), con un objetivo último muy concreto: incorporar la información complementaria aportada por el estudio de los distintos niveles y obtener así una visión holista e integradora del comportamiento animal (Font *et al.*, 1998; Hinde, 1977).

Una de las consecuencias que favorece la investigación en distintos niveles adoptada por el etólogo es la interdisciplinariedad y la aparición de subdisciplinas etológicas que se mueven en la intersección natural entre la etología y otras disciplinas tanto biológicas como no biológicas. Muchos etólogos han destacado la importancia de identificar áreas de interés común entre distintas disciplinas y de establecer cabezas de puente con otras disciplinas que analizan sólo alguno de los cuatro "porqués" o con disciplinas que se especializan en el estudio en niveles supra- o infraorganísmicos (Colmenares, 1996a, b; Font *et al.*, 1998; Hinde, 1982).

1.2. ¿Qué es la neuroetología?

La neuroetología es la subdisciplina etológica que se sitúa en la interfase entre la etología y la neurobiología. Ya en 1951 Niko Tinbergen escribió que es tarea del etólogo extender el análisis del comportamiento hacia abajo, hasta el nivel de la neurofisiología. En su libro *The Study of Instinct* Tinbergen animaba a etólogos y a neurofisiólogos para que aunaran esfuerzos en la formación de "eto-fisiólogos" (1951, p. 109). Con el paso del tiempo, la "eto-fisiología" de Tinbergen pasó a llamarse neuroetología; la nueva denominación refleja el énfasis en el estudio del sistema nervioso. En la interacción interdisciplinar entre etología y neurobiología, la etología aporta tanto el marco teórico (los cuatro "porqués" y la "actitud etológica") como el problema empírico (una pauta de comportamiento "natural"), mientras que la contribución de la neurobiología ha sido fundamental, aunque no exclusivamente, de carácter metodológico (Colmenares 1996a).

Como su nombre indica, la neuroetología tiene sus raíces en dos disciplinas preexistentes, la etología y la neurobiología. Quizás sea inevitable que, conforme etólogos y neurobiólogos profundizan en sus respectivos campos, haya quien también se interese por lo que ocurre en la interfase entre estas dos disciplinas. Sin embargo, la mayoría de los neurobiólogos han demostrado una decidida falta de interés por los resultados de la actividad del sistema nervioso considerado como un todo. En manos de muchos neurobiólogos, el animal se convierte en una "preparación", un sistema aislado útil únicamente en la medida en que permiten descifrar mecanismos celulares. En consecuencia, gran parte de la producción científica en neurobiología es irrelevante para el estudio de las relaciones entre sistema nervioso y comportamiento (Horridge, 1977).

En contraste, el punto de partida de la investigación neuroetológica es el comportamiento del animal. El comportamiento es también punto obligado de referencia al que debe volver periódicamente el neuroetólogo para analizar el progreso de su investigación (Font, 1990). Para los primeros neuroetólogos, como Erich von Holst y Kenneth Roeder, el objetivo último de cualquier investigación sobre el sistema nervioso debería ser la comprensión del comportamiento, tanto si el investigador que la lleva a cabo está interesado por el comportamiento como si no. Por otra parte, el énfasis en el comportamiento proporciona un antídoto eficaz contra la tendencia a atribuir mayor importancia a la investigación de los mecanismos moleculares o celulares del sistema nervioso (Hodgson, 1990; Huber, 1983). El neuroetólogo, por

tanto, desarrolla su trabajo entre los niveles de análisis correspondientes al comportamiento (nivel organísmico) y a sus substratos neurales (nivel infraorganísmico). Pero además el neuroetólogo está convencido de la necesidad de mantener un tráfico bidireccional de ideas entre estos distintos niveles de análisis. En palabras de Bateson (1987):

“... el reconocimiento de que pueden plantearse preguntas adecuadas en cada nivel no significa que una vez encontrados los agujeros para las palomas estas no tengan que arrullarse las unas a las otras. No es solo que el análisis del comportamiento pueda llevar al análisis de sucesos neurales, sino también que la neurobiología debería rendir fruto sugiriendo la dirección que deben seguir los estudios de comportamiento” (pp. 301-302).

1.3. Características del enfoque neuroetológico

Las opiniones relativas a la naturaleza y objetivos de la neuroetología son muy diversas. Mientras que algunos celebraban recientemente su mayoría de edad con la creación de una sociedad internacional (la primera reunión de la International Society of Neuroethologists se celebró en Tokyo en 1986), otros, para los que la disciplina todavía está en su infancia, mantienen un debate abierto en torno a la identidad y ámbito de la neuroetología. Un claro exponente de la controversia que suscita la definición de neuroetología son las contestaciones al artículo de Graham Hoyle, un pionero de la neuroetología de los invertebrados, titulado *The scope of neuroethology* (1984). El artículo de Hoyle era deliberadamente provocativo: en él el autor proponía una estricta adherencia a los conceptos de la etología clásica, en particular al modelo psíquico de Lorenz, y defendía el uso exclusivo de los insectos como animales experimentales. Los insectos, en su opinión, son a la vez interesantes y accesibles, una combinación única de cualidades que no comparten ni con los moluscos (e.g., *Aplysia*) ni con los vertebrados. En cuanto a la definición de neuroetología, Hoyle postergaba la cuestión haciendo notar que “la pura lógica exige que la neuroetología sea el estudio de los mecanismos subyacentes a los comportamientos que constituyen la ciencia de la etología” (1984, p. 374). Más adelante, sin embargo, Hoyle afirmaba que el principal objetivo del neuroetólogo debería ser “el estudio de los acontecimientos celulares que subyacen a las pautas de acción fija y a otros actos instintivos relacionados” (1984, p. 376).

Tras varias décadas ocupando un discreto segundo plano, el estudio de la causación, control o mecanismos del comportamiento esta cobrando nueva fuerza, en

parte debido a que investigadores interesados en cuestiones funcionales y evolutivas están empezando a apreciar la necesidad de integrar las explicaciones funcionales con otros tipos de explicaciones como requisito para lograr un enfoque más equilibrado en el estudio del comportamiento (Bateson, 1992; Huntingford, 1993; Real, 1994; Stamps, 1991). En particular, los estudios funcionales que no tienen en cuenta los mecanismos del comportamiento a menudo son estériles ya que el conocimiento de los límites que el sistema nervioso impone al comportamiento es esencial para comprender el significado adaptativo de lo que el animal hace (Manning y Dawkins, 1998).

Existen básicamente dos maneras de abordar el problema de la causación del comportamiento dependiendo del nivel de análisis elegido. Si el nivel elegido es el del propio comportamiento, las explicaciones de sus mecanismos serán lo que Hinde (1982) denomina explicaciones del "software" del comportamiento. Estas explicaciones identifican las relaciones entre estímulo y respuesta, entre condiciones antecedentes y estados motivacionales, entre estados motivacionales y comportamiento, sin especificar los mecanismos neurales o de otro tipo de los que dependen dichas relaciones. Este enfoque se conoce también con el nombre de enfoque de la "caja negra" o del "animal entero" (*whole-animal*), porque en él asumimos que el sistema nervioso del organismo es como una caja negra a cuyo interior no podemos tener acceso directo, y sobre cuyos contenidos sólo podemos hacer conjeturas o hipótesis basándonos en la observación de las relaciones entre lo que *entra* en la caja (i.e., los estímulos) y lo que *sale* de ella (i.e., las respuestas del organismo). El otro enfoque alternativo busca explicaciones de las causas inmediatas del comportamiento en términos de mecanismos neurales, endocrinos o bioquímicos (i.e., niveles infraorganísmicos). Este enfoque consiste básicamente en abrir el organismo y ver de qué materiales consta, cómo están dispuestos y de qué manera afectan al comportamiento. Es algo similar a destripar un reloj o quitarle la tapa a un ordenador para estudiar su maquinaria. Por eso, este enfoque recibe a veces el nombre de enfoque de "hardware" (Dawkins, 1983, 1995; Gómez y Colmenares, 1994; Halliday y Slater, 1983; Hinde, 1982). Los méritos relativos de estos dos enfoques han sido discutidos ampliamente (e.g., Dawkins, 1995); aquí nos limitaremos a repetir la opinión compartida por muchos de que los enfoques de "software" y de "hardware" son esencialmente complementarios y ambos son necesarios para una comprensión cabal de la maquinaria del comportamiento (Font, 1996).

La neuroetología se define como el estudio de los substratos neurales del comportamiento (Ewert, 1980, 1985; Horridge, 1977; Huber y Markl, 1983; Immelman y Beer, 1989; Ploog, 1987), de ahí que muchos identifiquen la neuroetología con el estudio del "hardware" del comportamiento (e.g., Sherman, 1988). En realidad, la neuroetología aspira a responder desde su peculiar perspectiva a cuestiones relacionadas no sólo con la causación del comportamiento, sino también con su desarrollo, función y evolución. Los mismos tipos de preguntas pueden formularse en distintos niveles de análisis y la neuroetología se caracteriza más por el nivel de análisis utilizado (i.e., el nivel neural) que por su compromiso con un determinado "porqué" (Bateson 1987; Ewert, 1985; Font, 1996; Heiligenberg, 1991; Ingle y Crews, 1985). Tan legítimo es preguntarse por qué, en términos de la función o valor adaptativo, un animal exhibe un determinado comportamiento, como preguntarse por qué, también en sentido funcional, posee un sistema nervioso con neuronas sensoriales, interneuronas y neuronas motoras conectadas de una determinada manera.

Otras disciplinas, además de la neuroetología, se ocupan del estudio de las bases o substratos neurales del comportamiento. Nadel (1995) distingue fundamentalmente dos tradiciones en el estudio de las relaciones entre sistema nervioso y comportamiento, a las que denomina la aproximación neuroetológica y la aproximación neuropsicológica. La aproximación neuropsicológica típicamente investiga el impacto de alguna forma de lesión cerebral sobre la ejecución de una tarea de laboratorio muy bien delimitada cuya relevancia para el animal en el mundo real es a menudo desconocida. En contraste, la aproximación neuroetológica descansa sobre la premisa de que "el cerebro de un animal está construido para operar en un ambiente específico" (O'Keefe y Nadel, 1978). El cerebro de un animal ha evolucionado para permitirle detectar y responder a aquellos aspectos del ambiente que con mayor probabilidad pueden afectar a su éxito reproductivo. La neuroetología comparte con la etología el interés por estudiar comportamientos relevantes desde el punto de vista de la supervivencia y reproducción de los animales, y la convicción de que el comportamiento de los animales adquiere su verdadero significado cuando se estudia en el ambiente en el que los animales viven y han evolucionado. Por tanto, cuando el neuroetólogo estudia los efectos de las lesiones cerebrales, o la naturaleza de la actividad neuronal, lo hace en condiciones naturales o en ambientes artificiales que permitan la expresión de comportamientos naturales. En este sentido, Ingle y Crews (1985) afirman:

“La neuroetología ... evita el énfasis sobre las estructuras, tan característico de la neuroanatomía, y sobre problemas orientados hacia tareas que son tan populares entre los psicólogos; por el contrario, se centran en adaptaciones de comportamiento, que son la clave de las investigaciones comparativas de los etólogos. Los estudios neuroetológicos miden la competencia de un animal, no sus capacidades, poniendo a prueba a los organismos en condiciones naturalizadas en lugar de emplear condiciones artificiales que pueden contribuir a la obtención de resultados erróneos. Aunque los límites de la neuroetología son arbitrarios, su interés primordial son los comportamientos complejos y no los reflejos simples como toser o limpiarse un ojo. En lugar de determinar de qué modo los reflejos simples se organizan, se integran y se sintetizan para formar la base de los comportamientos complejos, ... los estudios neuroetológicos comienzan con la propia secuencia de comportamiento, concentrándose en los comportamientos que sean motivados o dirigidos hacia una meta y que tienen valor adaptativo.” (p. 457)

Fentress (1991), por otra parte, afirma que las principales aportaciones de la neuroetología al estudio de las relaciones entre sistema nervioso y comportamiento serían:

“Aceptación de los cuatro pilares de la investigación etológica: evolución, desarrollo, causación próxima y función. Empleo de estímulos naturales complejos en lugar de estímulos sencillos y artificiales. Evaluación de pautas completas de actuación comportamental en respuesta a estos estímulos, así como de los mecanismos centrales de organización. Examen de sucesos moduladores (e.g., “motivacionales”), elicitadores y generadores de patrones. Valoración de la diversidad de especies y de la importancia de la sensibilidad ecológica y de los análisis ontogenéticos en el estudio de la diversidad. Examen de los intercambios intra- e inter-específicos entre animales como un complemento a la comprensión del comportamiento de los individuos (e.g., el comportamiento social, las relaciones predador-presa).” (pp. 79-80)

Con respecto a los límites de la neuroetología, Bullock (1983) se expresa de la siguiente manera:

“Dentro de la extensa literatura sobre los mecanismos fisiológicos, anatómicos y químicos del comportamiento, la neuroetología es una porción, no claramente definida, que pone el énfasis en el estudio de las bases neurales del comportamiento característico de cada especie, y muy frecuentemente de especies distintas a los mamíferos estándar de laboratorio. La distinción es una cuestión de énfasis y del grado en que el autor o el lector se identifiquen con la aproximación al estudio del comportamiento animal que ha dado en llamar etología. Las investigaciones reciben la etiqueta de neuroetológicas como una forma de mérito añadido, por

parte de aquellos que sienten apreciación (por este enfoque). Muchos estudios pueden ser considerados neuroetológicos aunque sus autores no estén al tanto de éste término.” (pp. 405-406)

Gran parte de la investigación neuroetológica se ha centrado en el estudio de “sistemas dedicados”. Un sistema neural dedicado es aquel que esta enteramente, o casi enteramente, dedicado a una única e importante función por ejemplo escapar (Young, 1989). Estos sistemas dedicados son más sencillos de analizar que los sistemas que intervienen en múltiples funciones, no solo porque tienden a ser más simples, sino sobre todo porque conocemos en que aspectos del comportamiento están implicados. Algunos ejemplos de estudios neuroetológicos clásicos sobre sistemas neurales dedicados son los estudios sobre las bases celulares del comportamiento de huida en cucarachas y crustáceos (Eaton, 1984), la habituación en el molusco marino *Aplysia* (Kandel, 1976), o los estudios sobre sistemas sensoriales dedicados para tareas altamente especializadas como la detección y localización de presas en el caso del sistema auditivo de lechuzas y murciélagos (revisados en Ingle y Crews, 1985; Konishi, 1983), o para la detección y reconocimiento de las llamadas de cortejo en ranas y sapos (Capranica, 1983; Capranica y Moffat, 1983). Estudiar sistemas dedicados simplifica el trabajo de correlacionar la actividad de determinadas estructuras neurales con aspectos concretos del comportamiento. Sin embargo, en el sistema nervioso de los animales los sistemas dedicados son la excepción y la mayoría de áreas cerebrales participan en múltiples aspectos del comportamiento.

1.4. El estudio neuroetológico del comportamiento depredador

Comportamientos esenciales para la supervivencia de los organismos, como los implicados en la captura de presas y en la acción de alimentarse, son particularmente apropiados para el análisis neuroetológico. Para poder sobrevivir y reproducirse, los animales deben tomar decisiones sobre qué y cuándo comer, dónde buscar o esperar el alimento, cómo evitar o superar las defensas que exhiben sus presas, si defender o no un pedazo de comida, etc... Esto hace que uno de los retos más importantes con que se enfrenta un ser vivo sea el de comer y evitar ser comido; salvo raras excepciones, todos los animales son depredadores y/o presas potenciales. La captura de una presa pone en juego procesos encaminados a su detección, identificación, manipulación, y finalmente, ingestión por el depredador. La eficacia de estos procesos tiene una relevancia inmediata para la supervivencia; de ahí que muchos

biólogos hayan dedicado sus esfuerzos al estudio de la evolución adaptativa de los órganos de los sentidos y de los sistemas neurales implicados en la captura de la presa. En este sentido, los programas de investigación más fructíferos han sido aquellos que han abordado el problema desde un enfoque neuroetológico, estudiando los componentes básicos del comportamiento - células y circuitos nerviosos -sin perder de vista lo que en último término se pretende explicar, i.e., el comportamiento de los animales, su posible evolución y valor adaptativo (Colmenares, 1996a; Ingle y Crews, 1985).

Existen numerosos trabajos acerca de los mecanismos neurales que intervienen en la captura del alimento en anfibios (Ewert, 1985, 1987) y en aves (Dubbeldam, 1984; Jäger, 1990; Jäger *et al.*, 1992; Levine y Zeigler, 1981; Zeigler *et al.*, 1993). Estos estudios han identificado los estímulos que desencadenan y controlan el comportamiento de alimentación, han esbozado los circuitos neurales implicados en la percepción y respuesta a dichos estímulos, y han sugerido posibles substratos neurales de integración sensorial y coordinación sensorimotora. Muy pocos, sin embargo, han abordado el estudio de los substratos neurales de la captura de presas en lagartos (Sauria) (Sugerman, 1988), y ello a pesar de que este grupo ha recibido considerable atención en relación a aspectos tales como su ecología trófica (Huey y Pianka, 1981; Pianka, 1986) o la morfología funcional de la musculatura y elementos esqueléticos que intervienen en la masticación y deglución del alimento (Bramble y Wake, 1985; Gans, 1986; Schwenk y Throckmorton, 1989; Smith, 1982, 1984). En aves, se sabe que el telencéfalo lateral es imprescindible para la coordinación de los estímulos sensoriales implicados en la alimentación. Esta zona del telencéfalo de las aves recibe aferencias tanto visuales como trigeminales (somatosensoriales de la cabeza) y lesiones en dicha área producen déficits en la manipulación y en la discriminación visual del alimento (Jäger, 1990). Los datos acerca del control neural del comportamiento de alimentación en aves proceden de estudios con aves granívoras concretamente con palomas; en contraste, la mayoría de los lagartos son depredadores y se alimentan de presas vivas. Los problemas a los que se enfrenta un animal herbívoro o granívoro son muy diferentes a los que debe superar un depredador. Ello hace suponer que los mecanismos neurales implicados en la captura del alimento puedan ser distintos en uno y otro grupo. Por otra parte, los estudios sobre la captura de la presa en anfibios han demostrado la importancia de los techos ópticos en la localización y reconocimiento de las presas, y en desencadenar las respuestas motoras implicadas en la captura de las presas (Ewert, 1985, 1987; Ingle, 1973; Roth, 1986). Los anfibios se alimentan del mismo tipo de presas

que los lagartos; sin embargo, las diferencias en cuanto a organización cerebral entre anfibios y reptiles (Ebbesson y Northcutt, 1976; Northcutt, 1981) justifican el estudio de los mecanismos neurales de la captura de la presa en estos últimos. Por otra parte, los lagartos son un grupo funcionalmente muy diverso, en el que encontramos múltiples modos de alimentación y gran variabilidad en cuanto a la importancia relativa de los distintos sistemas sensoriales en la detección y discriminación de presas, y por tanto proporcionan un valioso material para el estudio de las adaptaciones del cerebro para el procesamiento de diversas modalidades sensoriales y la coordinación sensorimotora.

Los resultados disponibles relativos a los estímulos "signo" que intervienen en la detección y captura de la presa en lagartos atribuyen un papel preponderante a los estímulos visuales y vomerolfativos (Burghardt, 1970; Cooper, 1994a,b). Muchos lagartos poseen una lengua bífida y protractil, similar a la de las serpientes, que recoge información química del exterior y la transfiere al órgano vomeronasal situado en el techo de la cavidad bucal (Graves y Halpern, 1989). Estos estímulos vomerolfativos son procesados en el sistema nervioso central por los bulbos olfatorios accesorios y otras estructuras del sistema vomeronasal (Halpern, 1987, 1992). La posible participación de otros sentidos, como la olfacción y el gusto, en la captura de la presa ha recibido poca atención en la literatura (Schwenk, 1985; Simon, 1983).

Recientemente, algunos autores han propuesto la división de los lagartos en dos grandes grupos atendiendo a la estrategia de búsqueda y captura del alimento. Esta división coincide aproximadamente con la clasificación filogenética en lagartos Iguania y lagartos Scleroglossa (Camp, 1923; Estes *et al.*, 1988; Regal, 1978). El grupo de los Iguania, que incluye a iguánidos, agámidos y camaleónidos, está compuesto por especies que capturan a sus presas utilizando una estrategia de emboscada en la que la visión juega un papel fundamental. Por el contrario, la mayoría de los lagartos del grupo Scleroglossa, que comprende a casi todas las familias restantes, buscan activamente a sus presas y dependen de estímulos vomerolfativos para su localización (revisado en Burghardt, 1970, 1990; Cooper 1994a, b; Halpern, 1992; Schwenk, 1993). Las distintas estrategias que exhiben los lagartos de uno y otro grupo se reflejan en un desarrollo desigual de las áreas del cerebro relacionadas con el procesamiento de estímulos visuales y vomerolfativos (Northcutt, 1978).

A pesar de todo, resultados recientes sugieren que la dicotomía entre especies fundamentalmente visuales y especies fundamentalmente olfativas no es absoluta; representantes de ambos grupos de lagartos son capaces de responder a estímulos tanto químicos como visuales. Algunos iguánidos, por ejemplo, reconocen estímulos

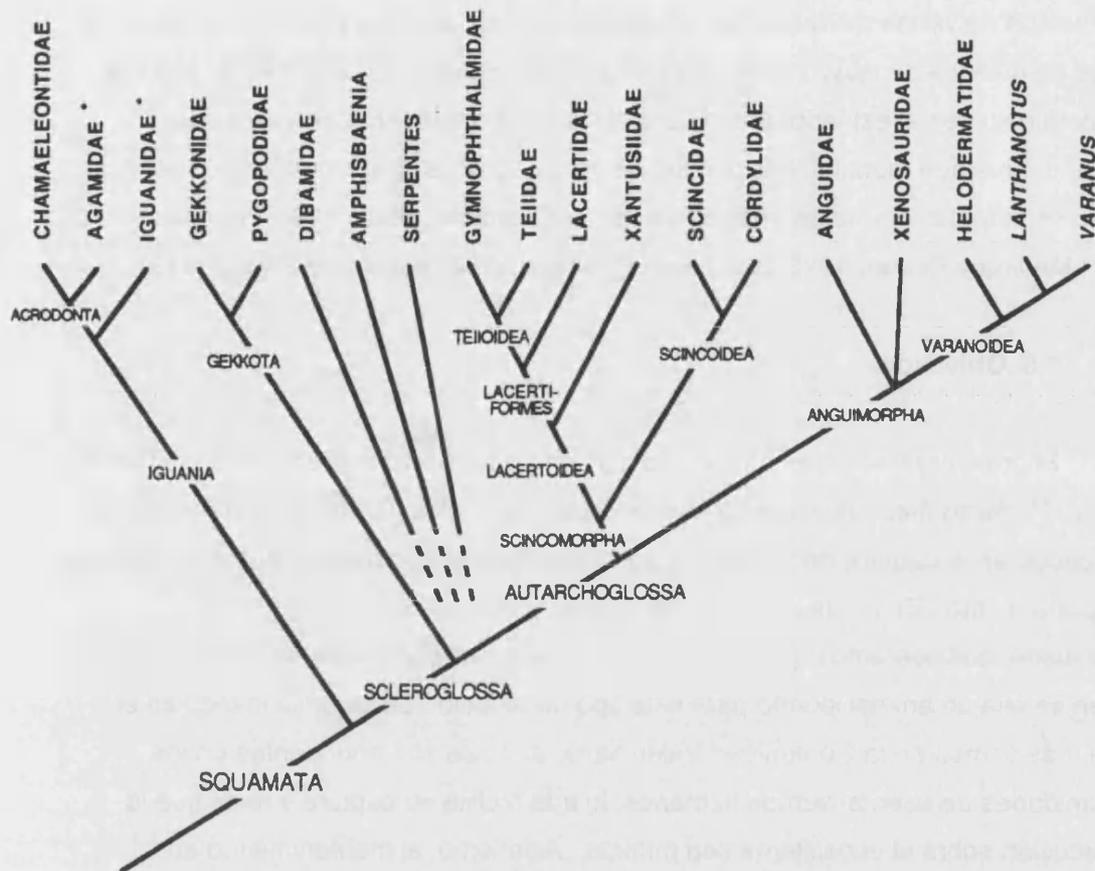


Fig. 1.1. Cladograma de Estes y colaboradores (1988) de las relaciones filogenéticas de los reptiles Squamata basado en el análisis cladista de 148 caracteres morfológicos.

químicos de otros individuos de su propia especie, mientras que muchos lagartos tradicionalmente incluidos en los Scleroglossa utilizan estímulos visuales, además de vomerolfativos, en la detección y captura de sus presas habituales (Burghardt, 1964; Cooper, 1981; Duvall, 1979; Nicoletto, 1985a,b). Esta evidencia sugiere que la captura de la presa requiere de áreas cerebrales, probablemente telencefálicas, que integren estímulos pertenecientes a más de una modalidad sensorial.

En los mamíferos, la integración de la información sensorial tiene lugar fundamentalmente en el pallium. El pallium del telencéfalo de reptiles y aves comprende la corteza cerebral y una estructura subcortical característica del cerebro de estos grupos y que se denomina cresta ventricular dorsal (DVR) (Northcutt, 1978; Ulinski, 1983). Desde un punto de vista funcional el DVR se encuentra en una posición idónea para actuar como centro de integración sensorial y como "interface" entre las principales fuentes de información sensorial al telencéfalo y algunas de las estructuras cerebrales que controlan el comportamiento. Así, el DVR recibe

información de varias modalidades sensoriales (visual, auditiva y somatosensorial) a través de núcleos de relevo talámicos (revisado en Butler, 1994a,b, y Pritz, 1995) y proyecta a su vez al estriado, área telencefálica que da origen a proyecciones descendentes que modulan la actividad de motoneuronas, y al hipotálamo (sistemas efectores somático y visceral respectivamente) (González *et al.*, 1990; Hoogland, 1977; Medina y Reiner, 1995; Russchen y Jonker, 1988; Voneida y Sligar, 1979).

1.5. Objetivos

El presente trabajo es un estudio del comportamiento depredador en la lagartija ibérica, *Podarcis hispanica*, centrándonos en los estímulos y sistemas sensoriales implicados en la captura de la presa, y en el papel del telencéfalo en el control de este comportamiento. Entre las especies de reptiles presentes en la Comunidad Valenciana, consideramos que la lagartija ibérica cumple una serie de condiciones que hacen de ella un animal idóneo para este tipo de estudio. La lagartija ibérica es el reptil más común en la Comunidad Valenciana; además son abundantes en las proximidades de asentamientos humanos, lo que facilita su captura y hace que la repercusión sobre el ecosistema sea mínima. Asimismo, el mantenimiento en cautividad de estos animales es relativamente sencillo, se aclimatan bien a las condiciones de laboratorio y muchas de sus pautas de comportamiento apenas se ven afectadas.

Para el desarrollo de este trabajo nos planteamos cuatro objetivos concretos: el estudio detallado del comportamiento depredador de *Podarcis hispanica*, la identificación de los estímulos implicados en la detección, identificación y captura de la presa, la caracterización de áreas telencefálicas que pudieran estar implicadas en el procesado de estos estímulos relevantes en el contexto de la depredación y, por último, la evaluación del papel de estas áreas telencefálicas en el comportamiento depredador de *P. hispanica*.

Como hemos visto, el estudio del comportamiento de los animales en condiciones próximas a las de su ambiente natural es la referencia obligada en un trabajo neuroetológico. Por tanto, el estudio etológico detallado del comportamiento depredador en la lagartija ibérica (*Podarcis hispanica*) fue nuestro principal objetivo en la etapa inicial de desarrollo del trabajo. Durante la etapa inicial de esta investigación realizamos observaciones del comportamiento depredador de varias especies de lacértidos. Como resultado de estas observaciones hemos elaborado un inventario

(etograma parcial) de las distintas pautas de comportamiento que intervienen en la alimentación de *Podarcis hispanica*. Este inventario se ha basado en observaciones de lagartijas comiendo distintos tipos de presa, tanto en el laboratorio como en el campo. Hemos caracterizado cualitativa y cuantitativamente las distintas pautas de comportamiento, así como las secuencias en que se presentan. En el capítulo 2 se detallan los resultados de este estudio.

El segundo objetivo del trabajo fue investigar los estímulos que controlan el comportamiento depredador en la lagartija ibérica. Los resultados de las observaciones del comportamiento de estos animales sugerían que variables como el tipo de presa y la experiencia previa de la lagartija con la presa podían influir de forma importante en el comportamiento de ataque de los animales. En el capítulo 3 estudiamos el efecto de la experiencia previa de las lagartijas con un tipo de presa en el ataque depredador y las diferencias en el comportamiento de estas lagartijas en función del tipo de presa, poniendo un especial énfasis en las posibles modalidades sensoriales implicadas en el ataque. El capítulo 4 describe una serie de experimentos encaminados a evaluar la importancia relativa de distintas modalidades sensoriales, fundamentalmente visión y quimiorrecepción, en el comportamiento depredador de las lagartijas. La metodología que hemos empleado en estos experimentos consiste en presentarle a las lagartijas, simultáneamente y por separado, estímulos químicos y visuales de la presa, y registrar la respuesta del animal ante dichos estímulos.

El tercer objetivo fue la caracterización de posibles áreas telencefálicas de integración sensorial por medio del estudio de las aferencias al telencéfalo desde distintos núcleos sensoriales talámicos. En el capítulo 5 se estudian las áreas de terminación de las aferencias sensoriales no olfativas al telencéfalo de la lagartija ibérica (*Podarcis hispanica*) para caracterizar posibles áreas de integración de distintas modalidades sensoriales. Para ello investigamos detalladamente las conexiones aferentes y eferentes de los núcleos del tálamo dorsal mediante inyecciones restringidas de trazadores axonales en los distintos núcleos talámicos. Además, realizamos inyecciones en varias áreas telencefálicas para estudiar el marcaje retrógrado en el tálamo y delimitar la localización de las neuronas talámicas responsables de las aferencias a cada área del telencéfalo. Esto nos ha permitido establecer la naturaleza multisensorial de las aferencias talámicas a las áreas corticales, así como, delimitar de forma precisa las zonas de terminación de las aferencias desde núcleos talámicos de distintas modalidades sensoriales en la cresta ventricular dorsal anterior (ADVR).

El cuarto y último objetivo fue la evaluación funcional de aquellas áreas cerebrales telencefálicas que pudieran estar relacionadas con el procesamiento de información sensorial relevante para la detección, reconocimiento y captura de la presa. Los experimentos de comportamiento sugerían que la visión y, en menor grado, la quimiorrecepción eran las modalidades sensoriales implicadas en la detección y reconocimiento de las presas. Por ello, nos propusimos estudiar el papel de la zona visual del ADVR y de las aferencias olfativas en el comportamiento depredador de las lagartijas. La metodología empleada consistió en la realización de lesiones restringidas en estas áreas telencefálicas. Posteriormente, evaluamos los efectos de dichas lesiones sobre el comportamiento depredador de las lagartijas, comparando el comportamiento de los animales lesionados antes y después de la lesión.

1.6. Aspectos generales de la biología de la lagartija ibérica

La lagartija ibérica, *Podarcis hispanica* (Steindachner, 1870), pertenece a la familia Lacertidae (Clase: Reptilia, Orden: Squamata). Los lagartos de la familia Lacertidae son los reptiles más comunes del continente europeo y su área de distribución abarca la mayor parte de Eurasia y África, a excepción de Madagascar. A pesar de su extensa distribución, son particularmente abundantes en zonas de clima templado cálido, como la cuenca mediterránea. Existen unas 36 especies de lacértidos, de las que 16 pertenecen al género *Podarcis*, que ocupan una gran variedad de biotopos desde zonas desérticas a húmedales y desde arenales costeros a zonas de montaña (Barbadillo, 1987; Böhme y Corti, 1993).

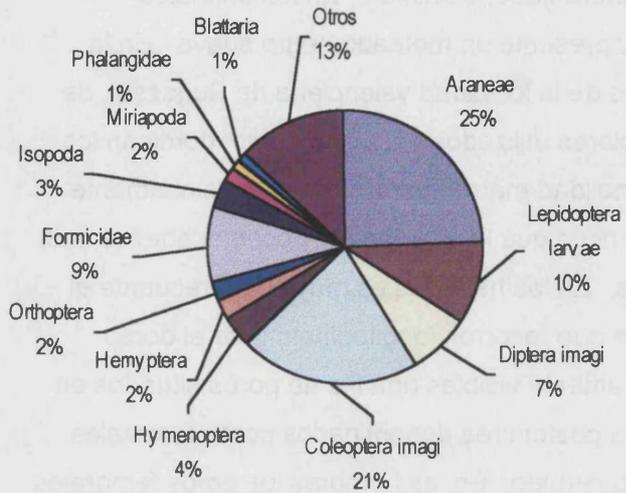
La lagartija ibérica es un lagarto pequeño, diurno, que normalmente vive en roquedos o en muros de piedra. Su área de distribución abarca la mayor parte de la Península Ibérica, sur de Francia y norte de África y suele ser abundante en las proximidades de asentamientos humanos. Los machos adultos miden entre 38 y 70 mm de longitud cabeza-cloaca (LCC); las hembras son algo menores midiendo entre 37 y 67 mm. En general, en la Comunidad Valenciana los machos adultos tienen un tamaño medio de 52 mm y las hembras de 49 mm. La coloración y diseño corporal son muy variables. Son frecuentes los tonos dorsales pardos pero en muchas poblaciones se observan ejemplares netamente verdes. Pueden ser desde totalmente lisas, sin manchas, hasta un intenso moteado dorsal. En los animales lisos los costados suelen ser de tonalidades más claras que el dorso. En los animales

moteados, los costados son reticulados de pardo y negruzco, a veces, con tonos verdes. La zona gular, como el vientre, pueden ser totalmente lisos con tonalidades variadas desde marfil, crema, amarillo, anaranjado, o salmón. En los animales moteados es frecuente que la zona gular presente un moteado negro suave. En la población de lagartijas de los alrededores de la localidad valenciana de Burjassot, de la que proceden la mayoría de los ejemplares utilizados en este estudio, dominan los animales con diseño totalmente liso y tonalidad marrón pardusca. Son sexualmente dimórficas, los machos son algo más grandes que las hembras y poseen cabezas más anchas y patas relativamente más largas. En las hembras es muy poco frecuente el diseño reticulado, son lisas o con bandas que recorren longitudinalmente el dorso. Además, en los machos adultos son claramente visibles una fila de poros situados en la cara interna de los muslos de las patas posteriores denominados poros femorales que segregan una substancia de aspecto ceruleo. En las hembras los poros femorales están atrofiados.

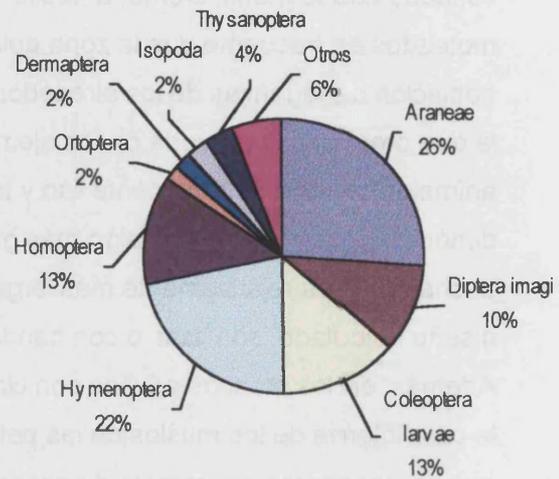
Como otros lacértidos europeos, las lagartijas son depredadores y se alimentan de una gran variedad de pequeños artrópodos que capturan con sus mandíbulas e ingieren enteros (Gans, 1986; Smith, 1982 y 1984). Algunos estudios en los que se analizan contenidos estomacales han demostrado que la dieta de *Podarcis hispanica* varía de forma importante entre localidades y está constituida principalmente por miembros de las familias Diptera, Homoptera, Aranea, Coleoptera y, en menor proporción, Orthoptera y Lepidoptera (Carretero, 1993; Escarré y Vericad, 1983; Mellado *et al.*, 1975; Pérez-Mellado, 1983). En la figura 1.1 se resumen los resultados de algunos de estos estudios sobre la dieta de varias poblaciones peninsulares de *P. hispanica*.

Como el resto de lagartos de nuestro país, *Podarcis hispanica* tiene el estatus de especie protegida. Está protegida por el Real Decreto 3181/1980 y se halla incluida en el Apéndice III del Convenio de Berna (1979). Los ejemplares utilizados en esta investigación se han capturado con permiso de la Conselleria de Medio Ambiente (GV-Rept-02/91) y todas las manipulaciones experimentales se hicieron siguiendo el Real Decreto 223/1988.

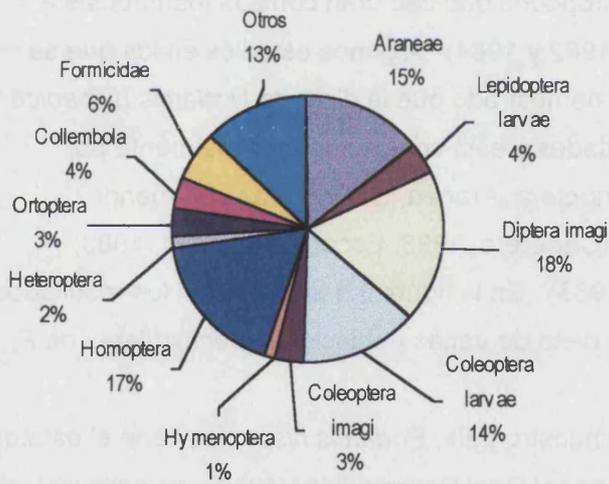
Sierra Morena (Mellado et al., 1975)



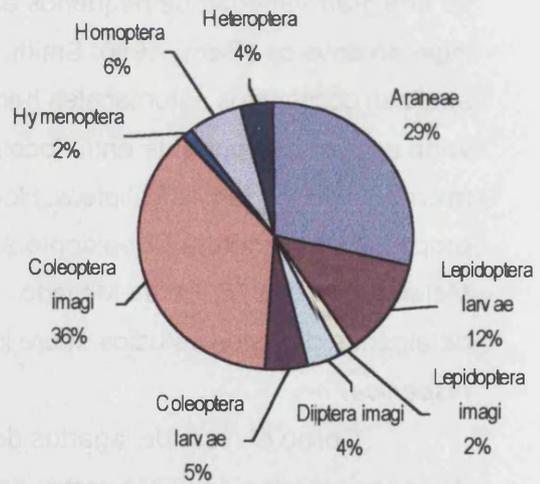
Alicante (Escarré y Vericad, 1981)



Sistema Central (Pérez-Mellado, 1983)



Gerona (Carretero, 1993)



Tarragona (Carretero, 1993)

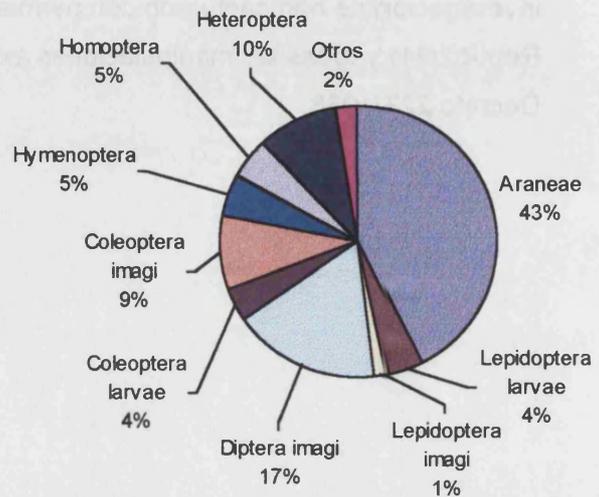


Fig 1.2. Composición taxonómica de la dieta de *Podarcis hispanica* en cinco localidades peninsulares.

Referencias

- Barbadillo, L.J. (1987). *La Guía de Incafo de los Anfibios y Reptiles de la Península Ibérica, Islas Baleares y Canarias*. Madrid: Incafo.
- Bateson, P. (1987). Epilogue: An ethological overview. En D.M. Guthrie (Ed.), *Aims and Methods in Neuroethology* (pp. 301-305). Manchester: Manchester University Press.
- Bateson, P. (1991). Levels and processes. En P. Bateson (Ed.), *The Development and Integration of Behaviour* (pp. 3-16). Cambridge: Cambridge University Press.
- Bateson, P. (1992). Introduction. En P. Bateson & M. Gomendio (Eds.), *Behavioural Mechanisms in Evolutionary Perspective* (pp. 9-12). Madrid: Instituto Juan March.
- Böhme, W., & Corti, C. (1993). Zoogeography of the lacertid lizards of the western Mediterranean basin. En E.D. Valakos, W. Böhme, V. Pérez-Mellado & P. Maragou (Eds.), *Lacertids of the Mediterranean Region: A Biological Approach* (pp. 17-33). Athens: Hellenic Zoological Society.
- Bramble, D.M., & Wake, D.B. (1985). Feeding mechanisms of lower tetrapods. En M. Hildebrand, D.M. Bramble, K.F. Liem & D.B. Wake (Eds.), *Functional Vertebrate Morphology* (pp. 230-261). Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.
- Bullock, T.H. (1983). Epilogue: Neurobiological roots and neuroethological sprouts. En F. Huber & H. Markl (Eds.), *Neuroethology and Behavioral Physiology* (pp. 403-412). Berlin: Springer-Verlag.
- Burghardt, G.M. (1964). Effects of prey size and movement on the feeding behavior of the lizards *Anolis carolinensis* and *Eumeces fasciatus*. *Copeia*, **3**, 576-578.
- Burghardt, G.M. (1970). Chemical perception in reptiles. En J. W. Johnston, Jr., D.G. Moulton & A. Turk (Eds.), *Communication by Chemical Signals* (pp. 241-308). New York: Appleton-Century-Crofts.
- Burghardt, G.M. (1973). Instinct and innate behavior: Toward an ethological psychology. En J.A. Nevin (Ed.), *The Study of Behavior* (pp. 321-400). Glenview: Scott Foresman.
- Burghardt, G.M. (Ed.). (1985). *Foundations of Comparative Ethology*. New York: Van Nostrand Reinhold.
- Burghardt, G.M. (1990). Chemically mediated predation in vertebrates: Diversity, ontogeny, and information. En D. McDonald, D. Müller-Schwarze & S. Natynczuk (Eds.), *Chemical Signals in Vertebrates, vol. 5* (pp. 475-499). Oxford: Oxford University Press.
- Butler, A.B. (1994a). The evolution of the dorsal thalamus of jawed vertebrates, including mammals: Cladistic analysis and a new hypothesis. *Brain Research Reviews*, **19**, 29-65.
- Butler, A.B. (1994b). The evolution of the dorsal pallium in the telencephalon of amniotes: Cladistic analysis and a new hypothesis. *Brain Research Reviews*, **19**, 66-101.
- Camp, C.L. (1923). Classification of the lizards. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **48**, 289-481.
- Capranica, R.R. (1983). Sensory processing of key stimuli. En J.-P. Ewert, R.R. Capranica & D.J. Ingle (Eds.), *Advances in Vertebrate Neuroethology* (pp. 3-6). New York: Plenum Press.

- Capranica, R.R., & Moffat, J.M. (1983). Neurobehavioral correlates of sound communication in anurans. En J.-P. Ewert, R.R. Capranica & D. Ingle (Eds.), *Advances in Vertebrate Neuroethology* (pp. 701-730). New York: Plenum Press.
- Carretero, M.A. (1993). Ecología de los lacértidos en arenas costeros del Noreste ibérico. Tesis Doctoral, Universidad de Barcelona, Barcelona.
- Colmenares, F. (1996a). Etología, biología y psicología: Relaciones interdisciplinarias. En F. Colmenares (Ed.), *Etología, Psicología Comparada y Comportamiento Animal* (pp. 51-111). Madrid: Editorial Síntesis.
- Colmenares, F. (1996b). Etología, psicología comparada y comportamiento animal: Introducción. En F. Colmenares (Ed.), *Etología, Psicología Comparada y Comportamiento Animal* (pp. 17-50). Madrid: Editorial Síntesis.
- Cooper, W.E., Jr. (1981). Visual guidance of predatory attack by a scincid lizard, *Eumeces laticeps*. *Animal Behaviour*, **29**, 1127-1136.
- Cooper, W.E., Jr. (1994a). Chemical discrimination by tongue-flicking in lizards: A review with hypotheses on its origin and its ecological and phylogenetic relationships. *Journal of Chemical Ecology*, **20**, 439-487.
- Cooper, W.E., Jr. (1994b). Prey chemical discrimination, foraging mode, and phylogeny. En L.J. Vitt & E.R. Pianka (Eds.), *Lizard Ecology: Historical and Experimental Perspectives* (pp. 95-116). Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Curio, E. (1994). Causal and functional questions: How are they linked? *Animal Behaviour*, **47**, 999-1021.
- Davies, N.B. (1991). Studying behavioural adaptations. En M.S. Dawkins, T.R. Halliday & R. Dawkins (Eds.), *The Tinbergen Legacy* (pp. 18-30). London: Chapman & Hall.
- Dawkins, M.S. (1983). The organisation of motor patterns. En T.R. Halliday & P.J.B. Slater (Eds.), *Animal Behaviour*, vol. 1: *Causes and Effects* (pp. 75-99). Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Dawkins, M.S. (1989). The future of ethology: How many legs are we standing on? En P.P.G. Bateson & P.H. Klopfer (Eds.), *Perspectives in Ethology*, vol. 8: *Whither Ethology?* (pp. 47-54). New York: Plenum Press.
- Dawkins, M.S. (1995). *Unravelling Animal Behaviour*, 2nd ed. Harlow, Essex: Longman.
- Dewsbury, D.A. (1992). On the problems studied in ethology, comparative psychology, and animal behavior. *Ethology*, **92**, 89-107.
- Dubbeldam, J.L. (1984). Brainstem mechanisms for feeding in birds: Interaction or plasticity. *Brain, Behavior and Evolution*, **25**, 85-98.
- Duvall, D. (1979). Western fence lizard (*Sceloporus occidentalis*) chemical signals. I. Conspecific discriminations and release of a species-typical visual display. *Journal of Experimental Zoology*, **210**, 321-326.
- Eaton, R.C. (Ed.). (1984). *Neural Mechanisms in Startle Behaviour*. New York: Plenum Publishing.
- Ebbesson, S.O.E., & Northcutt, R.G. (1976). Neurology of anamniotic vertebrates. En R.B. Masterton, M.E. Bitterman, C.B.G. Campbell & N. Hotton (Eds.), *Evolution of Brain and*

- Behavior in Vertebrates* (pp. 115-146). Hillsdale, New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates.
- Escarré, A., & Vericad, J.R. (1981). *Fauna Alicantina. I. Saurios y Ofidios*. Alicante: Instituto de Estudios Alicantinos.
- Estes, R., de Queiroz, K., & Gauthier, J. (1988). Phylogenetic relationships within Squamata. En R. Estes & G. Pregill (Eds.), *Phylogenetic Relationships of the Lizard Families* (pp. 119-281). Stanford: Stanford University Press.
- Ewert, J.-P. (1980). *Neuroethology: An Introduction to the Neurophysiological Fundamentals of Behavior*. Berlin: Springer-Verlag.
- Ewert, J.-P. (1985). Concepts in vertebrate neuroethology. *Animal Behaviour*, **33**, 1-29.
- Ewert, J.-P. (1987). Neuroethology of releasing mechanisms: Prey-catching in toads. *Behavioral and Brain Sciences*, **10**, 337-405.
- Fentress, J.C. (1991). Analytical ethology and synthetic neuroscience. En P. Bateson (Ed.), *The Development and Integration of Behaviour* (pp. 77-120). Cambridge: Cambridge University Press.
- Font, E. (1990). ¿Qué es la neuroetología? *Guía del Etólogo (Boletín de la Sociedad Española de Etología)*, **6**, 3-16.
- Font, E. (1996). Los sentidos químicos de los reptiles: Un enfoque etológico. En F. Colmenares (Ed.), *Etología, Psicología Comparada y Comportamiento Animal* (pp. 197-259). Madrid: Editorial Síntesis.
- Font, E., Colmenares, F., & Guillén-Salazar, F. (1998). El lugar de la etología en las ciencias del comportamiento: Un debate inacabado. *Revista de Psicología General y Aplicada*, **51**, 55-83.
- Gans, C. (1986). Functional morphology of predator-prey relationships. En M.E. Feder & G.V. Lauder (Eds.), *Predator-Prey Relationships: Perspectives and Approaches from the Study of Lower Vertebrates* (pp. 6-23). Chicago: The University of Chicago Press.
- Gómez, J.C., & Colmenares, F. (1994). La causación del comportamiento: Modelos clásicos y causas externas. En J. Carranza (Ed.), *Etología: Introducción a la Ciencia del Comportamiento* (pp. 41-62). Cáceres: Publicaciones de la Universidad de Extremadura.
- González, A., Russchen, F.T., & Lohman, A.H.M. (1990). Afferent connections of the striatum and the nucleus accumbens in the lizard *Gekko gekko*. *Brain, Behavior and Evolution*, **36**, 39-58.
- Graves, B.M., & Halpern, M. (1989). Chemical access to the vomeronasal organs of the lizard *Chalcides ocellatus*. *Journal of Experimental Zoology*, **249**, 150-157.
- Halliday, T.R., & Slater, P.J.B. (Eds.). (1983). *Animal Behaviour, vol. 1: Causes and Effects*. Oxford: Blackwell.
- Halpern, M. (1987). The organization and function of the vomeronasal system. *Annual Review of Neuroscience*, **10**, 325-362.
- Halpern, M. (1992). Nasal chemical senses in reptiles: Structure and function. En C. Gans & D. Crews (Eds.), *Biology of the Reptilia, vol. 18: Hormones, Brain, and Behavior* (pp. 423-523). Chicago: University of Chicago Press.

- Heiligenberg, W. (1991). The neural basis of behavior: A neuroethological view. *Annual Review of Neuroscience*, **14**, 247-267.
- Hinde, R.A. (1977). *Introducción a la Etología para Psicólogos*. Buenos Aires: Nueva Visión. (Orig. 1959).
- Hinde, R.A. (1982). *Ethology: Its Nature and Relations with Other Sciences*. Oxford: Oxford University Press.
- Hodgson, E.S. (1990). Long-range perspectives on neurobiology and behavior. *American Zoologist*, **30**, 403-505.
- Hoogland, P.V. (1977). Efferent connections of the striatum in *Tupinambis nigropunctatus*. *Journal of Morphology*, **152**, 229-246.
- Horridge, G.A. (1977). Mechanistic teleology and explanation in neuroethology. *BioScience*, **27**, 725-732.
- Hoyle, G. (1984). The scope of neuroethology. *Behavioral and Brain Sciences*, **7**, 367-412.
- Huber, F. (1983). K.D. Roeder's impact on insect neuroethology. En F. Huber & H. Markl (Eds.), *Neuroethology and Behavioral Physiology* (pp. 1-6). Berlin: Springer-Verlag.
- Huber, F. & Markl, H. (1983). Preface. En F. Huber & H. Markl (Eds.), *Neuroethology and Behavioral Physiology* (pp. vii-viii). Berlin: Springer-Verlag.
- Huey, R.B., & Pianka, E.R. (1981). Ecological consequences of foraging mode. *Ecology*, **62**, 991-999.
- Huntingford, F.A. (1993). Behavioural mechanisms in evolutionary perspective. *Trends in Ecology and Evolution*, **8**, 81-84.
- Immelmann, K., & Beer, C. (1989). *A Dictionary of Ethology*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.
- Ingle, D. (1973). Evolutionary perspectives on the function of the optic tectum. *Brain, Behavior and Evolution*, **8**, 211-237.
- Ingle, D., & Crews, D. (1985). Vertebrate neuroethology: Definitions and paradigms. *Annual Review of Neuroscience*, **8**, 457-494.
- Jäger, R. (1990). Visuomotor feeding perturbations after lateral telencephalic lesions in pigeons. *Behavioural Brain Research*, **40**, 73-80.
- Jäger, R., Arends, J.J.A., Schall, U., & Zeigler, H.P. (1992). The visual forebrain and eating in pigeons (*Columbia livia*). *Brain, Behavior and Evolution*, **39**, 153-168.
- Kandel, E.R. (1976). *The Cellular Basis of Behaviour*. San Francisco: Freeman.
- Konishi, M. (1983). Localization of acoustic signals in the owl. En J.-P. Ewert, R.R. Capranica & D.J. Ingle (Eds.), *Advances in Vertebrate Neuroethology* (pp. 227-245). New York: Plenum Press.
- Lehner, P.N. (1987). Design and execution of animal behavior research: An overview. *Journal of Animal Science*, **65**, 1213-1219.

- Lehner, P.N. (1996). *Handbook of Ethological Methods*, 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press.
- Levine, R.R., & Zeigler, H.P. (1981). Extratelencephalic pathways and feeding behavior in the pigeon (*Columba livia*). *Brain, Behavior and Evolution*, **19**, 56-92.
- Manning, A., & Dawkins, M.S. (1998). *An Introduction to Animal Behaviour*, 5th ed. Cambridge: Cambridge University Press.
- Medina, L., & Reiner, A. (1995). Neurotransmitter organization and connectivity of the basal ganglia in vertebrates: Implications for the evolution of basal ganglia. *Brain, Behavior and Evolution*, **46**, 235-258.
- Mellado, J., Amores, F., Parreño, F.F., & Hiraldo F. (1975). The structure of a Mediterranean lizard community. *Doñana, Acta Vertebrata*, **2**, 145-160.
- Nadel, L. (1995). The psychobiology of spatial behavior: The hippocampal formation and spatial mapping. En E. Alleva, A. Fasolo, L. Hans-Peter, L. Nadel & L. Ricceri (Eds.), *Behavioural Brain Research in Naturalistic and Semi-Naturalistic Settings* (pp. 245-258). Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.
- Nicoletto, P.F. (1985a). The relative roles of vision and olfaction in prey detection by the ground skink, *Scincella lateralis*. *Journal of Herpetology*, **19**, 411-415.
- Nicoletto, P.F. (1985b). The role of vision and the chemical senses in predatory behavior of the skink, *Scincella lateralis*. *Journal of Herpetology*, **19**, 487-491.
- Northcutt, R.G. (1978). Forebrain and midbrain organization in lizards and its phylogenetic significance. En N. Greenberg & P.D. MacLean (Eds.), *Behavior and Neurology of Lizards* (pp. 11-64). Rockville, Maryland: National Institute of Mental Health.
- Northcutt, R.G. (1981). Evolution of the telencephalon in nonmammals. *Annual Review of Neuroscience*, **4**, 301-350.
- O'Keefe, J., & Nadel, L. (1978). *The Hippocampus as a Cognitive Map*. Oxford: Clarendon Press.
- Pérez-Mellado, V. (1983). Alimentación de dos especies simpátridas de saurios en el Sistema Central: *Podarcis hispanica* (Steindachner, 1870) y *Podarcis bocagei* (Seoane, 1884) (Sauria, Lacertidae). *Studia Oecologica*, **4**, 89-114.
- Pianka, E.R. (1986). *Ecology and Natural History of Desert Lizards*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Ploog, D.W. (1987). Neuroethology. En G. Adelman (Ed.), *Encyclopedia of Neuroscience* (pp. 780-783). Boston: Birkhäuser.
- Pritz, M.B. (1995). The thalamus of reptiles and mammals: Similarities and differences. *Brain, Behavior and Evolution*, **46**, 197-208.
- Real, L.A. (1994). How to think about behavior: An introduction. En L.A. Real (Ed.), *Behavioral Mechanisms in Evolutionary Ecology* (pp. 1-8). Chicago: The University of Chicago Press.
- Regal, P.J. (1978). Behavioral differences between reptiles and mammals: An analysis of activity and mental capabilities. En N. Greenberg & P.D. MacLean (Eds.), *Behavior and Neurology of Lizards* (pp. 183-202). Rockville, Maryland: National Institute of Mental Health.

- Roth, G. (1986). Neural mechanisms of prey recognition: An example in amphibians. En M.E. Feder & G.V. Lauder (Eds.), *Predator-Prey Relationships: Perspectives and Approaches from the Study of Lower Vertebrates* (pp. 42-68). Chicago: The University of Chicago Press.
- Russchen, F.T., & Jonker, A.J. (1988). Efferent connections of the striatum and the nucleus accumbens in the lizard *Gekko gekko*. *J. Comp. Neurol.*, **276**, 61-80.
- Schwenk, K. (1985). Occurrence, distribution and functional significance of taste buds in lizards. *Copeia*, **1985**, 91-101.
- Schwenk, K. (1993). The evolution of chemoreception in squamate reptiles: A phylogenetic approach. *Brain, Behavior and Evolution*, **41**, 124-137.
- Schwenk, K., & Throckmorton, G.S. (1989). Functional and evolutionary morphology of lingual feeding in squamate reptiles: Phylogenetics and kinematics. *Journal of Zoology, London*, **219**, 153-175.
- Sherman, P.W. (1988). The levels of analysis. *Animal Behaviour*, **36**, 616-618.
- Simon, C.A. (1983). A review of lizard chemoreception. En R.B. Huey, E.R. Pianka & T.W. Schoener (Eds.), *Lizard Ecology: Studies of a Model Organism* (pp. 119-133). Cambridge: Harvard University Press.
- Smith, K.K. (1982). An electromyographic study of the function of the jaw adducting muscles in *Varanus exanthematicus* (Varanidae). *Journal of Morphology*, **173**, 137-158.
- Smith, K.K. (1984). The use of the tongue and hyoid apparatus during feeding in lizards (*Ctenosaura similis* and *Tupinambis nigropunctatus*). *Journal of Zoology, London*, **202**, 115-143.
- Stamps, J.A. (1991). Why evolutionary issues are reviving interest in proximate behavioral mechanisms. *American Zoologist*, **31**, 338-348.
- Sugerman, R.A. (1988). Feeding evoked by electrical stimulation in collared lizards. *Physiology & Behavior*, **42**, 113-118.
- Tinbergen, N. (1951). *The Study of Instinct*. Oxford: Clarendon Press.
- Tinbergen, N. (1963). On aims and methods of ethology. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **20**, 410-433.
- Ulinski, P.S. (1983). *Dorsal Ventricular Ridge: A Treatise on Forebrain Organization in Reptiles and Birds*. New York: John Wiley & Sons.
- Voneida, T.J., & Sligar, C.M. (1979). Efferent projections of the dorsal ventricular ridge and the striatum in the Tegu lizard, *Tupinambis nigropunctatus*. *Journal of Comparative Neurology*, **186**, 43-64.
- Young, D. (1989). *Nerve Cells and Animal Behaviour*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Zeigler, H.P., Jäger, R., & Palacios, A.G. (1993). Sensorimotor mechanisms and pecking in the pigeon. En H.P. Zeigler & H.J. Bischof (Eds.), *Vision, Brain, and Behavior in Birds* (pp. 265-283). Cambridge: MIT.

2. EL COMPORTAMIENTO DEPREDADOR DE LAS LAGARTIJAS: UN ETOGRAMA PARCIAL

2.1. Introducción

En las últimas décadas las investigaciones realizadas con reptiles han supuesto una importante contribución a los estudios sobre relaciones depredador-presa (Feder y Lauder, 1986). En particular los estudios con lagartos han proporcionado abundante información sobre estrategias de forrajeo (Anderson y Karasov, 1981; Huey y Pianka, 1981; Huey *et al.*, 1984; McLaughlin, 1989; Perry *et al.*, 1990; Pietruszka, 1986), estímulos que permiten la localización del alimento y desencadenan el ataque a la presa (revisado en Burghardt, 1970; Cooper, 1990a), gasto energético que supone la ingestión de la presa (Avery y Mynott, 1990; Pough y Andrews, 1985; Preest, 1991) y morfología funcional de los músculos y elementos esqueléticos que participan en la alimentación (Kraklau, 1991; Schwenk y Throckmorton, 1989; Smith, 1984; So *et al.*, 1992; Urbani y Bels, 1995). Sin embargo, muy pocos trabajos han abordado el estudio descriptivo de las pautas de comportamiento implicadas en la depredación en los lagartos. Los únicos trabajos publicados se basan en estudios con miembros de las familias Iguanidae (Distel y Veazey, 1982), Phrynosomatidae (Greenberg, 1977), Polychridae (Curio, 1970; Moermond, 1981), Scincidae (Torr y Shine, 1994), Teiidae (Anderson, 1993; Mercolli y Yanosky, 1989) y Varanidae (Auffenberg, 1978). En los lacértidos la única información sobre el comportamiento de alimentación se limita a las descripciones de algunas de las pautas de comportamiento que intervienen en la captura y manipulación de presas descritas en Avery y Mynott (1990), Dauth (1986), y Molina-Borja (1981).

El interés de etólogo se centra en el estudio de comportamientos relevantes en el contexto de la existencia natural del animal, por ello investigan el comportamiento de los animales en su habitat natural o en ambientes artificiales que permitan la expresión de comportamientos "naturales". La selección natural es responsable de que el comportamiento de los animales se encuentre adaptado al ambiente en el que viven y han evolucionado. Este ambiente es, por tanto, el contexto en el que el comportamiento adquiere su autentico significado. Los primeros etólogos ponían mucho énfasis en la necesidad de que cualquier estudio fuese precedido de un periodo de observación y descripción del comportamiento (Tinbergen, 1963). La observación sistemática del comportamiento de los animales

no solo permite describir el fenómeno que se está estudiando, además, proporciona la materia prima para formular cuestiones e hipótesis. Por otra parte, muchas preguntas interesantes acerca del comportamiento pueden contestarse por medio de la observación. En este sentido, no existe una diferencia fundamental entre la investigación experimental (en la que se manipulan activamente las variables) y la investigación puramente observacional, puesto que ambas generan datos empíricos que permiten contrastar hipótesis alternativas (Lehner, 1996; Martin y Bateson, 1991).

Como prólogo a la realización de cualquier trabajo etológico (o en este caso neuroetológico) es imprescindible contar con una descripción formal y una localización contextual detallada de las pautas de comportamiento de las especies objeto de estudio (Font *et al.*, 1998; Lehner, 1996; Tinbergen, 1963). El conocimiento del comportamiento normal del animal nos proporciona una base de datos con la cual contrastar cualquier alteración que se produzca como consecuencia de las manipulaciones experimentales. El interés del etólogo se centra en el estudio de comportamientos relevantes en el contexto de la existencia natural del animal, lo que hace necesario investigar el comportamiento de los animales en su hábitat natural o en ambientes artificiales que permitan la expresión de comportamientos "naturales". El comportamiento de los animales está adaptado al ambiente en el que viven y han evolucionado. Este ambiente es, por tanto, el contexto en el que el comportamiento adquiere su auténtico significado. Además, la observación detallada del comportamiento del animal en un contexto natural puede generar hipótesis acerca de los mecanismos subyacentes, que podemos contrastar mediante nuevas observaciones o a través de la experimentación.

Por tanto, el primer objetivo del presente proyecto fue la realización de un catálogo con las pautas de comportamiento que las lagartijas exhiben durante e inmediatamente después de un episodio depredador. Como resultado de este trabajo hemos elaborado un etograma parcial del comportamiento depredador en la especie objeto de estudio, la lagartija ibérica (*Podarcis hispanica*). En él definimos empíricamente 21 pautas de comportamiento que posteriormente agrupamos en cuatro categorías funcionales. Además, hemos obtenido datos cuantitativos sobre la frecuencia y secuencia en que ocurren estos comportamientos.

2.2. Materiales y métodos

Las observaciones del comportamiento depredador se realizaron fundamentalmente en el laboratorio y ocasionalmente en el campo. Para las observaciones en el laboratorio, se utilizaron un gran número de ejemplares de diferentes edades y de ambos sexos capturados en solares y terrenos descampados de los alrededores de la ciudad de Valencia. La longitud cabeza-cloaca ($x \pm SE$) de los animales en el momento de la captura fue de 54.8 ± 1.2 mm para los machos y de 48.3 ± 1.2 mm para las hembras. Las lagartijas se alojaron aisladas o en pequeños grupos en terrarios de vidrio o Plexiglas™ (25 x 30 x 50 cm) mantenidos en una habitación a temperatura controlada (20-25°C). Cada terrario disponía de una bombilla de 40 w suspendida a ca. 20 cm del substrato que permanecía encendida durante 14 horas diarias proporcionando un gradiente de temperatura que permitía la termorregulación del animal. Sobre el suelo del terrario, cubierto con césped artificial, situamos un recipiente con agua y una piedra que proporcionaba refugio al animal.

En el laboratorio, las lagartijas fueron alimentadas con artrópodos vivos, predominando las larvas del gusano de la harina, *Tenebrio molitor*, en su dieta. Ocasionalmente, les proporcionamos otras presas como polillas, moscas, arañas, chinches, gusanos de seda y ninfas de grillos y saltamontes. Llevamos a cabo registros del comportamiento depredador de 19 ejemplares adultos de *Podarcis hispanica* (13 machos y 6 hembras) mantenidos en el laboratorio de Etología de la Universidad de Valencia. Las observaciones comenzaban inmediatamente después de dejar caer una presa potencial en el interior del terrario del animal y continuaron durante un mínimo de 5 minutos. Grabamos en vídeo 122 secuencias de alimentación que totalizan 14 horas de observación, utilizando una cámara de 8 mm Sanyo VM-D4P. Posteriormente, utilizamos un ordenador portátil equipado con un programa de registro de sucesos (ligeramente modificado a partir de Unwin y Martin, 1987) para llevar a cabo registros a partir de las secuencias filmadas. Para observar con mayor detalle algunas pautas de comportamiento, analizamos algunas de las secuencias grabadas reproduciéndolas en un reproductor doméstico de video campo a campo (25 campos/s). Además, realizamos observaciones del comportamiento de alimentación de individuos de otras tres especies de lacértidos *Algyroides marchi*, *Gallotia stehlini*, *Podarcis lilfordi* y *Psammodromus algirus* mantenidos en cautividad en condiciones similares a las descritas para *Podarcis hispanica*.

Observaciones de alimentación en el campo

Las observaciones de campo se realizaron en los alrededores del campus universitario de Burjassot (Valencia), así como en una finca privada situada en el término municipal de Ontinyent (Valencia). Se observaron tanto secuencias de alimentación "naturales" sin ninguna intervención por parte del observador, como secuencias en las que la presa la proporcionaba el observador. En este último caso el observador depositaba una larva de *Tenebrio molitor* en las proximidades de una lagartija que se encontraba termorregulando, bien dejándola caer o bien atadúa con un hilo de seda sujeto al extremo de un palo. El comportamiento de ataque se registró directamente en un cuaderno de campo o se grabó en vídeo para analizarlo con mayor detalle en el laboratorio.

Análisis estadístico

Los datos se analizaron utilizando técnicas estadísticas no paramétricas que no requieren conocer el tipo de distribución de las respuestas de la población (Siegel y Castellan, 1988). En nuestro caso, la presencia de datos con valor de cero en muchas de las variables es un indicador de que estos datos no se ajustan a una distribución normal y desaconseja el uso de estadística paramétrica. El nivel de probabilidad para rechazar la hipótesis nula fue de $\alpha = 0,05$ para todos los experimentos. Los datos se presentan como la media \pm SEM (el error estándar de la media) tanto en el texto como en las figuras.

2.3. Resultados y discusión

2.3.1. Etograma parcial

A continuación proporcionamos un catálogo de las pautas de comportamiento observadas durante la alimentación en *Podarcis hispanica*. Cada pauta de comportamiento se describe empíricamente atendiendo a las posturas y movimientos implicados (Lehner, 1996). Todas estas pautas se observaron con

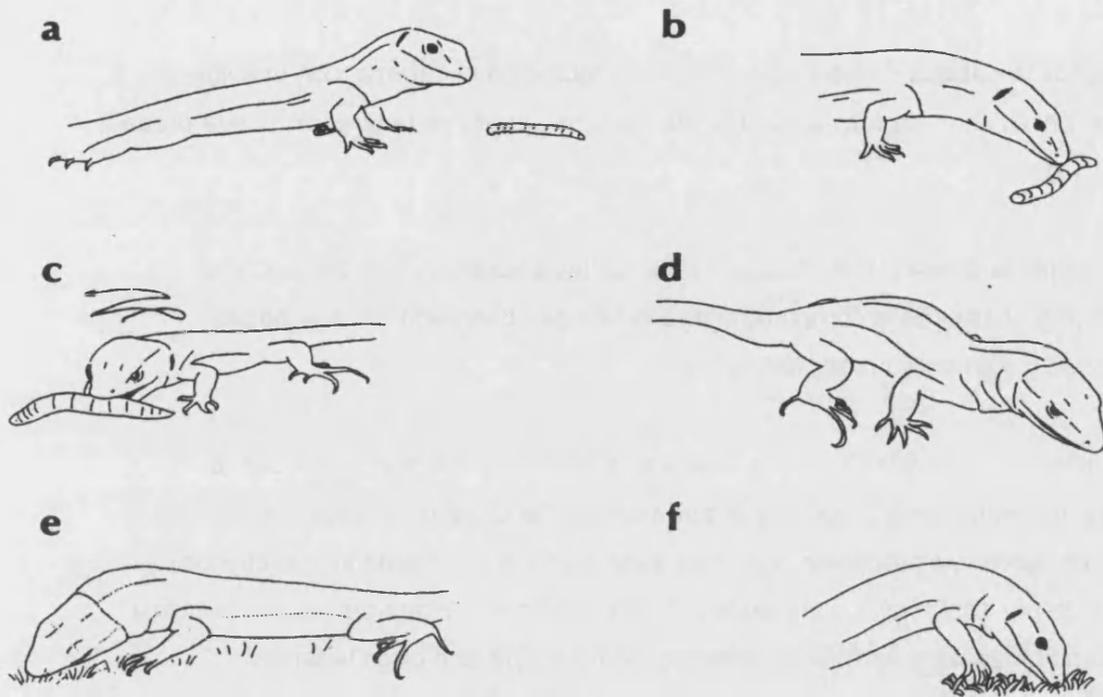


Fig. 2.1. Posturas características observadas durante algunas pautas de comportamiento: a) ladear la cabeza, b) empujar la presa, c) agitar la presa, d) flexión del cuerpo, e) restregar la cabeza, y f) hociqueo.

poca variación en las otras especies de lacértidos estudiados (*Podarcis lilfordi*, *Psammodromus algirus* y *Algyroides marchi*). Así mismo, aunque el etograma esta basado fundamentalmente en las observaciones de laboratorio, la mayoría de las pautas de comportamiento se observaron también en el campo. Los comportamientos están listados en el orden en el que ocurren habitualmente. Entre paréntesis se da el nombre en inglés y la abreviatura utilizada en las figuras. Los nombres en inglés de las distintas pautas corresponden a comportamientos similares descritos en la literatura para otras especies de lagartos.

1. Orientación (“*Orientation*”, O): El animal ajusta su posición de forma que queda frente a la presa.

2. Aproximación (“*Approach*”, A): Locomoción en dirección a la presa. La aproximación puede ser directa y relativamente rápida, o lenta con **pausas** de duración variable.

3. Pausa (“*Pause*”, P): El animal permanece inmóvil frente a la presa; puede ir acompañado de una elevación de la parte anterior del cuerpo, **ladeo de la cabeza** y ondulación lenta de la cola.

4. Ladear la cabeza ("Head-Cock", HC): Rotación de la cabeza, con una ligera inclinación anterior, de forma que uno de los ojos apunta en la dirección de la presa (Fig. 2.1a).

5. Empujar la presa ("Prey-Nudge", PN): La lagartija empuja la presa con el hocico (Fig. 2.1b). Este comportamiento lo hemos observado en muy pocas ocasiones y sólo ante presas inmóviles.

6. Morder ("Lunge-Bite", LB): La lagartija se abalanza sobre la presa con la cabeza inclinada hacia abajo y la atrapa con las mandíbulas. A veces, este comportamiento va precedido por una elevación de la parte anterior del cuerpo producida por extensión de las extremidades anteriores. *Podarcis hispanica* utiliza sus mandíbulas para apresar el alimento, como ocurre con otros lagartos escleroglosos (Schwenk y Throckmorton, 1989).

7. Coger ("Grab", G): La lagartija coge la presa o un pedazo de alimento con las mandíbulas. Lento en comparación con **morder**.

8. Soltar ("Release", R): Después de **morder** o **coger** una presa, la lagartija abre las mandíbulas liberando a la presa. Este comportamiento se observa sobre todo cuando la lagartija ataca presas tóxicas o de mal sabor.

9. Agitar la presa ("Prey-Shake", PSH): El animal, con la presa entre sus mandíbulas, mueve bruscamente la cabeza sacudiendo lateralmente la presa (Fig. 2.1c). En ocasiones el movimiento es tan violento que el animal gira sobre sí mismo. Dauth (1986) denomina a este comportamiento "*death-shaking*".

10. Restregar la presa ("Prey-Scrape", PSC): La lagartija restriega la presa, que sobresale por un lado de la boca, contra el substrato. Este comportamiento podría facilitar la **reorientación** en el caso de presas voluminosas.

11. Masticación ("Chew", C): La lagartija abre y cierra las mandíbulas sobre la presa. Cuando la presa es grande y alargada, suele moverla transversalmente de forma que la **mastica** en toda su longitud antes de **reorientarla**.

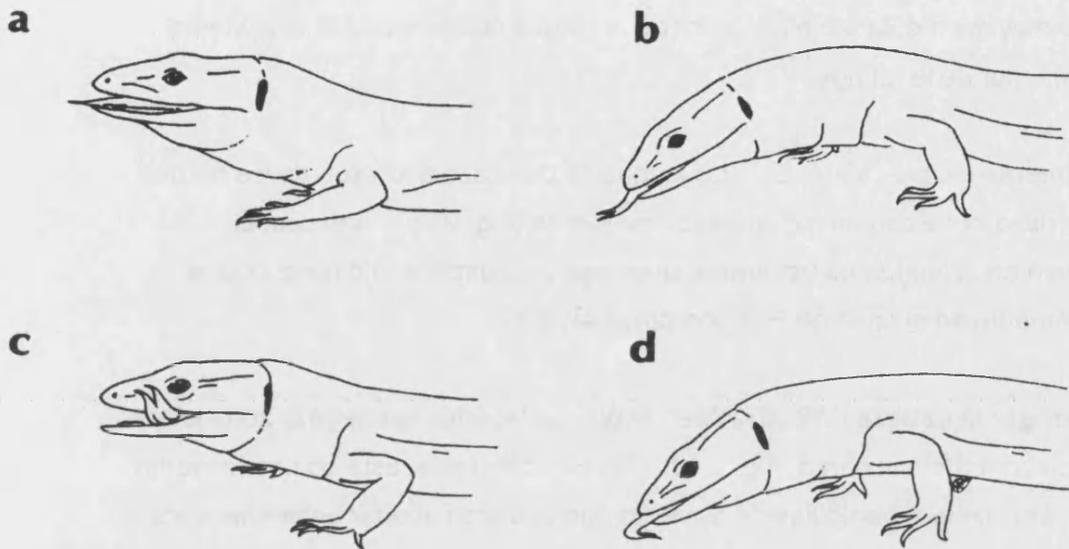


Fig. 2.2. Comportamientos que implican proyección de la lengua: a) extrusión de la lengua, b) lengüetazo, c) relamerse, y d) lamer.

12. Reorientación ("Reposition", R): La lagartija manipula la presa mediante movimientos mandibulares y linguales, de forma que ésta queda alineada con su eje mayor apuntando hacia el interior de la cavidad bucal de la lagartija.

13. Ingestión ("Ingestion", I): La **ingestión** se caracteriza por producir el desplazamiento antero-posteriores de la presa dentro de la boca, por medio de movimientos de la lengua, mandibulares y del aparato hioideo (hiobranquial). En ocasiones se observan rápidos movimientos de la cabeza hacia adelante que facilitan el transporte inercial de la presa a través de la cavidad bucal hacia el esófago (Bramble y Wake, 1985; Smith, 1982 y 1984). **Masticación, reorientación e ingestión** van acompañados de movimientos cíclicos de apertura y cierre de las mandíbulas ("jaw cycles", jc) muy similares.

14. Flexión del cuerpo ("Body-Bend", BB): La lagartija dobla (curva, arquea) lateralmente el cuello y la parte anterior de su cuerpo (Fig. 2.1d). Este comportamiento podría tener la función de facilitar el paso de la comida a través del esófago y su empaquetamiento dentro del estómago.

15. Extensión de la lengua ("Tongue-Extrusion", TE): La lagartija proyecta únicamente las puntas de la lengua fuera de su boca y las retrae rápidamente siendo el desplazamiento vertical de la lengua mínimo (Fig. 2.2a). A veces, se observa entre los ciclos mandibulares (**ingestión**) con la boca parcialmente abierta.

Con este movimiento, la parte posterior de la lengua podría empujar el alimento hacia el interior de la faringe.

16. Relamerse ("Lip-Licking", LL): La lengua se desplaza a lo largo de los bordes externos de la boca con un movimiento envolvente (Fig. 2.2c). A veces, el movimiento de la lengua es tan amplio que llega a alcanzar el ojo (esto ocurre frecuentemente en el caso de *Psamodromus algirus*).

17. Restregar la cabeza ("Mouth-Wipe", MW): La lagartija restriega la zona lateral de la boca contra el substrato (Fig. 2.1e). Presumiblemente, este comportamiento serviría para eliminar partículas de alimento que pudieran quedar adheridas a los bordes de la boca.

18. Lengüetazo ("Tongue-Flick", TF): La lagartija proyecta la lengua fuera de su boca curvándola hacia abajo ("Simple Downward Extension", Gove, 1979) o haciéndola oscilar verticalmente ("Single Oscillation", Gove, 1979). La superficie ventral de la lengua podría tocar brevemente el substrato, una presa potencial u otro objeto (Fig. 2.2b).

19. Hociquear ("Nuzzle", N): Con la cabeza inclinada, el hocico presiona contra el substrato, normalmente acompañado por movimientos alternados de las patas delanteras escarbando el terreno (Fig. 2.1f).

20. Bostezar ("Yawn", Y): La lagartija abre la boca de par en par (completamente) y a continuación la cierra. No se observa protrusión de la lengua, que normalmente permanece junto al suelo de la cavidad bucal.

21. Lamer ("Lick", L): La lagartija saca la lengua y desplaza la superficie dorsal de la misma sobre el substrato o sobre algún objeto (Fig. 2.2d).

2.3.2. Secuencias de comportamiento

Podarcis hispanica es una especie que se adapta bien a la cautividad. La mayoría de las lagartijas atacan y consumen las presas que el investigador introduce en su terrario, a veces a las pocas horas de haber sido capturadas en el campo. Después de un breve periodo de aclimatación, las lagartijas aceptan y

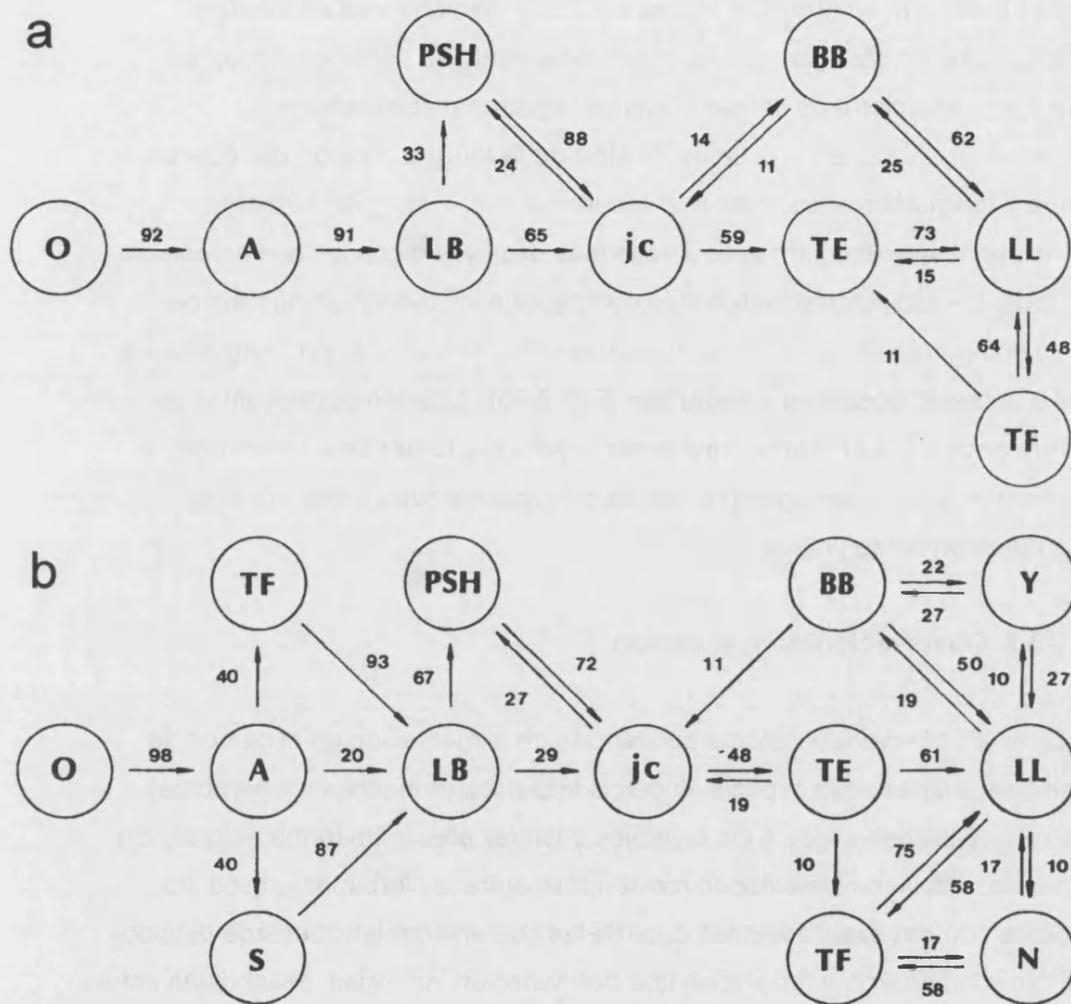


Fig. 2.3. Gráficos cinemáticos que muestran las transiciones entre pautas de comportamiento observadas cuando *Podarcis hispanica* come presas: a) familiares ($n = 45$ secuencias), o b) no familiares ($n = 15$ secuencias). Los números representan la frecuencia en que la transición fue registrada expresada como porcentaje del total; se omiten las transiciones con frecuencias inferiores al 10%.

consumen ávidamente presas ofrecidas por el experimentador con unas pinzas. Ante las presas habituales en la dieta de la lagartija en el laboratorio (larva de *Tenebrio molitor*), la lagartija exhibió secuencias de comportamiento simples y relativamente estereotipadas. En una muestra de 43 observaciones de *P. hispanica* comiendo larvas de *Tenebrio molitor*, las secuencias consistieron en un rápido ataque a la presa con **orientación**, **aproximación** rápida y **mordisco**. A continuación se observaron comportamientos como **sacudir la presa**, **masticar**, **reorientación**, e **ingestión** que permitían a la lagartija someter y consumir la presa. Los movimientos cíclicos de mandíbula son la característica más marcada de los comportamientos que hemos denominado **masticación**, **reorientación**, e

ingestión. Dado que en nuestros videos los ciclos mandibulares no siempre podían asignarse sin ambigüedad a un comportamiento en particular, todos los ciclos de apertura y cierre de la mandíbula se registraron como **ciclos mandibulares** (“*jaw cycles*”, jc). La **extensión de la lengua, flexión del cuerpo, relamidos y lengüetazos** completan la secuencia (Fig. 2.3a). Sin embargo, cuando la lagartija se encontró ante presas más esquivas o con las que no estaba familiarizada, las secuencias fueron más complejas e incluyeron un número de pautas de comportamiento mayor como **pausas** de distinta duración, **lengüetazos** dirigidos a la presa, **bostezos y escarbar** (Fig. 2.3b). Los comportamientos de **empujar la presa, coger, soltar, restregar la presa, y lamer** solo se observaron cuando les ofrecimos a las lagartijas polillas o orugas de cuerpo blando (p. ej., gusanos de seda) como presas.

2.3.3. Observaciones en el campo

En total observamos catorce secuencias de alimentación en el campo de diez lagartijas adultas de la especie *Podarcis hispanica* (6 machos y 4 hembras). Solo en seis ocasiones vimos a los animales capturar presas de forma natural. En cuatro de ellas las lagartijas estaban moviéndose entre la hierba, hojarasca y/o desperdicios con **pausas** frecuentes durante las que emitían **lengüetazos** dirigidos al substrato y localizaron a las presas que permanecían inmóviles, escondidas entre la vegetación o el substrato. Las presas fueron una babosa muerta, una araña, un ejemplar juvenil de *Mantis religiosa* y un grillo (*Gryllus campestris*). La lagartija que se comió la babosa, le dirigió numerosos **lengüetazos** antes de morderla. Además, la **mordió y soltó** varias veces y tardó más de 10 min. en ingerirla. En el caso de las presas restantes, no pudimos observar si se produjeron **lengüetazos** por encontrarse fuera de nuestra vista en el momento de la captura. La lagartija que capturó la mantis corrió con él en la boca y se escondió entre la vegetación. Esta lagartija invirtió mucho tiempo en la manipulación e ingestión de la presa (unos cinco minutos), y la **restregó** varias veces contra el suelo. El comportamiento de las lagartijas durante estos episodios de alimentación se corresponde con una estrategia de búsqueda activa del alimento o forrajeo activo (“*actively foraging*”). La alternancia de periodos de locomoción con pausas de corta duración ha sido descrita en otras especies de lacértidos (Avery *et al.*, 1987). Experimentos de laboratorio han demostrado que la probabilidad de detectar y capturar una presa es mayor durante las pausas que cuando los lagartos están moviéndose, pero es aun

mayor cuando el lagarto está quieto termorregulando (Avery, 1993). Las otras dos lagartijas que observamos alimentándose de forma natural estaban quietas sobre una roca termorregulando y atacaron a las presas cuando estas se acercaron al lugar en el que se encontraba la lagartija, lo que se correspondería con el comportamiento de un cazador al acecho ("*sit-and-wait*"). Las presas fueron una mosca y una ninfa de cucaracha. En estos casos, las lagartijas realizaron una **aproximación** muy rápida, sin **pausas** ni **lengüetazos**.

Respecto a las secuencias en las que el observador proporcionó la presa, es de resaltar que en el campo todas las lagartijas hicieron **lengüetazos** a las larvas de *Tenebrio*, a diferencia de lo que observábamos en el laboratorio. Sin embargo, una lagartija a la que ofrecimos cuatro larvas de *Tenebrio* seguidas solo dirigió **lengüetazos** a la primera larva y a las otras las atacó directamente sin exploración quimiosensorial previa. En general, las lagartijas **sacudieron** las presas de mayor tamaño (babosa, mantis y grillo). En todas las secuencias, las lagartijas se **relamieron** después de ingerir la presa.

Nuestras observaciones de episodios de alimentación en el campo sugieren que las lagartijas son capaces de obtener el alimento por medio de un forrajeo activo, pero también cazan al acecho si se les presenta la ocasión. Serían necesarias más observaciones que aportaran datos sobre el porcentaje que supone cada una de las estrategias en el número total de capturas que hace un animal. En cualquier caso, es posible que las lagartijas modifiquen su estrategia de búsqueda de alimento en función de distintas variables ecológicas, como abundancia de determinadas presas o depredadores, temperatura ambiente, condiciones atmosféricas, etc. (Díaz y Carrascal, 1993), o del estado del propio animal (e.g., Martín y Avery, 1997).

2.3.4. Consideraciones funcionales

Con el fin de investigar y discutir las posibles funciones de las pautas de comportamiento que hemos descrito en el etograma las hemos agrupado en cuatro categorías funcionales: ataque a la presa, manipulación de la presa, aseo y forrajeo. Aunque el forrajeo en la naturaleza precede a los comportamientos de las otras categorías, aquí las hemos listado en el orden en el que las observamos en el laboratorio.

2.3.4.1. Ataque a la presa

Las pautas de comportamiento relacionadas con el ataque a la presa fueron diferentes dependiendo del tipo de presa. El ataque sobre una "presa familiar" (larva de *Tenebrio molitor*) fue muy rápido, con una latencia media (\pm SE) al **mordisco** de 4.26 ± 0.44 s (N=43). En el caso de presas no habituales en la dieta del animal (ej. gusanos de seda) la **aproximación** fue más lenta e interrumpida por **pausas** que a veces incluían **ladeos de cabeza**. La latencia media (\pm SE) al **mordisco** en el caso de estas presas (no habituales) fue de 8.20 ± 2.80 s (N=15). Solo uno de los artrópodos que utilizamos como presa fue rechazado por las lagartijas: la chinche de la malva (*Pyrrhocoris apterus*). Cuando introducíamos por primera vez una de estas chinches en el terrario de una lagartija, esta la **mordía** y la **soltaba** rápidamente, y generalmente se **relamía** y **restregaba la cabeza** por el sustrato varias veces. Solo una lagartija llegó a ingerir una chinche y la vomitó unas horas más tarde. En posteriores encuentros con esta presa, algunas lagartijas se **aproximaron** y le dirigieron numerosos **lengüetazos**, otras se quedaron quietas e incluso algunas se alejaron de la chinche e intentaron trepar por las paredes del terrario, pero ninguna de las lagartijas atacó una chinche después del contacto inicial. Estas observaciones indican que inicialmente las lagartijas rechazan esta especie de chinche probablemente en base a su sabor, pero tras ese primer contacto las lagartijas aprenden a rechazar la chinche utilizando otro tipo de información sensorial (vomeroolfato y/o vista) adquirida durante el primer encuentro. Otros investigadores han observado este tipo de aprendizaje de evitación ante insectos de sabor desagradable en dos especies de lagartos *Anolis carolinensis* (Sexton *et al.*, 1966) y *Ameiva ameiva* (Boyden, 1976). En estos lagartos, la evitación al parecer se basa en la apariencia visual de estos insectos.

Otros comportamientos que precedieron al **mordisco** fueron el **empujar la presa** y los **lengüetazos**. El comportamiento de **empujar la presa** fue muy poco frecuente y solo lo observamos ante presas inmóviles. Este comportamiento (de **empujar**) podría servir para estimular el movimiento de la presa pero, además, podría ser un medio de obtener información quimiosensorial de la misma. En ocasiones, la lagartija realizó **lengüetazos** dirigidos a la presa antes de **morderla**. Estos **lengüetazos** solo se observaron cuando la lagartija se enfrentaba a presas inmóviles o nuevas y ante presas aversivas. Si una presa desaparecía de la vista del animal (e.g., se escondía entre el sustrato) la lagartija realizaba **lengüetazos** dirigidos a la zona del sustrato en la que la presa había desaparecido. La función

generalmente atribuida al **lengüetazo** es la de recoger partículas olorosas presentes en el ambiente y transportarlas hasta el órgano vomeronasal situado en el techo de la cavidad bucal (Graves y Halpern, 1989, 1990; Halpern y Kubie, 1980; Oelofsen y van den Heever, 1979; Young, 1990), y ha sido ampliamente utilizado como un índice observable de investigación quimiosensorial en lagartos y serpientes (e.g., Burghardt, 1970; Font, 1996). La baja frecuencia de **lengüetazos** que las lagartijas dirigieron a las presas sugiere que en esta especie es posible un reconocimiento de la presa por medio de estímulos visuales sin investigación quimiosensorial previa de la misma.

Estímulos implicados en el ataque depredador

La importancia relativa de las diferentes modalidades sensoriales para desencadenar el ataque a la presa ha sido objeto de numerosos estudios en reptiles (para revisión ver Burghardt, 1970). La mayoría de estos estudios se han llevado a cabo con serpientes, que utilizan dos modos de depredación bien diferenciados. Las serpientes de la familia Colubridae (se han estudiado fundamentalmente especies pertenecientes a los géneros *Thamnophis* y *Nerodia*) utilizan estímulos químicos para localizar, identificar, rastrear y atacar a la presa (Burghardt, 1970, 1990), aunque los estímulos visuales tienen un papel importante en la orientación y en algunos casos podrían ser suficientes para desencadenar el ataque depredador (Drummond, 1985). Estudios recientes con otro colubrido, *Boiga irregularis*, sugieren que en esta especie los estímulos químicos y visuales de la presa pueden actuar en sinergia y que su importancia relativa depende del contexto (Chiszar, 1990; Shivik y Clark, 1997; Shivik, 1998). Por otra parte, las serpientes de cascabel (familia Viperidae) utilizan estímulos visuales y térmicos (radiación en el infrarrojo) para localizar, identificar y atacar a sus presas. Después de producirse el ataque, estas serpientes liberan a la presa a la que han inculado una dosis mortal de veneno y a continuación utilizan estímulos químicos para seguir el rastro dejado por la presa envenenada y relocalizarla (Chiszar *et al.*, 1983).

En lagartos, el papel relativo de los estímulos químicos y visuales es más variable. En los últimos años se han llevado a cabo numerosos estudios acerca de la capacidad para discriminar los olores de presa de otros olores en representantes de muchas familias de lagartos, incluyendo lacértidos (Cooper, 1990a, b, 1991, revisado en Cooper, 1994a, b). Sin embargo, pocos trabajos han analizado la

Tabla 2.1. Número de lengüetazos realizados por machos de *Podarcis hispanica* antes del ataque y dirigidos a presas familiares y no familiares. Solo se incluyen aquellas secuencias en que la lagartija acabó ingiriendo la presa. A cada lagartija se le presentaron dos presas de cada tipo (al azar).

Tipo de Presa	Ejemplar #									
	91	103	105	108	115	116	117	118	124	126
Familiar	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Nueva	0,0	0,2	4,3	2,0	6,3	0,1	0,3	1,6	2,0	2,1

respuesta de los lagartos a distintas combinaciones de estímulos químicos y visuales de la presa. Burghardt (1964) demostró la importancia de los estímulos visuales (tamaño y movimiento de la presa) para desencadenar el ataque depredador en lagartos de las especies *Anolis carolinensis* y *Eumeces fasciatus*. Más recientemente, Nicoletto (1985a, b) demostró que los estímulos visuales eran suficientes para iniciar y completar el ataque depredador en el escíncido, *Scincella lateralis*. Este autor propuso que los estímulos químicos podrían ser necesarios para buscar o relocalizar presas que se han escapado y para distinguir presas potenciales de objetos inanimados (Nicoletto, 1985a, b). Nuestras observaciones de la alimentación en *Podarcis hispanica* sugieren que los estímulos químicos podrían ser suficientes para desencadenar algunos pero no todos los ataques a la presa.

La mayoría de estudios sobre los estímulos que controlan la depredación en los reptiles no han considerado la importancia de la experiencia previa del animal. Burghardt y Pruitt (1975), trabajando con serpientes recién nacidas, demostraron que la experiencia previa con la presa es un factor importante en relación con los estímulos sensoriales implicados en el reconocimiento de la presa. En *Podarcis hispanica*, las presas nuevas provocaron significativamente más lengüetazos que las presas con las que el animal estaba familiarizado (Tabla 2.1; test de Wilcoxon, dos colas: $T = 0$, $N = 9$, $P = 0.005$). Puesto que en *Podarcis hispanica* los ataques a presas familiares nunca fueron precedidos de investigación quimiosensorial, podemos especular que la experiencia con un tipo de presa facilita el uso de modalidades sensoriales alternativas, probablemente la visión, en el reconocimiento de esa presa.

Tabla 2.2. Frecuencia de ataques dirigidos a la parte anterior (A), media (M), y posterior (P) de la presa (gusanos de la harina) y dirección de la ingestión en 10 lagartijas. Se calculó la significación de las desviaciones respecto a las frecuencias esperadas por medio de un test de bondad de ajuste, asumiendo que la localización del ataque y la dirección de la ingestión son al azar. Los lagartos se testaron más de una vez. Puesto que esto hace que las observaciones no sean independientes, las probabilidades se calcularon con todos los datos y tomando un solo dato por lagarto. Aunque los resultados fueron similares en ambos casos, el exceso de ingestiones por la parte anterior no fue significativo cuando consideramos sólo un dato por lagarto.

	Sitio del ataque			P^*	Dirección de la ingestión		P^{**}
	Anterior	Medio	Posterior		Anterior	Posterior	
Todos los datos	31	26	24	> 0.5	49	19	< 0.001
Primer test	2	5	3	> 0.5	7	3	> 0.3

* test de la G utilizando la corrección de Williams.

Orientación del ataque depredador

Las lagartijas atacaron con la misma frecuencia la parte anterior, media o posterior de la larva de *Tenebrio* (gusano de la harina), sin embargo, la mayoría de las larvas se ingirieron por la parte anterior (Tabla 2.2). La preferencia por ingerir las presas por la zona anterior se ha descrito en varias especies de lagartos y podría ser resultado de una constricción puramente mecánica (Avery y Mynott, 1990; Cooper, 1981a, b; de Queiroz y de Queiroz, 1987; Pough y Andrews, 1985). Por otra parte, la ausencia de una preferencia respecto a la posición del ataque en *Podarcis hispanica* discrepa con los resultados de Cooper (1981a, b) que demostró que lagartos de la especie *Eumeces laticeps* dirigían el ataque preferentemente a la cabeza de ratones o larvas del escarabajo *Popilius disjunctus*. Esta discrepancia con nuestros resultados podría deberse a la falta de indicadores direccionales claros (como marcada coloración de la cabeza) en el caso del gusano de la harina.

2.3.4.2. Manipulación e ingestión de la presa

La manipulación de la presa incluye todos los comportamientos que intervienen en la preparación y consumo de la misma. El tiempo y energía que un depredador invierte en la manipulación de la presa es un parámetro importante en muchos estudios de ecología de la alimentación. Algunos estudios sobre los costes energéticos de someter e ingerir distintas presas proporcionan descripciones parciales de los comportamientos implicados en la manipulación de la presa para

varias especies de lagartos (Avery y Mynott, 1990; Pough y Andrews, 1985; Preest, 1991). Estas descripciones coinciden, en general, con nuestras observaciones de la manipulación de la presa en las lagartijas.

Durante la preparación de la presa, el lagarto manipula y modifica la presa para facilitar su ingestión; esa es la función implícita de los comportamientos que hemos denominado **agitar la presa, restregar la presa, masticar y reorientar**. El comportamiento de **agitar la presa** ha sido descrito para muchos lagartos; su función podría ser matar o aturdir a la presa y puede producir el despiece o desmembramiento de partes de la misma (Auffenberg, 1978; Avery y Mynott, 1990; Dauth, 1986; Greenberg, 1977). Dauth (1986) propuso cuatro factores que podrían ser importantes para desencadenar y modificar este comportamiento. Estos factores son el tamaño, movimiento y apéndices de la presa, y el contacto de la presa con el hocico del lagarto. En nuestras observaciones, las lagartijas agitaron con mayor frecuencia los gusanos grandes (de más de 2 cm de longitud) que los pequeños (test exacto de Fisher, $P < 0.05$) (Tabla 2.3). A veces las sacudidas a la presa fueron tan violentas que esta salió despedida y la lagartija tuvo que recapturarla.

La **masticación, reorientación e ingestión** se caracterizan por movimientos mandibulares rítmicos. Análisis recientes sobre la morfología funcional de la alimentación han revelado que los movimientos mandibulares cíclicos que se observan en este estado de la alimentación son de dos tipos. Durante los ciclos masticatorios, la presa es aplastada debido a la presión que ejercen sobre ella las mandíbulas. Por otra parte, los ciclos de transporte tienen el efecto de mover la presa hacia el estómago. Es posible distinguir entre ambos tipos en base a los movimientos regulares de la lengua y el aparato hioideo que se observan durante el transporte, pero no durante los ciclos masticatorios (Kraclau, 1991; Smith, 1984; Schwenk y Throckmorton, 1989). Sin embargo, los ciclos masticatorios y de transporte podrían representar "extremos de un continuo, más que actividades totalmente distintas" (So *et al.*, 1992; p. 59), y su distinción a través de la mera observación directa es muy problemática.

Otras pautas de comportamiento relacionadas con la deglución de la presa son la **extensión de la lengua y la flexión del cuerpo**. Algunos autores han sugerido que los ciclos de protrusión y retracción de la lengua que se producen tras la ingestión podrían facilitar la deglución por la acción de empuje de los procesos posteriores de la lengua sobre el alimento (McDowell, 1972). Aunque esta acción se ha descrito como "relamerse" (Smith, 1984), en nuestro etograma se

Tabla 2.3. Comparación del número de veces que las lagartijas agitaron larvas de *Tenebrio* de diferentes tamaños. Los datos incluyen observaciones múltiples episodios depredadores de cada individuo.

Ejemplar #	Sexo	LCC (mm)	Tamaño de la presa (mm)	
			15 - 20	21 - 26
83	h	45	2,2,2	18
84	h	51	0,0	0,0
91	m	57	0	0,0,0,0
92	m	55	0,0,0	0,0,1,1
103	m	57	0,0,0,1	0,2
105	m	54	0,1	8,2,9
107	m	47	0,0	2,3
108	m	51	0	0,0,1,7
109	f	51	0,0	0,5,11
114	f	45	1,4	1,2,8,6

* LCC = Longitud Cabeza-Cloaca

correspondería con la pauta de comportamiento que hemos denominado **extensión de la lengua**. Por otra parte, la **flexión del cuerpo** podría facilitar el paso de la comida a través del esófago y su empaquetado en el estómago (Smith, 1984). Nuestros resultados parecen apoyar esta hipótesis ya que el número de **flexiones** fue mayor cuando la lagartija estaba tragando una segunda presa ofrecida inmediatamente después de ingerir la primera (test de Wilcoxon, dos colas: $T = 0$, $N = 9$, $P = 0.005$).

2.3.4.3. Aseo

De los comportamientos que se observan tras la ingestión de la presa, el **relamerse** y **restregar la cabeza** por el substrato se ha considerado tradicionalmente que están relacionados con el aseo. Una posible función del **relamido** es eliminar restos de alimento que puedan haberse adherido al hocico del lagarto durante la manipulación de la presa. El **restregar la cabeza** puede servir para eliminar partículas de comida de los lados de la boca. Los **relamidos** ocurren en episodios ("*bouts*") ($x = 4.3$ episodios por secuencia de alimentación, $SE = 2.13$, la media de relamidos por cada episodio fue de 5.5 relamidos, $SE = 0.5$, $N = 45$ secuencias), a menudo entremezclados con **lengüetazos**.

Aunque normalmente los **relamidos** se observan después de la ingestión de una presa (de comer), en *Podarcis hispanica* los hemos observados en otros contextos como durante o después de explorar un ambiente nuevo, tras soltar o perder una presa previamente capturada, y después del mordisco en la cola, un comportamiento que forma parte del cortejo en esta especie (Font *et al.*, 1996); Gómez *et al.*, 1993). Dado que éstas son situaciones que probablemente lleman el órgano vomeronasal de sustancias químicas, nosotros sugerimos que el **relamido** podría estar relacionado funcionalmente con la quimiorrecepción, y más concretamente con el vaciado del contenido del órgano vomeronasal. En los lagartos y serpientes (reptiles escamosos) el órgano vomeronasal es una estructura par, con forma de saco, situada en el techo de la cavidad bucal con la que comunica mediante un estrecho conducto vomeronasal. La estructura del órgano vomeronasal sugiere que los animales deben de poseer mecanismos activos para facilitar tanto el acceso como la salida de las sustancias químicas que estimulan dicho órgano. Aunque se han realizado numerosos estudios sobre los mecanismos de estimulación del órgano vomeronasal (Graves y Halpern, 1989; Oelofsen y van den Heever, 1979; Young, 1990), no hay ningún trabajo que investigue los mecanismos de vaciado de dicho órgano en los lagartos. En el caso de las serpientes de cascabel, Graves y Duvall (1985) han propuesto que los bostezos ("*mouth gaping*") que se observan después de la ingestión de una presa podrían servir para eliminar sustancias del interior del órgano vomeronasal. Nosotros hemos observado un comportamiento similar en *P. hispanica* que hemos denominado **bostezo**. Este comportamiento podría contribuir al vaciado del órgano vomeronasal en nuestras lagartijas, pero es muy poco frecuente, lo que hace poco probable que sea el principal mecanismo de vaciado. En el caso de *P. hispanica*, el **relamido** parece, al menos contextualmente, un buen candidato para evacuar fluido del interior del órgano vomeronasal.

2.3.4.4. Forrajeo

Habitualmente después de la ingestión de la presa las lagartijas dirigen varios **lengüetazos** al área que previamente ocupaba la presa. A continuación muchas lagartijas recorren el terrario, parando con frecuencia y haciendo **lengüetazos** dirigidos al substrato, a veces acompañados de **hociqueos**. Mercolli y Yanosky (1989) han descrito que en los lagartos de la especie *Tupinambis teguixin* es frecuente que la deglución del alimento vaya seguida de

un episodio de **lengüetazos**. Nosotros interpretamos esta elevada frecuencia de **lengüetazos** acompañada de locomoción que ocurre tras la ingestión de una presa, como un forrajeo análogo a la búsqueda quimiosensorial inducida por el ataque descrita por Cooper (1989, 1991). Este autor demostró que varias especies de lagartos (incluyendo *Podarcis hispanica*) muestran una elevada frecuencia de **lengüetazos** y comportamientos de búsqueda después de que el investigador retire experimentalmente una presa de sus bocas. Este comportamiento se ha interpretado como un intento por parte del lagarto de relocalizar la presa que ha escapado (Cooper, 1989, 1991), de forma similar a la búsqueda quimiosensorial ("*strike-induced chemosensory searching*") que realizan las serpientes venenosas para relocalizar la presa una vez envenenada (Chiszar *et al.*, 1983), y como un comportamiento encaminado a localizar otras presas similares en los alrededores que podría ser muy útil en el caso de presas que viven agrupadas (Cooper, 1991). Nuestras observaciones de la alimentación en *P. hispanica* sugieren que los **lengüetazos** y los movimientos de búsqueda son parte del repertorio normal de alimentación y pueden servir al animal para descubrir nuevas presas tras ingerir, o contactar, una presa.

La influencia de un episodio de alimentación sobre las actividades de búsqueda subsiguientes no ha sido considerada en estudios previos sobre la alimentación en lagartos. Lindquist y Bachmann (1982) postularon que, en salamandras, la presencia de comportamientos de búsqueda después de comer podría relacionarse con la estrategia de forrajeo. Ellos propusieron que el hecho de que la salamandra tigre, *Ambystoma tigrinum*, no incrementara significativamente la exploración después de comer estaba relacionado con la estrategia pasiva de forrajeo de esta especie. De forma análoga, la elevada frecuencia de **lengüetazos** y la locomoción observados después de comer en *Podarcis hispanica* apoyarían la idea de que esta especie utiliza una estrategia de forrajeo activo (Mellado *et al.*, 1975). Sin embargo, sería necesario demostrar que la relación entre el comportamiento observado después de comer y la estrategia de forrajeo propuesta para las salamandras es también extrapolable al caso de los lagartos.

Referencias

- Anderson, R.A. (1993). An analysis of foraging in the lizard, *Cnemidophorus tigris*. En J.W. Wright & L.J. Vitt (Eds.), *Biology of Whiptail Lizards (Genus Cnemidophorus)* (pp. 83-116). Oklahoma: Oklahoma Museum of Natural History.
- Anderson, R.A., & Karasov, W.H. (1981). Contrasts in energy intake and expenditure in sit-and-wait and widely foraging lizards. *Oecologia*, **49**, 67-72.
- Auffenberg, W. (1978). Social and feeding behavior in *Varanus Komodoensis*. En N. Greenberg & P.D. MacLean (Eds.), *Behavior and Neurology of Lizards* (pp. 301-331). Rockville, Maryland: National Institute of Mental Health.
- Avery, R.A. (1993). Experimental analysis of lizard pause-travel movement: Pauses increase probability of prey capture. *Amphibia-Reptilia*, **14**, 423-427.
- Avery, R.A., & Mynott, A. (1990). The effects of temperature on prey handling time in the common lizard, *Lacerta vivipara*. *Amphibia-Reptilia*, **11**, 111-122.
- Avery, R.A., Mueller, C.F., Smith, J.A., & Bond, D.J. (1987). The movement patterns of lacertid lizards: Speed, gait and pauses in *Lacerta vivipara*. *Journal of Zoology, London*, **211**, 47-63.
- Boyden, T.C. (1976). Butterfly palatability and mimicry: Experiments with *Ameiva* lizards. *Evolution*, **30**, 73-81.
- Bramble, D.M., & Wake, D.B. (1985). Feeding mechanisms of lower tetrapods. En M. Hildebrand, D.M. Bramble, K.F. Liem & D.B. Wake (Eds.), *Functional Vertebrate Morphology* (pp. 230-261). Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.
- Burghardt, G.M. (1964). Effects of prey size and movement on the feeding behavior of the lizards *Anolis carolinensis* and *Eumeces fasciatus*. *Copeia*, **3**, 576-578.
- Burghardt, G.M. (1970). Chemical perception in reptiles. En J.W. Johnston, Jr., D.G. Moulton & A. Turk (Eds.), *Communication by Chemical Signals* (pp. 241-308). New York: Appleton-Century-Crofts.
- Burghardt, G.M. (1990). Chemically mediated predation in vertebrates: Diversity, ontogeny, and information. En D. McDonald, D. Müller-Schwarze & S. Natynczuk (Eds.), *Chemical Signals in Vertebrates, vol. 5* (pp. 475-499). Oxford: Oxford University Press.
- Burghardt, G.M. & Pruitt, C.H. (1975). Role of the tongue and senses in feeding off naive and experienced garter snakes. *Physiology & Behavior*, **14**, 185-194.
- Chiszar, D. (1990). The behavior of the brown tree snake: A study in applied comparative psychology. En D.A. Dewsbury (Ed.), *Contemporary Issues in Comparative Psychology* (pp. 101-123). Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates.
- Chiszar, D., Radcliffe, C.W., Scudder, K.M., & Duvall, D. (1983). Strike-induced chemosensory searching by rattlesnakes: The role of envenomation-related chemical cues in the post-strike environment. En D. Müller-Schwarze & R.M. Silverstein (Eds.), *Chemical Signals in Vertebrates, vol. 3* (pp. 1-24). New York: Plenum Press.
- Cooper, W.E., Jr. (1981a). Head-first swallowing of large prey by a scincid lizard, *Eumeces laticeps*. *Journal of Herpetology*, **15**, 371-373.

- Cooper, W.E., Jr. (1981b). Visual guidance of predatory attack by a scincid lizard, *Eumeces laticeps*. *Animal Behaviour*, **29**, 1127-1136.
- Cooper, W.E., Jr. (1989). Strike-induced chemosensory searching occurs in lizards. *Journal of Chemical Ecology*, **15**, 1311-1320.
- Cooper, W.E., Jr. (1990a). Prey odour discrimination by lizards and snakes. En D.W. MacDonald, D. Müller-Schwarze & S.E. Natynczuk (Eds.), *Chemical Signals in Vertebrates*, vol. 5 (pp. 533-538). Oxford: Oxford University Press.
- Cooper, W.E., Jr. (1990b). Prey odor detection by teiid and lacertid lizards and the relationship of prey odor detection to foraging mode in lizard families. *Copeia*, **1990**, 237-242.
- Cooper, W.E., Jr. (1991). Responses to prey chemicals by a lacertid lizard, *Podarcis muralis*: Prey chemical discrimination and poststrike elevation in tongue-flick rate. *Journal of Chemical Ecology*, **17**, 849-863.
- Cooper, W.E., Jr. (1994a). Chemical discrimination by tongue-flicking in lizards: A review with hypotheses on its origin and its ecological and phylogenetic relationships. *Journal of Chemical Ecology*, **20**, 439-487.
- Cooper, W.E., Jr. (1994b). Prey chemical discrimination, foraging mode, and phylogeny. En L.J. Vitt & E.R. Pianka (Eds.), *Lizard Ecology: Historical and Experimental Perspectives* (pp. 95-116). Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Curio, E. (1970). Die Selektion dreier Raupenformen eines Schwärmers (Lepidopt., Sphingidae) durch einen Anolis (Rept., Iguanidae). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **27**, 899-914.
- Dauth, J. (1986). On preyshaking ("death-shaking") in Lacertidae. En Z. Rocek (Ed.), *Studies in Herpetology* (pp. 593-596). Prague: Charles Univ.
- de Queiroz, A., & de Queiroz, K. (1987). Prey handling behavior of *Eumeces gilberti* with comments on headfirst ingestion in Squamates. *Journal of Herpetology*, **21**, 57-63.
- Diaz, J.A., & Carrascal, L.M. (1993). Variation in the effect of profitability on prey size selection by the lacertid lizard *Psammotromus algirus*. *Oecologia*, **94**, 23-29.
- Distel, H., & Veazey, J. (1982). The behavioral inventory of the green iguana, *Iguana iguana*. En G.M. Burghardt & A.S. Rand (Eds.), *Iguanas of the World: Their Behavior, Ecology, and Conservation* (pp. 252-270). Park Ridge: Noyes Publications.
- Drummond, H.M. (1985). The role of vision in predatory behaviour of natricine snakes. *Animal Behaviour*, **33**, 206-215.
- Feder, M.E., & Lauder, G.V. (1986). *Predator-Prey Relationships: Perspectives and Approaches from the Study of Lower Vertebrates*. Chicago: The University of Chicago Press.
- Font, E. (1996). Los sentidos químicos de los reptiles: Un enfoque etológico. En F. Colmenares (Ed.), *Etología, Psicología Comparada y Comportamiento Animal* (pp. 197-259). Madrid: Editorial Síntesis.
- Font, E., Colmenares, F., & Guillén-Salazar, F. (1998). El lugar de la etología en las ciencias del comportamiento: Un debate inacabado. *Revista de Psicología General y Aplicada*, **51**, 55-83.

- Font, E., Desfilis, E., & Gómez, A. (1996). *Prácticas de Biología del Comportamiento*. Valencia.
- Gómez, A., Font, E., & Desfilis, E. (1993). Chemoreception in the Lacertidae: Exploration and conspecific discrimination in the Spanish wall lizard, *Podarcis hispanica*. In E.D. Valakos, W. Böme, V. Pérez-Mellado & P. Maragou (Eds.), *Lacertids of the Mediterranean Basin* (pp. 213-230). Athens: Hellenic Zoological Society.
- Gove, D. (1979). A comparative study of snake and lizard tongue-flicking, with an evolutionary hypothesis. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **51**, 58-76.
- Graves, B.M., & Duvall, D. (1985). Mouth gaping and head shaking by prairie rattlesnakes are associated with vomeronasal organ olfaction. *Copeia*, **1985**, 496-497.
- Graves, B.M., & Halpern, M. (1989). Chemical access to the vomeronasal organs of the lizard *Chalcides ocellatus*. *Journal of Experimental Zoology*, **249**, 150-157.
- Graves, B.M., & Halpern, M. (1990). Roles of vomeronasal organ chemoreception in tongue flicking, exploratory and feeding behaviour of the lizard, *Chalcides ocellatus*. *Animal Behaviour*, **39**, 692-698.
- Greenberg, N. (1977). An ethogram of the blue spiny lizard, *Sceloporus cyanogenys*: (Reptilia, Lacertilia, Iguanidae). *Journal of Herpetology*, **11**, 177-195.
- Halpern, M., & Kubie, J.L. (1980). Chemical access to the vomeronasal organs of garter snakes. *Physiology & Behavior*, **24**, 367-371.
- Huey, R.B., & Pianka, E.R. (1981). Ecological consequences of foraging mode. *Ecology*, **62**, 991-999.
- Huey, R.B., Bennett, A.F., John-Alder, H., & Nagy, K.A. (1984). Locomotor capacity and foraging behaviour of Kalahari lacertid lizards. *Animal Behaviour*, **32**, 41-50.
- Kraklau, D.M. (1991). Kinematics of prey capture and chewing in the lizard *Agama aggama* (Squamata, Agamidae). *Journal of Morphology*, **210**, 195-212.
- Lehner, P.N. (1996). *Handbook of Ethological Methods*, 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press.
- Lindquist, S.B., & Bachmann, M.D. (1982). The role of visual and olfactory cues in the prey catching behavior of the tiger salamander, *Ambystoma tigrinum*. *Copeia*, **1982**, 81-90.
- Martín, J., & Avery, R.A. (1997). Tail loss affects prey capture 'decisions' in the lizard *Psammotrogon algirus*. *Journal of Herpetology*, **31**, 292-295.
- Martin, P., & Bateson, P. (1993). *Measuring Behaviour*, 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press.
- McDowell, S.B. (1972). The evolution of the tongue of snakes, and its bearing on snake origins. In T. Dobzhansky, M.I.K. Hecht & W.C. Steere (Eds.), *Evolutionary Biology*, vol. 6 (pp. 191-273). New York: Appleton-Century-Crofts.
- McLaughlin, R.L. (1989). Search modes of birds and lizards: Evidence for alternative movement patterns. *American Naturalist*, **133**, 654-670.
- Mellado, J., Amores, F., Parreño, F.F., & Hiraldo F. (1975). The structure of a Mediterranean lizard community. *Doñana, Acta Vertebrata*, **2**, 145-160.

- Mercolli, C., & Yanosky, A.A. (1989). Repertoire des comportements du Teju (*Tupinambis teguixin*). Sauria: Teiidae. *Revue fr. Aquariol.*, **16**, 123-130.
- Moermond, T.C. (1981). Prey-attack behavior of *Anolis* lizards. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **56**, 128-136.
- Molina-Borja, M. (1981). Etograma del lagarto de Tenerife, *Gallotia galloti galloti* (Sauria-Lacertidae). *Doñana, Acta Vertebrata*, **8**, 43-78.
- Nicoletto, P.F. (1985a). The relative roles of vision and olfaction in prey detection by the ground skink, *Scincella lateralis*. *Journal of Herpetology*, **19**, 411-415.
- Nicoletto, P.F. (1985b). The role of vision and the chemical senses in predatory behavior of the skink, *Scincella lateralis*. *Journal of Herpetology*, **19**, 487-491.
- Oelofsen, B.W., & van den Heever, J.A. (1979). Role of the tongue during olfaction in varanids and snakes. *South African Journal of Science*, **75**, 365-366.
- Perry, G., Lampl, I., Lerner, A., Rothenstein, D., Shani, E., Sivan, N., & Werner, Y.L. (1990). Foraging mode in lacertid lizards: Variation and correlates. *Amphibia-Reptilia*, **11**, 373-384.
- Pietruszka, R.D. (1986). Search tactics of desert lizards: How polarized are they? *Animal Behaviour*, **34**, 1742-1758.
- Pough, F.H., & Andrews, R.M. (1985). Energy costs of subduing and swallowing prey for a lizard. *Ecology*, **66**, 1525-1533.
- Preest, M.R. (1991). Energetic costs of prey ingestion in a scincid lizard, *Scincella lateralis*. *Journal of Comparative Physiology B*, **161**, 327-332.
- Schwenk, K., & Throckmorton, G.S. (1989). Functional and evolutionary morphology of lingual feeding in squamate reptiles: Phylogenetics and kinematics. *Journal of Zoology, London*, **219**, 153-175.
- Sexton, O.J., Hoger, C., & Ortleb, E. (1966). *Anolis carolinensis*: Effects of feeding on reaction to aposematic prey. *Science*, **153**, 1140.
- Shivik, J.A. (1998). Brown tree snake response to visual and olfactory cues. *Journal of Wildlife Management*, **62**, 105-111.
- Shivik, J.A., & Clark, L. (1997). Carrion seeking in brown tree snakes: Importance of olfactory and visual cues. *The Journal of Experimental Zoology*, **279**, 549-553.
- Siegel, R., & Castellan, N.J., Jr. (1988). *Nonparametric Statistics for the Behavioral Sciences*, 2nd ed. New York: McGraw-Hill.
- Smith, K.K. (1982). An electromyographic study of the function of the jaw adducting muscles in *Varanus exanthematicus* (Varanidae). *Journal of Morphology*, **173**, 137-158.
- Smith, K.K. (1984). The use of the tongue and hyoid apparatus during feeding in lizards (*Ctenosaura similis* and *Tupinambis nigropunctatus*). *Journal of Zoology, London*, **202**, 115-143.
- So, K.-K. J., Wainwright, P.C., & Bennett, A.F. (1992). Kinematics of prey processing in *Chamaeleo jacksonii*: Conservation of function with morphological specialization. *Journal of Zoology, London*, **226**, 47-64.

- Tinbergen, N. (1963). On aims and methods of ethology. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **20**, 410-433.
- Torr, G.A., & Shine, R. (1994). An ethogram for the small scincid lizard *Lampropholis guichenoti*. *Amphibia-Reptilia*, **15**, 21-34.
- Unwin, D.M., & Martin, P. (1987). Recording behaviour using a portable microcomputer. *Behaviour*, **101**, 87-100.
- Urbani, J.-M., & Bels, V.L. (1995). Feeding behaviour in two scleroglossan lizards: *Lacerta viridis* (Lacertidae) and *Zonosaurus laticaudatus* (Cordylidae). *Journal of Zoology, London*, **236**, 265-290.
- Young, B.A. (1990). Is there a direct link between the ophidian tongue and Jacobson's organ? *Amphibia-Reptilia*, **11**, 263-276.

3. INFLUENCIA DEL TIPO DE PRESA Y DE LA EXPERIENCIA EN EL COMPORTAMIENTO DE PREDADOR DE *Podarcis hispanica*.

3.1. Introducción

La obtención del alimento es uno de los principales problemas que debe resolver un animal. Para un depredador, alimentarse supone poner en marcha una serie de comportamientos encaminados a la búsqueda, localización, captura, manipulación y, finalmente, ingestión de la presa. Las primeras decisiones que debe afrontar un animal a este respecto son qué comer, cómo reconocer el alimento y dónde encontrarlo. Cuando eventualmente el depredador se enfrenta a una presa potencial otros problemas adquieren relevancia, porque las posibles presas suelen presentar estrategias antidepredadoras para evitar ser comidas. Esto ha llevado en muchos casos a una auténtica “carrera de armamentos” en la que el depredador ha desarrollado mecanismos cada vez más sofisticados para capturar a sus presas de forma eficiente y estas a su vez medios cada vez más complejos para evitar ser capturadas (Dawkins y Krebs, 1979). Los mecanismos antidepredadores son muy diversos y han sido revisados por varios autores (Curio, 1976; Edmunds, 1974; Endler, 1986, 1991). Una presa puede optar por quedarse quieta para evitar ser detectada por un depredador sensible al movimiento, realizar un rápido movimiento de huida para evitar ser capturada una vez descubierta, autotomizar partes de su cuerpo para huir, acumular sustancias químicas tóxicas o de sabor desagradable para evitar ser ingerida una vez capturada, etc. En este contexto de las relaciones tremendamente complejas entre depredadores y presas es de indudable valor para el depredador ajustar su comportamiento de ataque o captura de la presa en función del tipo de presa y evitar por tanto los mecanismos antidepredadores propios de esa presa.

La posibilidad de que los lagartos varíen su comportamiento depredador en función del tipo de presa apenas ha sido explorada en estudios previos sobre la alimentación en lagartos. Moermond (1981) estudió el comportamiento de ataque a la presa en varias especies de lagartos del género *Anolis* y observó cuatro pautas de comportamiento de ataque distintas que eran utilizadas con distinta frecuencia dependiendo de la especie de *Anolis* y del contexto. En la discusión de sus resultados, el autor proponía que sería de esperar alguna correspondencia entre el tipo de presa con el que el lagarto se enfrenta y el método de ataque empleado. Para que un ajuste de la estrategia de ataque en función del tipo de presa sea posible, se

requiere que el animal sea capaz de reconocer distintos tipos de presa. Experimentos de laboratorio han demostrado la capacidad de muchos lagartos para discriminar diferencias en el color, tamaño, forma y movimiento de las presas, y elegir sus presas en base a esas diferencias (*Anolis*, Askew *et al.*, 1970, Brockhusen-Holzer y Curio, 1990, Sexton, 1964; *Anolis* y *Eumeces*, Burghardt, 1964; *Chamaeleo*, Eason, 1990; *Eumeces*, Hasegawa y Taniguchi, 1993; *Sceloporus*, Reznick *et al.*, 1981; *Varanus*, Kaufman *et al.*, 1996). Esta capacidad para discriminar y seleccionar distintas presas o diferentes individuos de un tipo particular de presa no ha sido explorada en los lacértidos. De hecho, la mayoría de los miembros de la familia Lacertidae son lagartos de pequeño o mediano tamaño con bajas necesidades de energía y suelen ser generalistas que se alimentan de una amplia variedad de pequeños artrópodos, sin especializaciones dietarias definidas. Por todo ello, algunos autores consideran que los lacértidos son depredadores oportunistas y que la variación en la composición de sus dietas es el resultado de la disponibilidad de las presas y las constricciones impuestas por el tamaño de cada animal (Arnold, 1987; Avery, 1966). Sin embargo, trabajos recientes que estudian contenidos estomacales y los comparan con la abundancia de las distintas presas en el ambiente han puesto de manifiesto que muchas especies de lacértidos son selectivas, al menos respecto al tamaño de las presas que ingieren (Carretero, 1993; Carrascal, 1993; Díaz, 1995; Díaz y Pérez-Mellado *et al.*, 1991; Domínguez y Salvador, 1990; Pollo y Pérez-Mellado, 1988). En cualquier caso, esta falta de especialización dietaria hace difícil que las lagartijas hayan desarrollado el tipo de adaptaciones etológicas, morfológicas, sensoriales y fisiológicas que a menudo poseen los animales con dietas especializadas para localizar, capturar, ingerir y digerir a sus presas.

Durante la elaboración del etograma descrito en el capítulo anterior, observamos a las lagartijas alimentándose de diferentes tipos de presa. Nuestras observaciones sugerían que tanto el tipo de presa como la experiencia previa de la lagartija podían tener un efecto importante sobre los comportamientos relacionados con la captura de la presa. Concretamente, la latencia al ataque y el número de lengüetazos que la lagartija dirigía a la presa parecían verse afectados por el tipo de presa. El ataque sobre una presa "familiar" (larva de *Tenebrio*) fue muy rápido y sin lengüetazos, mientras en el caso de presas no habituales en la dieta del animal (e.g. gusanos de seda) el ataque fue lento y en algunas ocasiones las lagartijas dirigieron lengüetazos a la presa antes de morderla. Por otra parte, un ataque mediado por estímulos visuales (sin exploración quimiosensorial previa) sería beneficioso para las

lagartijas, ya que las presas podrían responder al contacto de la lengua de la lagartija con comportamientos de huida, como ocurre, por ejemplo, en muchos anfibios en los que el contacto de la lengua de las serpientes que depredan sobre ellos desencadena comportamientos antidepredadores (Ducey y Brodie, 1983; Ducey *et al.*, 1993).

La posibilidad de que las lagartijas ajustaran su comportamiento depredador en función de las características propias de distintas presas y utilizaran la experiencia previa con una presa para realizar un ataque más efectivo sobre otras presas del mismo tipo tenía un interés indudable en el contexto de las relaciones predador-presa, pero también en el estudio de las bases neurales del comportamiento depredador en estos animales. Por ello, nos propusimos estudiar la influencia de presentaciones sucesivas de un tipo de presa en el ataque depredador de lagartijas de la especie *Podarcis hispanica* y las diferencias en el comportamiento de estas lagartijas en función del tipo de presa, poniendo un especial énfasis en las posibles modalidades sensoriales implicadas en el ataque.

3.2. Métodos generales

Sujetos y condiciones de mantenimiento

En estos experimentos utilizamos un total de 41 lagartijas de la especie *Podarcis hispanica* capturadas en Burjassot (Valencia). Treinta y cuatro ejemplares eran lagartijas adultas, 29 machos (LCC 45-60 mm) y 5 hembras (LCC 42-49 mm), y siete eran juveniles (LCC 25-30 mm). Cada lagartija participó en un único experimento. Las lagartijas se alojaron individualmente en terrarios de cristal o Plexiglas (25x30x50 cm) mantenidos en una habitación con la temperatura controlada (22-29°C). Una bombilla de 40 W, suspendida en el centro de cada terrario, proporcionaba luz y un gradiente térmico para que las lagartijas termorregularan, durante 14 h diarias. El suelo del terrario estaba cubierto con césped artificial. Además, cada terrario contenía una piedra que proporcionaba refugio al animal y una placa de petri llena siempre de agua. Durante su estancia en el laboratorio las lagartijas se alimentaron dos o tres veces por semana con larvas del coleóptero *Tenebrio molitor*. Una vez a la semana se añadía un complemento vitamínico al agua (actifral A+D₃, Duphar). Ocasionalmente las larvas se espolvoreaban con un complemento de vitaminas y minerales antes de ofrecérselas a las lagartijas (Reptivite, Zoo Med). Todos los experimentos se realizaron entre las 13:00 y las 19:00. Puesto

que las bombillas de los terrarios se encendían a las 8:30, los animales habrían tenido oportunidad de termorregular antes de empezar los experimentos. Los experimentos se realizaron siempre con lagartijas que estaban termorregulando encima de la piedra o moviéndose por el terrario.

Análisis estadístico

Los datos se analizaron utilizando técnicas estadísticas no paramétricas que no requieren conocer el tipo de distribución de las respuestas de la población. Los datos en los estudios de comportamiento pocas veces satisfacen los requerimientos de los test paramétricos, por ello los test no paramétricos son especialmente recomendables en este tipo de estudios (Lehner, 1996; Siegel y Castellan, 1988). En nuestro caso, la presencia de datos con valor de cero en muchas de las variables es un indicador de que estos datos no se ajustan a una distribución normal y desaconseja el uso de estadística paramétrica.

El nivel de probabilidad para rechazar la hipótesis nula fue de $\alpha = 0,05$ para todos los experimentos. Los datos se presentan como la media \pm SEM (el error estándar de la media) tanto en el texto como en las figuras.

3.3. Experimento 1: Efectos de la experiencia con un tipo de presa

Como describíamos en el capítulo anterior, las observaciones de las lagartijas comiendo en el laboratorio y en el campo sugerían que la "familiaridad" con la presa afectaba al comportamiento de ataque de los animales. En particular, las latencias al ataque y los lengüetazos que las lagartijas dirigían a las presas parecían depender de la experiencia previa con la presa. En el laboratorio, las lagartijas no dirigían lengüetazos a la presa que comían habitualmente (larva de *Tenebrio*), pero sí a otras presas con las que no estaban "familiarizadas". Por otra parte, las lagartijas a las que ofrecimos larvas de *Tenebrio* en el campo hicieron algunos lengüetazos antes de atacarla. Para investigar el efecto sobre el comportamiento depredador de la experiencia de las lagartijas con un tipo de presa, estudiamos las latencias al ataque y los lengüetazos en encuentros sucesivos con un mismo tipo de presa.

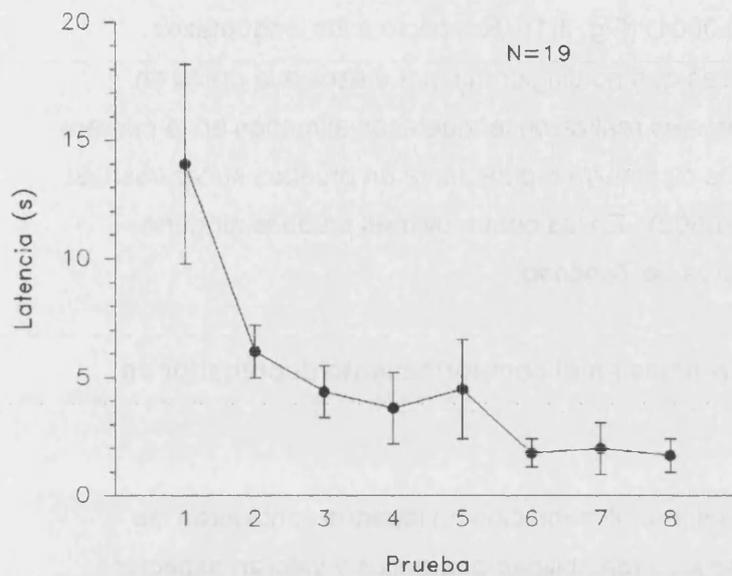


Fig. 3.1. Latencias de ataque de un grupo de 19 lagartijas las ocho primeras veces que comieron larva de *Tenebrio molitor*.

3.3.1. Material y métodos

Para estudiar el efecto de la experiencia sobre el comportamiento depredador utilizamos un grupo de 19 lagartijas adultas (15 machos y 4 hembras) y realizamos observaciones de las ocho primeras veces que las lagartijas comieron desde su llegada al laboratorio, utilizando siempre el mismo tipo de presa: la larva de *Tenebrio molitor*. Cada prueba empezaba cuando el observador dejaba caer una presa en el interior del terrario del animal a una distancia de entre 10 y 20 cm directamente delante de la lagartija. Registramos la latencia al ataque con una precisión de 0.1 s (tiempo transcurrido desde que dejábamos caer la presa hasta que la lagartija la mordía) y el número de lengüetazos que la lagartija dirigía a la presa antes de atacarla. La primera prueba se realizaba al menos un día después de la llegada de la lagartija al laboratorio y las restantes a intervalos de 1 a 3 días. Si la lagartija no atacaba a la presa antes de 2 minutos, retirábamos la presa del terrario y se repetía la prueba al día siguiente. Durante las pruebas la temperatura de la habitación se mantuvo entre 23°C y 26°C. Para comprobar si las latencias y los lengüetazos disminuían conforme aumentaba el número de pruebas utilizamos el test de Page para alternativas ordenadas.

3.3.2. Resultados

Las latencias al ataque disminuyeron progresivamente conforme aumentaba la experiencia de las lagartijas con la presa (test de Page para alternativas ordenadas,

$N=19$, latencias, $Z_L = 7.597$, $P < 0.0001$) (Fig. 3.1). Respecto a los lengüetazos dirigidos a la presa, hubo 4 animales que no dirigieron lengüetazos a la presa en ninguna prueba. Los otros 15 animales realizaron lengüetazos al menos en la primera prueba y el número de lengüetazos disminuyó rápidamente en pruebas sucesivas (test de Page, $N=15$, $Z_L = 3.553$, $P < 0.0002$). En las cuatro últimas pruebas ninguna lagartija dirigió lengüetazos a la larva de *Tenebrio*.

3.4. Experimento 2: Diferencias en el comportamiento depredador en función del tipo de presa

La mayoría de los estudios sobre alimentación en lagartos consideran las presas fundamentalmente en base a su rentabilidad energética y valoran aspectos como el tamaño o la dureza de su exosqueleto (Díaz y Carrascal, 1990, 1993; Pough y Andrews, 1985; Preest, 1991). Sin embargo, muy pocos trabajos han considerado los comportamientos antidepredadores de los artrópodos que forman parte de la dieta de muchos lagartos, pese a que sin duda las habilidades de escape de las presas afectan a la eficacia del ataque depredador (Díaz, 1994). En este experimento estudiamos el comportamiento de ataque de las lagartijas ante presas que no habían comido antes en el laboratorio y que diferían en su movilidad, y lo comparamos con el ataque a la presa que comían habitualmente. Nuestra hipótesis era que ante presas muy móviles las lagartijas realizarían un ataque rápido basado en estímulos visuales (sin lengüetazos), que evitaría la posibilidad de que la presa huyera en respuesta al contacto de la lengua de la lagartija. Ante presas de poca movilidad el ataque podría ser más lento e incluir una exploración quimiosensorial de la presa mediante lengüetazos. Puesto que los resultados del experimento 1 demuestran que la latencia de ataque y el número de lengüetazos disminuyen conforme aumenta la experiencia con un tipo de presa, pensábamos que la lagartija atacaría más rápidamente y sin lengüetazos una presa familiar que una presa nueva de movilidad similar.

3.4.1. Material y métodos

Para estudiar la influencia del tipo de presa en el comportamiento de ataque, utilizamos 15 lagartijas adultas y observamos su comportamiento alimentándose con varios tipos de presa. Las lagartijas llevaban en el laboratorio un mínimo de 2 meses y

desde su llegada al laboratorio las habíamos alimentado únicamente con larvas de *Tenebrio molitor*.

Las observaciones se hicieron introduciendo una presa en el terrario de la lagartija como en el experimento 1. Las presas utilizadas fueron:

- la larva del coleóptero *T. molitor*, el gusano de la harina, como presa familiar
- varias presas que no habían comido previamente en el laboratorio y que por su morfología y movilidad agrupamos en dos tipos (morfos):

- Morfo 1: presas sin apéndices y de locomoción lenta y continua: orugas de distintas especies de lepidópteros (*Bombyx mori*, *Ephestia* sp., *Galleria melonella*).

- Morfo 2: presas con apéndices y de locomoción rápida y discontinua: ninfas de cucarachas (*Blattella germanica*) y grillos (*Acheta domestica*), saltamontes (*Oedipoda* sp.), y arañas (familia Salticidae).

Perry (1995) elaboró, con la colaboración de varios entomólogos, el único índice disponible sobre el comportamiento locomotor de los artrópodos que forman parte de la dieta de muchos lagartos. En este índice a cada tipo de presa se le asignó un valor en base a su movilidad que variaba entre 0 (completamente inmóvil) y 6 (muy móvil). Según este índice a las presas utilizadas en este experimento les corresponde un valor de 1 para las larvas (tanto el gusano de la harina, como las presas del Morfo 1) y un valor de 4 o 5 para las presas del Morfo 2 (4 a los grillos y saltamontes, y 5 a cucarachas y arañas) (Tabla 3.1).

Durante las observaciones, registramos la latencia al ataque y el número de lengüetazos que las lagartijas dirigían a la presa antes de consumirla. Si la lagartija no atacaba a la presa en tres minutos, la prueba se interrumpía retirando la presa del terrario y se repetía al día siguiente. En alguna ocasión en que la presa se escondió antes de que transcurrieran los tres minutos de latencia máxima, capturamos la presa y la volvimos a introducir en el terrario después de 15 minutos. Cada animal se observó en cuatro ocasiones: dos comiendo larva de *Tenebrio*, una comiendo una presa del Morfo 1 y una comiendo una presa del Morfo 2. A cada animal se le ofreció una presa por día (con intervalos de 2-3 días) y el orden de presentación de las presas fue contrabalanceado entre las lagartijas. Durante el experimento la temperatura de la habitación fue de 24-26°C. Los datos se analizaron utilizando el test de Friedman seguido de comparaciones noparamétricas entre condiciones.

Tabla 3.1. Rangos de movilidad de las presas que forman parte de la dieta de algunas especies de lagartos (adaptado de Perry, 1995).

Rangos	0	1	2	3	3.5	4	5	6
Taxones	Gastropoda	Diplopoda	Apterygota	Neuroptera	Solifugae	Orthoptera	Amphipoda	Diptera
	Huevos	Phasmida	Chilopoda	² Formicidae (lenta)	Aranea*	⁵ Formicidae (media)	Blattidae	Hymenoptera voladores
	Capullos	Thysanura	Collembola	³ Coleoptera (lenta)	Homoptera*	⁶ Hemiptera (rápida)	Decapoda	Lepidoptera
	Pupas	Larvas	Dermaptera	⁴ Hemiptera (lenta)	Hemiptera*	Formicidae*	Mantodea	Odonata
			Embioptera			Coleoptera*	⁷ Formicidae (rápida)	Isoptera
			Isopoda				⁸ Coleoptera (rápida)	
			Isoptera				⁹ Araneae (rápida)	
			Myriapoda					
			Scorpiones					
			Thysanoptera					
			Zoraptera					
			Annelida					
			¹ Araneae (lenta)					
			Otros					
			Arachnida					

¹Araneae (lenta): fam. Clubionidae, Gnaphosidae

²Formicidae (lenta): gen. *Messor*

³Coleoptera (lenta): fam. Chrysomelidae, Cuculionidae, Pselaphidae

⁴Hemiptera (lenta): fam. Aphidae, Miridae, Lygiidae

⁵Formicidae (media): gen. *Camponotus*, *Leptothorax*, *Paratichina*, *Phidole*, *Plagiolaepus*

⁶Hemiptera (rápida): fam. Cicadellidae, Membracidae, Raduviidae

⁷Formicidae (rápida): gen. *Cataglyphis*, *Chromatogaster*

⁸Coleoptera (rápida): fam. Carabidae, Scarabaeidae, Staphilidae, Tenebrionidae

⁹Araneae (rápida): fam. Lycosidae, Oxyopidae, Salticidae

*familia no identificada

3.4.2. Resultados

Las 15 lagartijas atacaron e ingirieron las cuatro presas, generalmente con latencias de ataque inferiores al minuto. El comportamiento de las lagartijas durante el ataque fue distinto dependiendo del tipo de presa. El ataque a la larva de *Ternebrio* consistió en una aproximación muy rápida seguida de un mordisco, sin pausas ni lengüetazos previos (sólo una lagartija dirigió un lengüetazo a esta presa). Ante una presa del Morfo 1 (oruga) las lagartijas hicieron una aproximación lenta con pausas y



Tabla 3.2. Respuesta de las lagartijas ante distintos tipos de presa. El tamaño muestral es de 14 lagartijas para las latencias y 15 para los lengüetazos.

	Larva de <i>Tenebrio</i>	Morfo 1	Morfo 2
Latencias (s):			
Media	3.11	13.36	17.54
SEM	1.09	3.92	11.11
Rango	1-14.5	1-53	0.5-160
Lengüetazos:			
Media	0.03	1.80	0.20
SEM	0.03	0.50	0.14
Rango	0-1	0-7	0-2
Número de animales	1	10	2

10 de los animales dirigieron lengüetazos a este tipo de presa antes de atacarla. En algunos casos las lagartijas soltaron la presa del Morfo 1 después del ataque y le dirigieron algunos lengüetazos antes de volver a atacarla. Ante las presas del Morfo 2 (cucarachas, grillos, saltamontes y arañas), la respuesta de las lagartijas fue más variable y dependió del comportamiento de la presa. Algunas veces, estas presas permanecían totalmente inmóviles sobre el césped del terrario. En ese caso algunas lagartijas parecían no detectar la presa hasta que ésta hacía algún movimiento, entonces las lagartijas hacían una rápida aproximación seguida del mordisco. Otras veces las lagartijas se aproximaban lentamente a una presa inmóvil, haciendo largas pausas con la parte anterior del cuerpo erguida (acechando) (véase capítulo 2). Si al llegar junto a la presa esta aún permanecía inmóvil, le dirigían uno o más lengüetazos que normalmente desencadenaban en la presa una reacción rápida de huida. Entonces, la lagartija perseguía y capturaba la presa.

Las diferencias en las latencias de ataque a los tres tipos de presa fueron estadísticamente significativas (test de Friedman: $\chi^2_{r, 3, 14} = 11.36$, $P < 0.005$, sólo se incluyen en el análisis 14 animales porque de uno de los animales no pudimos obtener todas las latencias) (Tabla 3.2) y fue menor la latencia al ataque a la larva de *Tenebrio* que a las presas del Morfo 1 ($P < 0.005$). La diferencia entre las latencias a la larva de *Tenebrio* y a las presas del Morfo 2 no fueron estadísticamente significativas ($0.05 < P < 0.1$). El número de lengüetazos también fue significativamente diferente dependiendo del tipo de presa (test de Friedman: $\chi^2_{r, 3, 12} = 13.19$, $P < 0.001$, tres lagartijas han sido excluidas del análisis al no hacer lengüetazos a ninguna de las presas). Las lagartijas emitieron más lengüetazos dirigidos a las presas del Morfo 1 que a la larva de *Tenebrio* ($P < 0.025$) y que a las presas del Morfo 2 ($P < 0.025$).

3.5. Experimento 3: Importancia del movimiento de la presa

Los resultados del experimento anterior muestran diferencias en el comportamiento de ataque de las lagartijas ante presas con distinto patrón de movimiento y distintas características morfológicas. En particular el movimiento de la presa parecía ser un factor crítico para desencadenar el ataque depredador por parte de la lagartija. Algunos autores han demostrado la importancia del movimiento de la presa en el comportamiento depredador de varias especies de lagartos del género *Anolis* y una especie de *Eumeces* (*Anolis carolinensis* y *Eumeces fasciatus*, Burghardt, 1964; *Anolis carolinensis*, Askew et al., 1970; *Anolis lineatopus*, Brockhusen-Holzer y Curio, 1990). Con el fin de evaluar la importancia del movimiento de la presa para desencadenar y orientar el comportamiento depredador de *Podarcis hispanica*, estudiamos la respuesta de las lagartijas ante larvas de *Tenebrio molitor* móviles e inmóviles.

3.5.1. Material y métodos

En este experimento se utilizaron siete ejemplares juveniles de la especie *Podarcis hispanica* que habían sido capturados un mes antes del experimento. El experimento consistía en presentarle a cada lagartija tres tipos de estímulo visual: un pequeño frasco de cristal con una larva viva de *Tenebrio molitor* en su interior, un frasco con una larva muerta por congelación, y un frasco vacío como control. La presentación de los tres estímulos fue contrabalanceada y se realizó durante tres días consecutivos con una sola prueba diaria por animal. La temperatura de la habitación durante las pruebas fue de 26-27°C. El experimento se realizaba introduciendo cuidadosamente el estímulo en el terrario del animal y situándolo a unos 5 cm delante de la lagartija. El comportamiento de la lagartija se observaba durante un tiempo máximo de 2 minutos o hasta que atacaba el estímulo (la boca abierta del animal contactaba con el frasco). Durante este tiempo, registrábamos la latencia al primer lengüetazo, el número de lengüetazos y la latencia al ataque. El número de lengüetazos y la latencia al ataque se combinaron siguiendo la fórmula propuesta originalmente por Burghardt (1969) para crear una variable compuesta denominada TFAS (del inglés “*tongue-flick attack score*”), utilizada en experimentos con hisopos porque discrimina mejor entre las respuestas a los distintos estímulos (Cooper y

Tabla 3.3. Respuesta de siete lagartijas *Podarcis hispanica* ante presas vivas (móviles) y muertas (inmóviles).

	Presa viva	Presa muerta	Control
Lengüetazos:			
Media	5.86	4.43	5.57
SEM	2.57	1.82	2.37
Rango	0-19	0-13	0-15
TFAS:			
Media	85.43	16.71	5.57
SEM	14.07	12.84	2.36
Rango	19-120	0-93	0-15
Ataques [†]	6	1	0

[†] Número de lagartijas que atacaron

Burghardt, 1990). Si la lagartija no ataca, TFAS es el número de lengüetazos que el animal ha realizado durante esa presentación. Sin embargo, si la lagartija ataca, TFAS es el número máximo de lengüetazos realizados por ese animal en cualquiera de las tres pruebas más 120 (duración máxima de la prueba) menos la latencia al ataque en segundos: $TFAS = \max + 120 - \text{lat}$. Los TFAS se compararon utilizando el test de Friedman seguido de comparaciones múltiples.

3.5.2. Resultados

La tabla 3.3 resume los resultados del experimento. Ninguna lagartija atacó al control, seis lagartijas atacaron al frasco que contenía la larva viva y sólo una atacó al frasco con la larva muerta. Dos lagartijas se aproximaron a la larva muerta y le dirigieron algunos lengüetazos, pero no intentaron morderla. Los valores de la variable TFAS difirieron significativamente entre condiciones (test de Friedman: $\chi^2_{r,3,7} = 10.89$, $P < 0.005$), siendo mayor la respuesta a la larva viva que a las otras dos condiciones ($P < 0.025$).

3.6. Discusión general

Los resultados del primer experimento demuestran que la experiencia con un tipo de presa afecta al comportamiento depredador de las lagartijas, haciendo que disminuyan la latencia al ataque y el número de lengüetazos dirigidos a la presa.

Muchas lagartijas, cuando llevan cierto tiempo en el laboratorio, aprenden a relacionar la presencia de una persona con el alimento y se aproximan rápidamente al experimentador cuando éste se acerca a su terrario. La disminución de la latencia al ataque podría ser consecuencia de este tipo de aprendizaje y no estar directamente relacionada con la experiencia con la presa. Aunque no se puede descartar un efecto de las condiciones de mantenimiento sobre el comportamiento depredador de las lagartijas, los resultados del segundo experimento apoyan la idea de que la respuesta de habituación es específica para un tipo de presa, ya que la lagartija responde ante una presa nueva con un aumento en la latencia de ataque.

Los resultados de este primer experimento sugieren además que las modalidades sensoriales que interviene en el reconocimiento y captura de la presa pueden variar en función de la experiencia previa de la lagartija con la presa. Las lagartijas sólo realizaron lengüetazos dirigidos a la presa en los primeros encuentros con ese tipo de presa. Tanto en lagartos como en serpientes, el lengüetazo se ha relacionado funcionalmente con la quimiorrepción. Concretamente, la lengua se encarga de recoger estímulos químicos del ambiente para su análisis por el órgano vomeronasal (Burghardt, 1970; Halpern, 1992; Schwenk, 1995). Por tanto, nuestros resultados indican que los estímulos químicos podrían ser importantes en los primeros encuentros de la lagartija con un tipo de presa, pero perderían relevancia frente a otro tipo de estímulos (probablemente visuales) a medida que el animal se va familiarizando con el tipo de presa. Este resultado coincide con algunas observaciones de otros autores que afirman que lagartos que llevan mucho tiempo en el laboratorio atacan inmediatamente a las presas con las que se les alimenta habitualmente, sin investigación quimiosensorial previa (*Chalcides ocellatus*, Graves y Halpern, 1990; *Eumeces laticeps*, Vitt y Cooper, 1986; *Eumeces okadae*, Hasegawa y Taniguchi, 1993).

Al detectar la proximidad de una presa, un ataque depredador rápido sin confirmación quimiosensorial previa beneficia al depredador porque disminuye la probabilidad de escape de la presa y porque supone un ahorro de tiempo que puede invertir en buscar más presas. Nuestros resultados indican que la experiencia con una presa hace que las lagartijas capturen de forma cada vez más eficaz otros ejemplares de ese tipo de presa. Esto sugiere que las lagartijas aprenden algunas características propias de la presa las primeras veces que se encuentran con ella, lo que les permite reconocerla rápidamente en encuentros sucesivos. Este aprendizaje con respecto al tipo de presa posee algunos puntos en común con el concepto de imagen de

búsqueda propuesto por von Uexküll (1934) y elaborado por Tinbergen (1960). Según esta hipótesis, durante el encuentro con una presa los animales aprenden ciertos estímulos clave de esa presa y forman una imagen de búsqueda específica para ese tipo de presa, lo que aumenta su probabilidad para detectar presas similares en el futuro. Esto supone una percepción selectiva y está estrechamente relacionado con cuestiones relativas al aprendizaje y la atención. El concepto de imagen de búsqueda es atractivo, pero sin embargo hay autores que consideran que es una hipótesis difícil de probar porque los resultados que la apoyan generalmente se pueden explicar por otros mecanismos (Guilford y Dawkins, 1987). En la naturaleza es frecuente que los individuos de algunas especies de artrópodos se encuentren agrupados en el espacio (por ser localmente abundantes, gregarios, ocupar hábitats restringidos, etc.) o en el tiempo (especies estacionales). Estas situaciones, en las que la probabilidad de encuentros repetidos con un tipo concreto de presa es alta, son las que permitirían a las lagartijas obtener el máximo beneficio de su capacidad para mejorar el ataque aprovechando la experiencia previa.

Los resultados del segundo experimento indican que las lagartijas varían su comportamiento de ataque en función del tipo de presa al que se enfrentan. Las lagartijas atacaron con mayor rapidez a la larva de *Tenebrio* que a los otros dos morfos y realizaron más lengüetazos dirigidos a las presas del Morfo 1. Puesto que las larvas de *Tenebrio* comparten muchas de las características de las presas del Morfo 1, las discrepancias en la respuesta de las lagartijas a ambos tipos de presa probablemente son el resultado de la experiencia previa con la larva de *Tenebrio*. Sin embargo, en contra de nuestra predicción de que las presas más móviles (Morfo 2) deberían ser objeto de un ataque más rápido que las presas de movimiento lento (Morfo 1), no hubo diferencias entre los dos morfos en las latencias al ataque. Este resultado puede ser en parte debido a que las "presas más móviles" (Morfo 2) a menudo se quedaban totalmente inmóviles cuando las introducíamos en el terrario de una lagartija. Es posible que estas presas detectaran de algún modo la presencia del depredador y adoptaran la inmovilidad como estrategia antidepredadora. La disminución de la actividad en presencia de un depredador (o de olores de un depredador) ha sido documentada en muchas especies animales, incluyendo insectos (Lima y Dill, 1990). En nuestro experimento las lagartijas realizaban un ataque rápido y directo en el momento en que estas presas empezaban a moverse. Seguramente podríamos obtener datos cuantitativos acerca de las diferencias entre el ataque a cada uno de los morfos estudiando otros parámetros como la velocidad con la que la

lagartija se aproxima a las presas, o considerando la latencia al ataque desde el momento en que la presa se empieza a mover hasta que la lagartija la captura. Una alternativa sería mover artificialmente las presas de manera que pudiéramos controlar la presencia o ausencia de movimiento y la velocidad del mismo. No obstante, este diseño experimental resulta problemático ya que es difícil imitar mecánicamente el movimiento natural de las presas y la falta de consistencia entre el patrón de movimiento y la presa puede interferir con la respuesta de los lagartos (Broickhusen-Holzer y Curio, 1990). Por otra parte, los resultados del experimento 3 confirman la importancia del movimiento de la presa como estímulo desencadenador del ataque depredador en la lagartija ibérica; posiblemente existe un umbral de movimiento por debajo del cual el estímulo visual es insuficiente para desencadenar el ataque y otras modalidades sensoriales adquieren relevancia. La importancia del movimiento de la presa en el comportamiento depredador se ha descrito en unas pocas especies de lagartos (Askew *et al.*, 1970; Burghardt, 1964; Díaz, 1994). En algunas serpientes se ha demostrado que el movimiento de la presa induce la orientación hacia la misma pero es insuficiente para desencadenar el ataque que requiere la presencia de estímulos químicos (Burghardt, 1966; Burghardt y Denny, 1983; Burghardt y Hess, 1968; Teather, 1991). Sin embargo, Drummond (1979) demostró utilizando modelos de presa que el movimiento de la presa podía desencadenar el ataque en ausencia de estímulos químicos en serpientes del género *Nerodia* y *Thamnophis*.

Estos resultados sugieren que la estrategia de permanecer en total inmovilidad que adoptan algunos artrópodos frente a un depredador podría ser eficaz si el depredador es una lagartija. No obstante las lagartijas de la especie *Podarcis hispanica* podrían detectar y atacar presas inmóviles por medio de la quimiorrecepción, ya que son capaces de detectar y discriminar olores de presa en experimentos con hisopos (Cooper, 1990a, b; Font, 1996). En cualquier caso, el ataque mediado por estímulos químicos requiere contacto de la lengua de la lagartija con la presa y, por tanto, una estrecha proximidad entre el depredador y la presa. Además, muchas presas responden con una rápida huida que las sitúa fuera del alcance de la lagartija al percibir el contacto de la lengua (observaciones personales). Por otra parte, el patrón de movimiento de la presa es probablemente un factor importante en el tipo de ataque que realizan las lagartijas y en las modalidades sensoriales implicadas en el mismo. Los resultados del segundo experimento indican que las lagartijas investigan quimiosensorialmente presas "nuevas" de movimiento lento y continuo, pero no presas "nuevas" de movimientos rápidos y bruscos (aunque

el movimiento no es el único aspecto en que difieren ambos grupos de presas). Los estímulos visuales parecen ser muy importantes en la detección y captura de presas en movimiento, mientras que los estímulos olfativos (químicos) podrían servir para localizar y reconocer presas potenciales que no se muevan o se muevan lentamente como ocurría en el caso de la serpiente *Coluber constrictor* (Herzog y Burghardt, 1974).

Los mecanismos antidepredadores han despertado un gran interés entre los investigadores y han sido objeto de numerosos estudios (revisados en Curio, 1976; Edmunds, 1974; Endler, 1986, 1991). Sin embargo, muy pocos estudios han abordado el problema desde el punto de vista del depredador. La influencia del tipo de presa y de las tácticas de defensa adoptadas por ella sobre el comportamiento depredador de los lagartos apenas se ha investigado. Díaz (1994) estudió la eficacia depredadora del lacértido *Psamodromus algirus* a distintas temperaturas corporales y demostró la temperatura de los lagartos influía sobre el éxito depredador. Utilizó dos tipos de presa, moscas con y sin alas, y observó que, en general, los lagartos capturaban más moscas sin alas que con alas. Los lagartos con temperaturas corporales bajas atacaron desde distancias más cortas a las moscas con alas que a las moscas sin alas. Este resultado parece contradecir un estudio previo con la misma especie de lagarto que indicaba que la distancia de ataque era mayor para presas muy móviles que para presas poco móviles o inmóviles (Díaz y Carrascal, 1993). El autor opina que estas diferencias pueden deberse a que sólo considera las distancias de aquellos ataques que resultaron en capturas y la mayoría de los intentos de ataque desde distancias mayores no tuvieron éxito porque la presa escapó. Puesto que en el estudio de Díaz y Carrascal (1993) no se utilizaba ninguna presa voladora, una explicación alternativa podría ser que las lagartijas respondan de forma diferencial en función del tipo de locomoción de la presa y no sólo de su movilidad. En cualquier caso, estos estudios sugieren diferencias en el comportamiento de ataque de *Psamodromus algirus* en función del movimiento de la presa, aunque desgraciadamente no incluyen descripciones del comportamiento depredador de las lagartijas.

En serpientes jóvenes de la especie *Coluber constrictor*, Herzog y Burghardt (1974) describen que la secuencia de ataque fue distinta dependiendo de que la presa fueran grillos muertos o vivos. El comportamiento de las serpientes ante estos dos tipos de presas es muy similar al que nosotros hemos observado en *Podarcis hispanica* en respuesta a presas móviles e inmóviles. Las serpientes realizaron

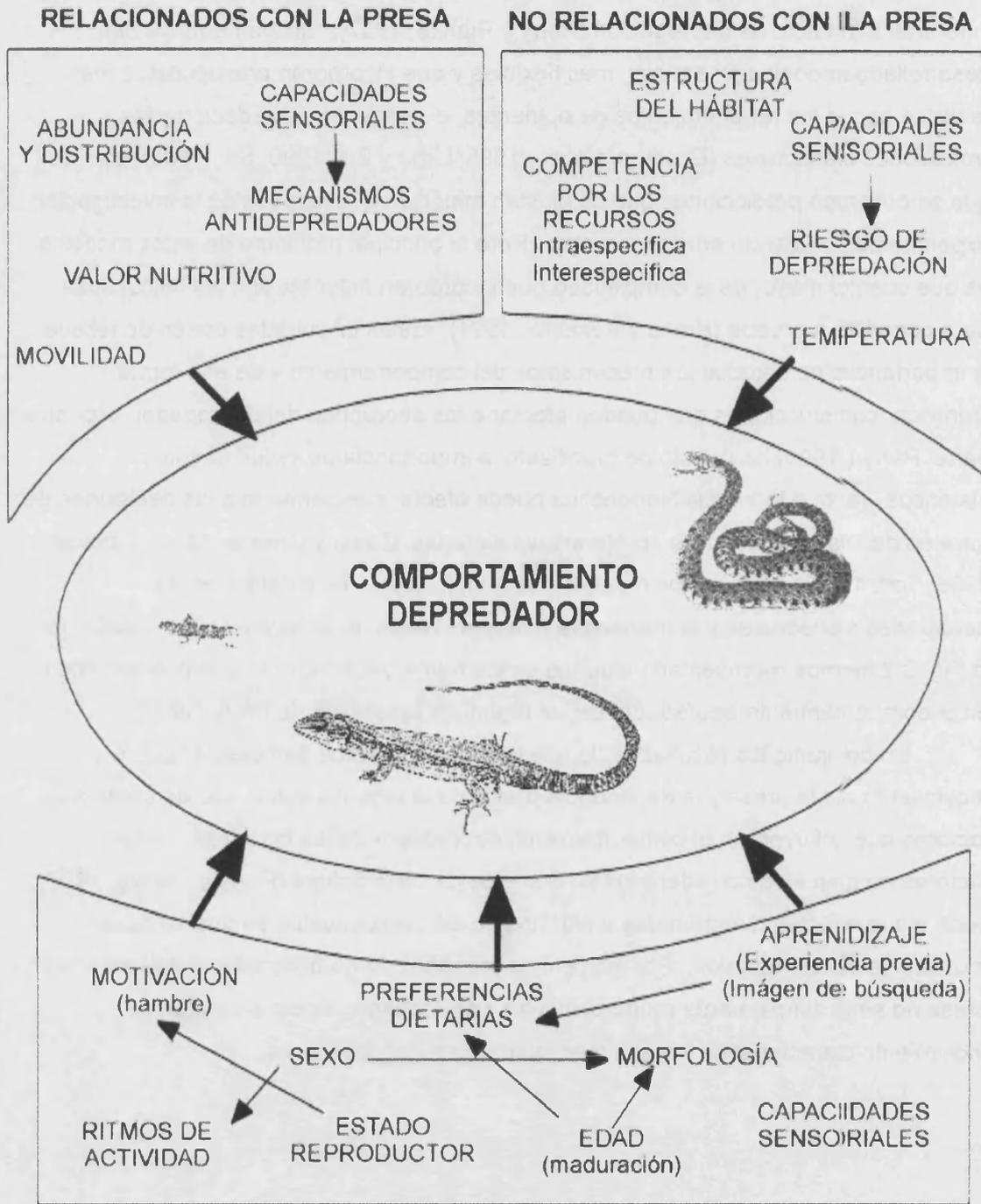
ataques rápidos a los grillos vivos tan pronto estos se movieron. Si el grillo se quedaba quieto la serpiente parecía perder la orientación visual sobre la presa y empezaba a realizar movimientos de búsqueda aparentemente al azar. Solo atacaron con éxito grillos vivos cuando estos estaban moviéndose; por tanto ante grillos vivos el principal estímulo para desencadenar el ataque parece ser el movimiento de la presa. Aunque las serpientes tuvieron dificultades para localizar y atacar grillos vivos pero inmóviles (aun a corta distancia), fueron perfectamente capaces de localizar y atacar grillos muertos a la misma distancia. La secuencia de ataque a la presa muerta consistió en movimientos de búsqueda con lengüetazos dirigidos al substrato y el ataque se produjo después de que la serpiente investigara con la lengua la presa. Posiblemente en este caso son los estímulos químicos de la presa los que desencadenan el ataque. Los autores sugieren que para una presa permanecer quieta momentáneamente puede ser más eficaz para evitar la depredación que permanecer quieta por mucho tiempo (como los grillos muertos de su experimento) o estar en constante movimiento.

La mayoría de los investigadores que han estudiado los problemas con los que se enfrenta un depredador para obtener el alimento lo han hecho desde la perspectiva de la teoría del forrajeo óptimo (*“optimal foraging theory”*). Esta teoría enunciada hace tres décadas por MacArthur y Pianka (1966) intenta explicar el comportamiento de alimentación de los animales en base a los costos y beneficios asociados a distintas actividades relacionadas con el forrajeo. La teoría se basa en la premisa de que la selección natural ha “diseñado” animales cuyo comportamiento de forrajeo maximiza u optimiza alguna variable (e.g., tasa neta de adquisición de recursos, eficacia en el forrajeo) que en último término se relaciona con la eficacia biológica (Stephens y Krebs, 1986). Durante las décadas de los 70 y 80 proliferaron los trabajos sobre forrajeo óptimo y la mayor parte de los estudios sobre la alimentación en lagartos han estado dominados por este enfoque (Perry y Pianka, 1997). Esta aproximación se ocupa principalmente de estudiar el tiempo y/o energía que supone obtener el alimento y de cómo el depredador selecciona las presas en base a su rentabilidad relativa. Sin embargo, la mayoría de estos trabajos no incluyen descripciones del comportamiento de los animales. Los primeros modelos de forrajeo óptimo asumían que la abundancia y el valor energético de las presas eran los únicos factores relevantes y no se planteaban la importancia de otros factores que pueden afectar al comportamiento de alimentación o forrajeo. La teoría del forrajeo óptimo y el principio de optimización (optimalidad) han recibido numerosas críticas (Orzack y Sober, 1994; Perry, 1995;

Pierce y Ollason, 1987). De hecho, en los últimos años la teoría del forrajeo óptimo ha perdido popularidad en gran parte debido a un mayor conocimiento de la complejidad inherente a un acto de depredación (Perry y Pianka, 1997). Ultimamente se han desarrollado modelos dinámicos, más flexibles y que incorporan presupuestos más realistas como los requerimientos de nutrientes, el riesgo de depredación y las limitaciones sensoriales (Grantham *et al.*, 1995; Lima y Dill, 1990; Sih, 1992), con los que se obtienen predicciones que se ajustan mejor a los resultados de la investigación experimental utilizando animales reales. Pero el principal problema de estos modelos es que cuanto mayor es la complejidad que incorporan mayores son las dificultades para ponerlos a prueba (Krebs y Kacelnik, 1991). Estas dificultades ponen de relieve la importancia de estudiar los mecanismos del comportamiento y de esa forma identificar constricciones que pueden afectar a las decisiones del depredador. Por otra parte, Perry (1995) ha puesto de manifiesto la importancia de incluir factores históricos, ya que la inercia filogenética puede afectar directamente a las decisiones de forrajeo de los animales (e.g., preferencias dietarias, Cadle y Greene, 1993; Caldwell, 1996; Toft, 1995), pero también puede influir indirectamente a través de las habilidades sensoriales y la morfología (Cooper, 1994a, b; Schwenk, 1993, 1995). En la Fig. 3.2 hemos representado algunos de los numerosos factores que pueden influir en el comportamiento depredador de las lagartijas (adaptada de Perry, 1995).

En conjunto los resultados de nuestros experimentos demuestran que el movimiento de la presa y la experiencia previa de la lagartija con el tipo de presa son factores que influyen en el comportamiento depredador de las lagartijas. Estos factores no han sido considerados en modelos de dieta óptima (Perry y Pianka, 1997), pese a que afectan directamente a algunos de los presupuestos en que se basan muchos de estos modelos. Por ejemplo, la probabilidad de detectar y consumir una presa no será simplemente proporcional a su abundancia, sino a su patrón de movimiento característico y a sus mecanismos antidepredadores.

FACTORES EXTERNOS



FACTORES INTERNOS

Fig. 3.2. Distintos factores que afectan al comportamiento depredador de los lagartos. Las flechas indican interrelaciones entre algunos de estos factores.

Referencias

- Arnold, E.N. (1987). Resource partition among lacertid lizards in southern Europe. *Journal of Zoology, London*, **1**, 739-782.
- Askew, H.R., Musimeci, M., Sloane, L., & Stephan, L. (1970). Effects of prey movement and background on predatory behavior of chameleons. *Psychonomic Science*, **20**, 171
- Avery, R.A. (1966). Food and feeding habits of the common lizard (*Lacerta vivipara*) in the west of England. *Journal of Zoology, London*, **149**, 115-121.
- Brockhusen-Holzer, F. von, & Curio, E. (1990). Ethotypic variation of prey recognition in juvenile *Anolis lineatopus* (Reptilia: Iguanidae). *Ethology*, **86**, 19-32.
- Burghardt, G.M. (1964). Effects of prey size and movement on the feeding behavior of the lizards *Anolis carolinensis* and *Eumeces fasciatus*. *Copeia*, **3**, 576-578.
- Burghardt, G.M. (1966). Stimulus control of the prey attack response in naive garter snakes. *Psychonomic Science*, **4**, 37-38.
- Burghardt, G.M. (1969). Comparative prey-attack studies in newborn snakes of the genus *Thamnophis*. *Behaviour*, **33**, 77-114.
- Burghardt, G.M. (1970). Chemical perception in reptiles. En J. W. Johnston, Jr., D.G. Moulton & A. Turk (Eds.), *Communication by Chemical Signals* (pp. 241-308). New York: Appleton-Century-Crofts.
- Burghardt, G.M., & Denny, D. (1983). Effects of prey movement and prey odor on feeding in garter snakes. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **62**, 329-347.
- Burghardt, G.M., & Hess, E.H. (1968). Factors influencing the chemical release of prey attack in newborn snakes. *Journal of Comparative Physiology and Psychology*, **66**, 289-295.
- Cadle, J.E., & Greene, H.W. (1993). Phylogenetic patterns, biogeography, and the ecological structure of Neotropical snake assemblages. En R.E. Ricklefs & D. Schluter (Eds.), *Species Diversity in Ecological Communities* (pp. 281-293). Chicago: The University of Chicago Press.
- Caldwell, J.P. (1996). The evolution of myrmecophagy and its correlates in poison frogs (Family Dendrobatidae). *Journal of Zoology, London*, **240**, 75-101.
- Carretero, M.A. (1993). Ecología de los lacértidos en arenales costeros del Noreste ibérico. Tesis Doctoral, Universidad de Barcelona, Barcelona.
- Cooper, W.E., Jr. (1990a). Prey odour discrimination by lizards and snakes. En D.W. MacDonald, D. Müller-Schwarze, & S.E. Natynczuk (Eds.) *Chemical Signals in Vertebrates*, vol. 5 (pp. 533-538). Oxford: Oxford University Press.
- Cooper, W.E., Jr. (1990b). Prey odor detection by teiid and lacertid lizards and the relationship of prey odor detection to foraging mode in lizard families. *Copeia*, **1990**, 237-242.
- Cooper, W.E., Jr. (1994a). Chemical discrimination by tongue-flicking in lizards: A review with hypotheses on its origin and its ecological and phylogenetic relationships. *Journal of Chemical Ecology*, **20**, 439-487.
- Cooper, W.E., Jr. (1994b). Prey chemical discrimination, foraging mode, and phylogeny. En L.J. Vitt & E.R. Pianka (Eds.), *Lizard Ecology: Historical and Experimental Perspectives* (pp. 95-116). Princeton, New Jersey: Princeton University Press.

- Cooper, W.E., & Burghardt, G.M. (1990). Vomeroolfaction and vomodor. *Journal of Chemical Ecology*, **16**, 103-105.
- Curio, E. (1976). *The Ethology of Predation*. New York: Springer-Verlag.
- Dawkins, R., & Krebs, J.R. (1979). Arms races between and within species. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **205**, 489-511.
- Díaz, J.A. (1994). Effects of body temperature on the predatory behaviour of the lizard *Psammodromus algirus* hunting winged and wingless prey. *Herpetological Journal*, **4**, 145-150.
- Díaz, J.A. (1995). Prey selection by lacertid lizards: A short review. *Herpetological Journal*, **5**, 245-251.
- Díaz, J.A., & Carrascal, L.M. (1990). Prey size and food selection of *Psammodromus algirus* (Lacertidae). *Journal of Herpetology*, **24**, 342-347.
- Díaz, J.A., & Carrascal, L.M. (1993). Variation in the effect of profitability on prey size selection by the lacertid lizard *Psammodromus algirus*. *Oecologia*, **94**, 23-29.
- Domínguez, J.F., & Salvador, A. (1990). Disponibilidad y uso de recursos tróficos por *Lacerta schreiberi* y *Podarcis bocagei* en simpatria en una localidad de la Cordillera Cantábrica, España. *Amphibia-Reptilia*, **11**, 237-246.
- Ducey, P.K., & Brodie, E.D. (1983). Salamanders respond selectively to contacts with snakes: Survival advantages of alternative antipredator strategies. *Copeia*, **1983**, 1036-1041.
- Ducey, P.K., Brodie, E.D., & Baness, E.A. (1993). Salamander tail autotomy and snake predation: Role of antipredator behavior and toxicity for 3 neotropical bolitoglossa (Caudata, Plethodontidae). *Biotropica*, **25**, 344-349.
- Eason, P.K. (1990). The effect of recent diet on prey choice in senegalese chameleons (*Chamaeleo senegalensis*). *Journal of Herpetology*, **24**, 383-387.
- Edmunds, M. (1974). *Defence in Animals*. Burnt Mill: Longman.
- Endler, J.A. (1986). Defense against predators. En M.E. Feder & G.V. Lauder (Eds.), *Predator-Prey Relationships: Perspectives and Approaches from the Study of Lower Vertebrates* (pp. 109-134). Chicago: The University of Chicago Press.
- Endler, J.A. (1991). Interactions between predators and prey. En J.R. Krebs & N.B. Davies (Eds.), *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*, 3rd ed. (pp. 169-196). Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Font, E. (1996). Los sentidos químicos de los reptiles: Un enfoque etológico. En F. Colmenares (Ed.), *Etología, Psicología Comparada y Comportamiento Animal* (pp. 197-259). Madrid: Editorial Síntesis.
- Guilford, T., & Dawkins, M.S. (1987). Search images not proven: A reappraisal of recent evidence. *Animal Behaviour*, **35**, 1838-1845.
- Grantham, Ö.K., Moorhead, D.L., Willig, M.R. (1995). Foraging strategy of the giant rams-horn snail, *Marisa cornuarietis*: An interpretive model. *Oikos*, **72**, 333-342.

- Graves, B.M., & Halpern, M. (1990). Roles of vomeronasal organ chemoreception in tongue flicking, exploratory and feeding behaviour of the lizard, *Chalcides ocellatus*. *Animal Behaviour*, **39**, 692-698.
- Halpern, M. (1992). Nasal chemical senses in reptiles: Structure and function. En C. Gans & D. Crews (Eds.), *Biology of the Reptilia*, vol. 18: *Hormones, Brain, and Behavior* (pp. 423-523). Chicago: University of Chicago Press.
- Hasegawa, M., & Taniguchi, Y. (1993). Visual prey discrimination of queen and worker ants by a generalist lizard. *Journal of Ethology*, **11**, 55-62.
- Herzog, H.A., & Burghardt, G.M. (1974). Prey movement and predatory behavior of juvenile western yellow-bellied racers, *Coluber constrictor mormon*. *Herpetologica*, **30**, 285-289.
- Kaufman, J.D., Burghardt, G.M., & Phillips, J. A. (1996). Sensory cues and foraging decisions in a large carnivorous lizard, *Varanus albigularis*. *Animal Behaviour*, **52**, 727-736.
- Krebs, J.R., & Kacelnick, A. (1991). Decision-making. En J.R. Krebs & N.B. Davies (Eds.), *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*, 3rd ed. (pp. 105-136). Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Lehner, P.N. (1996). *Handbook of Ethological Methods*, 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press.
- Lima, S.L., & Dill, L.M. (1990). Behavioral decisions made under the risk of predation: A review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, **68**, 619-640.
- MacArthur, R.H., & Pianka, E. (1966). On the optimal use of a patchy environment. *American Naturalist*, **100**, 603-609.
- Moermond, T.C. (1981). Prey-attack behavior of *Anolis* lizards. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **56**, 128-136.
- Orzack, S.H., & Sober, E. (1994). How (not) to test an optimality model. *Trends in Ecology and Evolution*, **9**, 265-267.
- Pérez-Mellado, V., Bauwens, D., Gil, M., Guerrero, F., Lizana, M., & Ciudad, M.J. (1991). Diet composition and prey selection in the lizard *Lacerta monticola*. *Canadian Journal of Zoology*, **69**, 1728-1735.
- Perry, G. (1995). *The Evolutionary Ecology of Lizard Foraging: A Comparative Study*. Doctoral dissertation, The University of Texas at Austin. (University Microfilms No. 9603938)
- Perry, G., & Pianka, E.R. (1997). Animal foraging: Past, present and future. *Trends in Ecology and Evolution*, **12**, 360-364.
- Pierce, G.J., & Ollason, J.G. (1987). Eight reasons why optimal foraging theory is a complete waste of time. *Oikos*, **49**, 11-118.
- Pollo, C.J., & Perez-Mellado, V. (1988). Trophic ecology of a taxocenosis of mediterranean Lacertidae. *Ecol. Mediterranea, Marseille*, **14**, 131-147.
- Pough, F.H., & Andrews, R.M. (1985). Energy costs of subduing and swallowing prey for a lizard. *Ecology*, **66**, 1525-1533.
- Preest, M.R. (1991). Energetic costs of prey ingestion in a scincid lizard, *Scincella lateralis*. *Journal of Comparative Physiology B*, **161**, 327-332.

- Reznick, D., Sexton, O.J., & Mantis, C. (1981). Initial prey preferences in the lizard *Sceloporus malachiticus*. *Copeia*, **1981**, 681-686.
- Schwenk, K. (1993). The evolution of chemoreception in squamate reptiles: A phylogenetic approach. *Brain, Behavior and Evolution*, **41**, 124-137.
- Schwenk, K. (1995). Of tongues and noses: Chemoreception in lizards and snakes. *Trends in Ecology and Evolution*, **10**, 7-12.
- Sexton, O.J. (1964). Differential predation by the lizard, *Anolis carolinensis*, upon unicoloured and polycoloured insects after an interval of no contact. *Animal Behaviour*, **12**, 101-110.
- Siegel, R., & Castellan, N.J., Jr. (1988). *Nonparametric Statistics for the Behavioral Sciences*, 2nd ed. New York: McGraw-Hill.
- Sih, A. (1992). Prey uncertainty and the balancing of antipredator and feeding needs. *American Naturalist*, **139**, 1052-1069.
- Stephens, D.W., & Krebs, J.R. (1986). *Foraging Theory*. Princeton: Princeton University Press.
- Teather, K.L. (1991). The relative importance of visual and chemical cues for foraging in newborn blue-striped garter snakes (*Thamnophis sirtalis similis*). *Behaviour*, **117**, 255-261.
- Tinbergen, L. (1960). The natural control of insects in pinewoods. I. Factors influencing the intensity of predation by song birds. *Arch. Neerl. Zool.*, **13**, 265-243.
- Toft, C.A. (1995). Evolution of diet specialization in poisondart frogs (Dendrobatidae). *Herpetologica*, **51**, 202-216.
- Uexküll, J.v. (1934/1957). A stroll through the worlds of animals and men. En C.H. Schiller (Ed.), *Instinctive Behavior: The Development of a Modern Concept* (pp. 5-80). New York: International Universities Press.
- Vitt, L.J., & Cooper, W.E. (1986). Foraging and diet of a diurnal predator (*Eumeces laticeps*) feeding on hidden prey. *Journal of Herpetology*, **20**, 408-415.

4. ESTÍMULOS IMPLICADOS EN EL CONTROL DEL COMPORTAMIENTO DEPREDADOR DE LA LAGARTIJA IBÉRICA, *Podarcis hispanica*

4.1. Introducción

Los animales no son capaces de percibir todos los estímulos presentes en el medio ambiente. Las restricciones que imponen los órganos sensoriales determinan que cada especie viva en un mundo sensorial propio y distinto al de otras especies ("Umwelt") (von Uexhüll, 1909). Pero además los animales son selectivos y generalmente responden sólo a una parte de los estímulos que son capaces de percibir. A esta parte "relevante" es a lo que denominamos estímulos "signo". A menudo, estos estímulos "signo" consisten en una pequeña fracción del conjunto de las características que componen un estímulo natural (Burghardt, 1973a; Tinbergen, 1951).

Los estudios realizados hasta el momento relativos a los estímulos "signo" que intervienen en la detección y captura de la presa en reptiles Squamata (escamosos) atribuyen un papel preponderante a los estímulos visuales y químicos (Burghardt, 1970; Cooper, 1990). Como otros vertebrados terrestres, los reptiles poseen al menos tres sistemas quimiosensoriales bien diferenciados: el sistema gustativo, el sistema olfativo nasal y el sistema vomeronasal. Los receptores gustativos ("botones gustativos") están localizados en la mucosa oral y la lengua de la mayoría de los vertebrados terrestres incluidos los reptiles (Schwenk, 1985). Los receptores olfativos se encuentran en el epitelio de la cavidad nasal y son estimulados por sustancias que penetran desde el exterior junto al aire inspirado a través de las narinas. La olfacción vomeronasal o vomerolfacción se produce por la estimulación de un epitelio sensorial distinto localizado dentro del órgano vomeronasal o de Jacobson que es un órgano par situado entre el paladar y la cavidad nasal. En los reptiles Squamata, cada órgano vomeronasal se abre mediante un estrecho canal directamente a la cavidad oral por un pequeño orificio del paladar denominado fenestra vomeronasal (Font, 1996). En muchos lagartos y serpientes, la lengua a menudo bífida y protráctil recoge información química del exterior y la transfiere al órgano vomeronasal durante el comportamiento denominado lengüetazo quimiosensorial (del inglés "tongue-flick") (Graves y Halpern, 1989; Halpern y Kubie, 1980).

Durante los últimos años se ha acumulado abundante evidencia sobre la capacidad para detectar y/o identificar estímulos químicos de presas en escamosos (lagartos y serpientes) (revisado en Burghardt, 1970a, 1990; Cooper 1994a, b;

Halpern, 1992). Muchas serpientes no venenosas (familia Colubridae) utilizan estímulos químicos para localizar, identificar, rastrear y atacar a la presa (Burghardt, 1970a, 1990). Varios estudios han demostrado que estas respuestas dependen del sistema lengua-órgano vomeronasal (Burghardt y Pruitt, 1975; Halpern y Frumin, 1979; Kubie y Halpern, 1978, 1979; Stone y Holtzman, 1996). A pesar del papel preponderante de los estímulos químicos, los estímulos visuales son importantes en la orientación a la presa y en algunos casos podrían ser suficientes para desencadenar el ataque depredador (Drummond, 1985; Macías-García y Drummond, 1995; Shivik, 1998; Shivik y Clark, 1997; Teather, 1991). En serpientes de cascabel (familia Viperidae), el comportamiento depredador implica la integración de información sensorial de distintas modalidades, principalmente visión, termorrecepción, olfacción y vomerolfacción (Alving y Kardong, 1996; Chiszar *et al.*, 1981; Graves y Duvall, 1985). La visión y la termorrecepción son más importantes que la quimiorrecepción en las primeras fases de la secuencia depredadora, es decir, en la detección y ataque a la presa. Tras el ataque, las serpientes de cascabel liberan a las presas a las que han inoculado una dosis mortal de veneno y dejan que se alejen (Kardong, 1986). Al cabo de unos minutos, las serpientes relocalizan la presa ya muerta siguiendo el rastro que ha dejado durante la huida. La vomerolfacción es la modalidad sensorial más importante en esta segunda fase de la secuencia depredadora (Chiszar *et al.*, 1983, 1985, 1990; Lavin-Murcio *et al.*, 1993; Melcer y Chiszar, 1989).

En los lagartos, la importancia relativa de estímulos químicos y visuales en las distintas fases del comportamiento depredador es muy variable. En los últimos años se han realizado numerosos estudios sobre la capacidad para detectar y discriminar olores de presa de otros olores en representantes de muchas familias de lagartos, utilizando hisopos impregnados con compuestos integumentarios de presas (Cooper, 1990a, b, 1991, revisado en Cooper, 1994a). Esta habilidad parece estar correlacionada con el modo de búsqueda del alimento. En general se distinguen dos modos de forrajeo en lagartos: algunos practican un forrajeo activo ("active foraging", "wide foraging") en el que el lagarto busca activamente las presas por lo que pasa mucho tiempo moviéndose, mientras que otros capturan a sus presas utilizando una estrategia de acecho o emboscada ("ambush foraging", "sit-and-wait foraging") (Huey y Bennett, 1986; Huey y Pianka, 1981). Algunos autores defienden una estricta dicotomía entre estos dos modos de forrajeo (e.g., McLaughlin, 1989); otros, por el contrario, consideran que el forrajeo activo y el forrajeo al acecho no son más que los extremos de un continuo de modos de forrajeo e incluso distinguen categorías

intermedias (Regal, 1978). A pesar de estas diferentes opiniones y de la variabilidad presente en algunos grupos, es posible establecer una distinción, en términos relativos, entre especies que forrajean activamente y otras que lo hacen al acecho. Las especies que forrajean activamente son capaces de detectar y discriminar olores de presas en pruebas con hisopos, mientras que las que cazan al acecho aparentemente carecen de esta habilidad (Cooper, 1994b, c, 1995). Esta correlación entre el modo de forrajeo y la detección de las presas por medio de la quimiorrecepción parece ser adaptativa. Los lagartos que cazan al acecho se valen de la cripsis y la inmovilidad para evitar ser detectados tanto por sus depredadores como por sus presas. En estas condiciones el lengüetazo quimiosensorial rompe la cripsis e incrementa la probabilidad de ser capturados por un depredador o de que sus presas escapen. En los forrajeadores activos, que se mueven frecuentemente, el riesgo de ser detectados por un depredador es de por sí elevado. En estas condiciones, el lengüetazo no incrementa significativamente el riesgo de ser depredado y puede resultar ventajoso al permitirles seguir pistas olorosas dejadas por las presas y localizar de esta manera presas escondidas o inmóviles. No obstante, dado que los forrajeadores activos pertenecen al grupo de los Scleroglossa y los forrajeadores al acecho al de los Iguania, los dos grandes grupos en que se dividen los reptiles Squamata (*sensu* Estes *et al.*, 1988), no está claro si la presencia o ausencia de discriminación de olores de presas es una adaptación relacionada con el modo de forrajeo o simplemente el resultado de la inercia filogenética (Cooper, 1994c, 1995; Schwenk, 1993). Esta dicotomía entre los dos grupos de lagartos en cuanto a sus capacidades quimiosensoriales ha llevado en ocasiones a afirmar que los iguanios utilizan estímulos visuales para detectar y discriminar a sus presas, en contraposición con los escleroglossos que utilizan estímulos químicos para esa misma función (Cooper, 1994a, b).

Los trabajos más recientes sobre los estímulos que controlan el comportamiento depredador de lagartos del grupo Scleroglossa han puesto el énfasis en el papel de la quimiorrecepción en la discriminación de presas (revisados en Cooper, 1994a, b; Font, 1996) y la mayoría no han considerado el papel de otras modalidades sensoriales. Sin embargo, varios estudios han puesto de manifiesto la importancia de los estímulos visuales en el ataque depredador de algunas especies de lagartos de la familia Scincidae (*Eumeces fasciatus*, Burghardt, 1964; *E. laticeps*, Cooper, 1981; *E. okadae*, Hasegawa y Taniguchi, 1993; *Scincella lateralis*, Nicoletto, 1985a, b). Pese a que la capacidad para discriminar olores de presa está bien desarrollada en esta familia de lagartos (Burghardt,

1973b; Cooper y Vitt, 1989; Loop y Scoville, 1972). Recientemente, Kaufman y sus colaboradores (1996) han demostrado que *Varanus ambigularis* discrimina entre diferentes tipos de presas utilizando tanto estímulos químicos como visuales. Muy pocos trabajos han estudiado la posible participación de otros sentidos, como la olfacción y el gusto, en la captura de la presa (Burghardt, 1970a; Simon, 1983; Schwenk, 1985, 1995). No obstante, Schwenk (1993) ha demostrado que la olfacción está muy desarrollada en los geconidos y algunos estudios sugieren que podría estar implicada en la detección de presas en lagartos de esta familia (Chou *et al.*, 1988; Dial *et al.*, 1989). Estos estudios sugieren que el comportamiento de ataque en lagartos depende de una compleja interacción entre varias modalidades sensoriales. La importancia relativa de los diferentes estímulos sensoriales podría variar en función de factores como el tipo de presa, las condiciones del ambiente (e.g., luminosidad) y factores ontogenéticos (aprendizaje, maduración).

En general, los trabajos sobre el papel de diferentes estímulos en la discriminación de las presas en lagartos han descuidado los potenciales efectos de la experiencia previa del animal. Son muy escasos los estudios sobre la ontogenia de la discriminación de presas en lagartos (Brockhusen-Holzer y Curio, 1990; Burghardt, 1973b; Loop y Scoville, 1972) y apenas se ha investigado la influencia de la dieta o de la experiencia previa con un tipo de presa sobre la quimiorrecepción (Cruz-Neto y Andrade, 1993). Esto contrasta con el gran interés que han suscitado estos temas en el caso de las serpientes. A pesar de las preferencias congénitas que muchas serpientes muestran por los extractos de determinadas presas, se ha demostrado que estas preferencias son, dentro de ciertos límites, susceptibles de modificación por la experiencia. La respuesta a los hisopos puede modificarse por la experiencia previa con extractos de presa (Burghardt, 1969, 1970b), habituación (Burghardt, 1977a; Czaplicki, 1975) y por aprendizaje de aversión por el alimento (Burghardt *et al.*, 1973; Czaplicki *et al.*, 1975; Terrick *et al.*, 1995).

La dieta que reciben los animales en el laboratorio puede también alterar sus preferencias relativas por distintos estímulos químicos de presas, aunque el fenómeno no es universal (Fuchs y Burghardt, 1971; Gove y Burghardt, 1975; Loop, 1970). La experiencia con una determinada presa puede incrementar la respuesta de las serpientes a los estímulos químicos de dicha presa. Serpientes de la especie *Thamnophis radix* mantenidas desde el nacimiento con una dieta exclusiva de lombrices o de peces muestran al cabo de varios meses una preferencia por los estímulos químicos de la presa que han comido y responden a diluciones menos

concentradas de extractos de dichas presas (Burghardt, 1990). *Thamnophis radix* es, sin embargo, una especie generalista; otras especies congéneres que se especializan en un sólo tipo de presa (e.g., peces, *T. melanogaster*; lombrices, *T. butleri*) no exhiben un incremento en la sensibilidad a los extractos de presas no preferidas aun cuando se les fuerce a ingerirlas en el laboratorio (Ford y Burghardt, 1993). Otros estudios han demostrado que la experiencia con un tipo de presa no siempre incrementa la preferencia por los estímulos químicos de esa presa (Arnold, 1978; Mushinsky y Lotz, 1980), lo que sugiere que los efectos de la experiencia no son simplemente aditivos (Burghardt, 1990).

La lagartija ibérica, *Podarcis hispanica*, como otros lacértidos, es capaz de detectar e identificar olores de presa en experimentos con hisopos (Cooper, 1990a, b; Font, 1996). La interacción de los estímulos químicos de la presa con otro tipo de estímulos como los visuales no ha sido estudiada previamente en los lacértidos (no obstante véase Goosse y Bels, 1990). Sin embargo, Cooper (1994a) afirma que los lacértidos son sujetos particularmente difíciles para trabajar utilizando el método de los hisopos, ya que algunos individuos en un primer momento hacen lengüetazos dirigidos al aplicador impregnado con estímulos químicos de presa y a continuación hacen lengüetazos en otras direcciones "como si buscaran la presa". Esto sugiere que otro tipo de estímulos, además de los estímulos químicos, podrían ser necesarios para desencadenar el ataque a la presa. De hecho, los resultados de los experimentos descritos en el capítulo anterior indican que los estímulos visuales, en concreto el movimiento de la presa, podrían ser necesarios y suficientes para provocar el ataque a la presa. Por otra parte, los estímulos químicos parecían tener importancia ante presas nuevas y de movimientos lentos (véanse capítulos anteriores).

El objeto de este estudio fue investigar la interacción de estímulos químicos y visuales en el comportamiento depredador de la lagartija *Podarcis hispanica* y los efectos de la experiencia con la presa sobre esta interacción. Para ello estudiamos la respuesta de las lagartijas ante distintas combinaciones de estímulos químicos y visuales de la presa.

4.2. Métodos generales

Sujetos y condiciones de mantenimiento

Para este estudio utilizamos machos adultos de *Podarcis hispanica* (Sauria, Lacertidae) que capturamos en Burjassot (Valencia) con permiso de la Generalitat Valenciana (GV-Rept-02/91). En el laboratorio, los lagartos se mantuvieron aislados en terrarios de cristal o Plexiglas (25 x 30 x 50 cm) dentro de una habitación con la temperatura controlada (20-28°C). Una bombilla de 40 W suspendida sobre el centro de cada terrario, a unos 20 cm de altura sobre el sustrato, proporcionaba luz y un gradiente térmico durante 14 horas diarias que permitía a la lagartija termorregular. El suelo del terrario estaba cubierto con césped artificial. Sobre el césped situábamos una placa de petri con agua y una pequeña piedra que proporcionaba refugio a la lagartija. Desde su llegada al laboratorio, a las lagartijas se les dió de comer gusanos de la harina (larvas de *Tenebrio molitor*) dos o tres veces por semana. Este régimen se suplementó con un complejo vitamínico (A+D3) (Actifral) en gotas que se añadían al agua cada 15 días. Todas las lagartijas comieron cinco días antes del primer día experimental y no volvieron a ser alimentadas hasta completar el experimento.

Presas

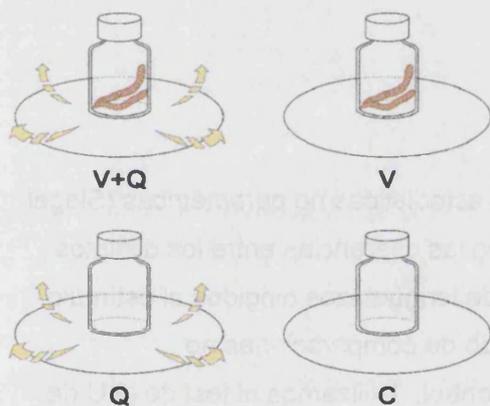
Los tipos de presa utilizados en estos experimentos fueron gusanos de la harina (larvas de *Tenebrio molitor*) y orugas de la polilla de los panales (larvas de *Galleria mellonella*) de tamaño similar (entre 22 y 26 mm de longitud). En el laboratorio, las lagartijas atacan y comen fácilmente ambos tipos de presa. Aunque las larvas de coleóptero y lepidóptero forman parte de la dieta natural de *Podarcis hispanica* (Carretero, 1993; Escarré y Vericad, 1981; Mellado *et al.*, 1975; Pérez-Mellado, 1983), el gusano de la harina y la oruga de los panales no son presas fácilmente accesibles en el campo y probablemente las lagartijas no las habían comido antes de llegar al laboratorio.

Métodos

El método que hemos empleado en estos experimentos se basa en presentar a la lagartija distintas combinaciones de estímulos químicos y visuales de la presa.

El estímulo visual lo proporcionaban dos presas dentro de un frasco hermético de cristal transparente. Al introducir dos presas aumentábamos la probabilidad de que en todo momento hubiera al menos una en movimiento. El estímulo químico consistía en un círculo de papel de filtro de 5 cm de diámetro impregnado con el olor de las presas. La impregnación química se realizaba introduciendo el papel durante una hora en un frasco que contenía 30 presas vivas, de tal forma que estas presas dejaban rastros olorosos al desplazarse sobre el papel. Elegimos esta forma de impregnación química en vez de los extractos utilizados por otros autores, porque consideramos que reproducía una situación más similar a la que puede encontrarse una lagartija en la naturaleza ya que imita las pistas olorosas que podría dejar una presa en el campo al desplazarse sobre una superficie.

Durante el experimento cada lagartija se sometió a cuatro combinaciones de estímulos diferentes:



1. Visual más Químico (V+Q): El frasco contenía presas y el papel estaba impregnado de olor de presa.

2. Visual (V): Un frasco con presas y un papel limpio.

3. Químico (Q): Un frasco vacío y un papel impregnado de olor de presa.

4. Control (C): Un frasco vacío y un papel limpio.

Todas las lagartijas se sometieron a las cuatro condiciones una por día durante cuatro días consecutivos y el orden de presentación fue contrabalanceado. Una hora antes del experimento retirábamos la piedra del interior de terrario de la lagartija. Todos los experimentos se realizaron entre las 11:30 y las 15:30 h. Durante el experimento, la habitación permanecía en penumbra y una radio encendida con una emisora de música clásica proporcionaba un fondo sonoro homogéneo. La temperatura ambiente de la habitación durante las pruebas fue de $25 \pm 1^\circ\text{C}$. La prueba se iniciaba introduciendo el estímulo en el centro del terrario del animal, debajo de la bombilla. A continuación, cada lagartija se observaba durante un minuto; si durante ese tiempo no se movía (cambiaba de postura o se desplazaba) la prueba se daba por finalizada. Las lagartijas que no se movieron en tres de las cuatro pruebas fueron descartadas. En el momento en que el animal se movía por primera vez, registrábamos los comportamientos que exhibía durante un periodo de tres minutos

utilizando un ordenador portátil equipado con un programa de registro de comportamiento (ligeramente modificado a partir de Unwin y Martin, 1987) . Se registraron las siguientes variables dependientes:

- Latencia al primer movimiento: tiempo en segundos desde la introducción del estímulo hasta que la lagartija se movía (si el animal no se movía anotábamos una latencia de 60 s);
- Número de lengüetazos dirigidos al estímulo (frasco y papel);
- Número de lengüetazos fuera del estímulo (dirigidos al substrato, al aire o a las paredes del terrario);
- Número de contactos de la boca cerrada del animal con el frasco;
- Número de ataques: contactos de la boca abierta de la lagartija con el frasco o mordiscos al papel;
- Número de relamidos: la lengua de la lagartija se desplaza por los bordes externos de la boca.

Análisis estadístico

Los datos se analizaron utilizando técnicas estadísticas no paramétricas (Siegel y Castellan, 1988; Zar, 1984). Para poner a prueba las diferencias entre los distintos tratamientos respecto a las latencias y al número de lengüetazos dirigidos al estímulo o fuera de él, utilizamos el test de Friedman seguido de comparaciones no paramétricas de los distintos tratamientos con el control. Utilizamos el test de la U de Mann-Whitney para estudiar las diferencias entre dos grupos distintos de lagartijas y el test de Wilcoxon para evaluar las diferencias en el número de ataques entre las condiciones V y V+Q , y en la frecuencia de lengüetazos antes y después de comer orugas. El nivel de probabilidad para rechazar la hipótesis nula fue de $\alpha = 0,05$ para todas las pruebas. Los datos se presentan como la media \pm SEM (el error estándar de la media) tanto en el texto como en las figuras.

4.3. Experimento 1

El objetivo de este experimento fue investigar la importancia relativa de estímulos químicos y visuales en desencadenar la investigación quimiosensorial (lengüetazos) y el ataque a la presa en función de la experiencia previa con la presa.

Para ello utilizamos dos grupos de lagartijas que diferían en el tiempo que llevaban en cautividad y en su experiencia con la presa.

4.3.1. Material y métodos

Utilizamos 23 machos adultos de *Podarcis hispanica* cuya longitud cabeza-cloaca (LCC) oscilaba entre 45 y 60 mm. Los experimentos se realizaron según el procedimiento descrito anteriormente usando como presa la larva del coleóptero *Tenebrio molitor* (el gusano de la harina). Realizamos el experimento con dos grupos de lagartos que llevaban distinto tiempo en el laboratorio. Once lagartijas llevaban en el laboratorio 21 días y formaban el grupo 21-d. El grupo 3-m lo formaban 12 lagartijas que habían permanecido más de tres meses en el laboratorio. Tanto las lagartijas del grupo 21-d como las del grupo 3-m tenían experiencia previa con las larvas de *Tenebrio*, aunque diferían en el número de larvas que habían comido. Desde su llegada al laboratorio, las lagartijas del grupo 21-d habían comido 5-8 gusanos de la harina y mientras que las del grupo 3-m habían comido un mínimo de 30 larvas.

4.3.2. Resultados

Tres lagartijas (una del grupo 21-d y dos del de 3-m) fueron descartadas al no moverse en tres de las cuatro pruebas. En el tratamiento Control algunas lagartijas no se movieron (tres en el grupo 21-d y cinco en el grupo 3-m); las que se movieron, normalmente caminaron por el terrario haciendo lengüetazos hacia el substrato y las paredes del terrario, pero dedicaron muy poca atención al estímulo (frasco más papel). En contraste, en los tratamientos que incluían estímulos visuales las lagartijas de ambos grupos se aproximaron al estímulo y lo investigaron quimiosensorialmente por medio de lengüetazos. Por otra parte, los dos grupos de lagartijas respondieron de forma diferente en el tratamiento Químico (Q). En el grupo 3-m sólo dos lagartijas se aproximaron y dirigieron lengüetazos al estímulo. Sin embargo, siete animales del grupo 21-d se aproximaron y dirigieron lengüetazos al estímulo en el tratamiento Q. En este segundo caso, las lagartijas solían realizar una intensa pulsación del suelo bucal ("bucal pulsing", Dial y Schwenk, 1996) antes de empezar a moverse y después se aproximaban al estímulo haciendo unos pocos lengüetazos dirigidos al aire y al substrato. La latencia al primer lengüetazo fue menor en el tratamiento Químico que

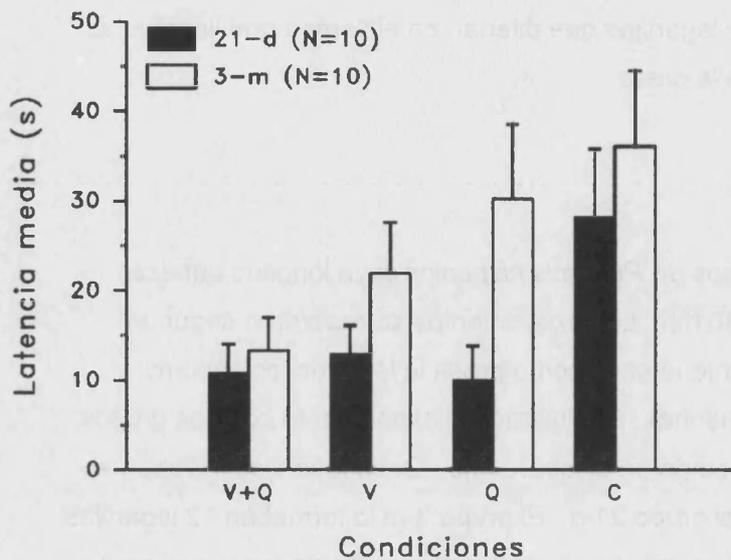


Fig. 4.1. Latencias medias al primer movimiento para los dos grupos de lagartijas.

en el Control (test de Wilcoxon, dos colas, $T = 4.5$, $N = 10$, $P < 0.02$). Los relamidos no se incluyen en los resultados porque fueron muy poco frecuentes.

Latencias

La figura 4.1 representa las latencias medias al primer movimiento para ambos grupos de lagartijas. No hubo diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos (test de Friedman: 21-d, $\chi^2_{r,4,10} = 7$, NS; 3-m, $\chi^2_{r,4,10} = 2.75$, NS).

Lengüetazos

El número medio de lengüetazos dirigidos al aire o al terrario fue similar en los cuatro tratamientos para ambos grupos de lagartijas (test de Friedman: 21-d, $\chi^2_{r,4,10} = 4.48$, NS; 3-m, $\chi^2_{r,4,10} = 7.62$, NS) (Fig. 4.2). En cambio, el número de lengüetazos dirigidos al estímulo fue diferente entre tratamientos (test de Friedman: 21-d, $\chi^2_{r,4,10} = 19.41$, $P < 0.001$; 3-m: $\chi^2_{r,4,10} = 25.41$, $P < 0.001$). Comparaciones múltiples de los tratamientos con el control mostraron que en el grupo 21-d las lagartijas dirigieron más lengüetazos al estímulo en las tres condiciones experimentales ($P < 0.05$). Por otra parte, las lagartijas del grupo 3-m realizaron más lengüetazos cuando estaba presente el estímulo visual (sólo o combinado con el estímulo químico) ($P < 0.05$), pero no hubo diferencias entre los lengüetazos dirigidos al estímulo químico aislado y al control (Fig. 4.3). El número de lengüetazos dirigidos al estímulo en la condición Q fue mayor en el grupo 21-d que en el 3-m (test de la U de Mann-Whitney: $U = 87$, $N_1 = N_2 = 10$, $P = 0,005$).

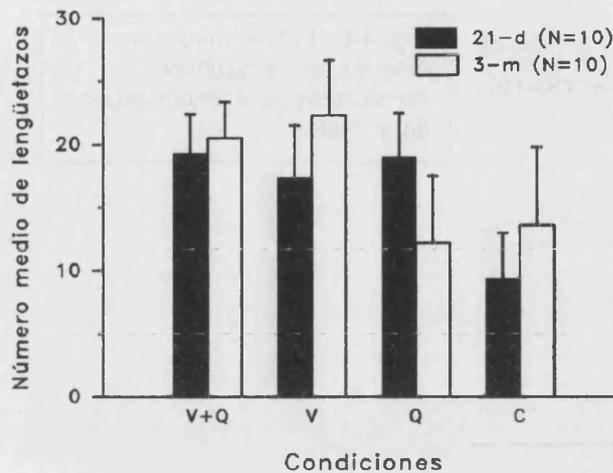


Fig. 4.2. Número medio de lengüetazos dirigidos fuera del estímulo en las diferentes condiciones para ambos grupos de lagartijas

Ataques

Tres lagartijas de cada grupo no atacaron en ninguna condición. Ninguna lagartija atacó al control, y sólo dos animales pertenecientes al grupo de 21-d atacaron al estímulo químico aislado (mordieron el papel). Los estímulos visuales desencadenaron ataques en lagartijas de ambos grupos. Cuatro lagartijas del grupo 21-d y tres del 3-m atacaron al estímulo visual aislado, mientras que seis lagartijas de cada grupo atacaron en la condición de visual más químico. El número de ataques fue mayor cuando, además del estímulo visual, estuvo presente el estímulo químico (puesto que la respuesta de ataque fue similar en los dos grupos de lagartos, hemos agrupado los datos de ambos grupos para el análisis estadístico, test de Wilcoxon, 2 colas, $T = 5.5$, $N = 13$, $P < 0.005$) (Fig. 4.4).

Aunque la mayoría de las lagartijas realizaron algún contacto con la boca cerrada, hubo una variación considerable en el número de contactos entre individuos. Las lagartijas sólo realizaron contactos cuando estuvo presente el estímulo visual y no

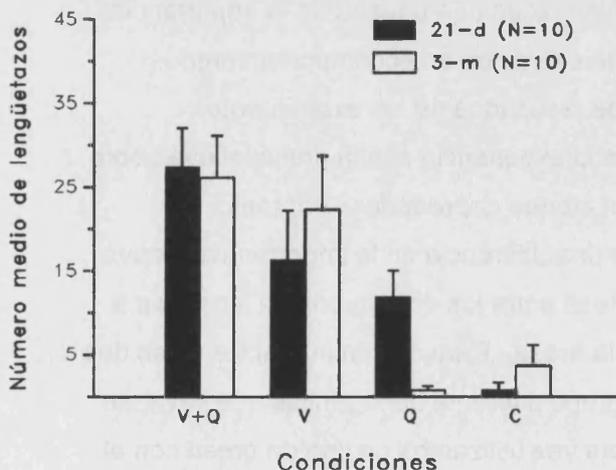


Fig. 4.3. Número medio de lengüetazos dirigidos al estímulo en las diferentes condiciones para ambos grupos de lagartijas

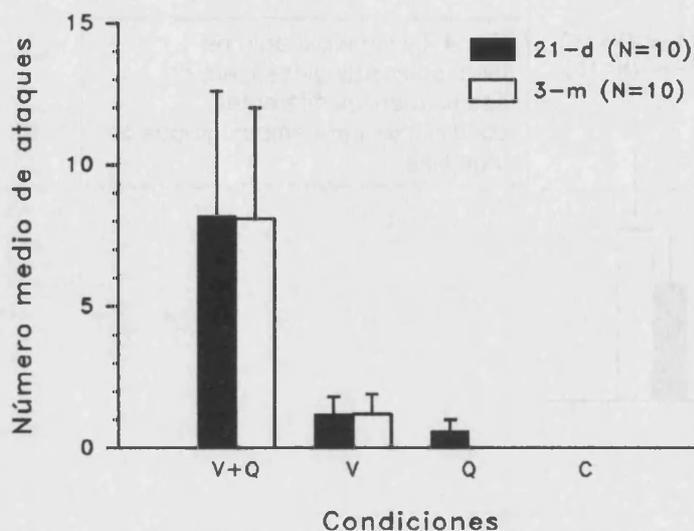


Fig. 4.4. Número medio de ataques en las distintas condiciones para ambos grupos de animales.

hubo diferencias significativas en el número de contactos entre los dos tratamientos que incluían este tipo de estímulos (V y V+C) (test de Wilcoxon, dos colas: 21-d, $T = 17$, $N = 10$, NS; 3-m, $T = 12$, $N = 9$, NS).

4.4. Experimento 2

Los resultados del experimento 1 muestran una menor respuesta a estímulos químicos de la presa en el grupo de lagartijas que llevaban más tiempo en el laboratorio. Este efecto de la cautividad sobre la respuesta a los estímulos químicos podría tener varias interpretaciones que no son mutuamente excluyentes, ya que ambos grupos de lagartijas diferían tanto en el tiempo que habían permanecido en cautividad, como en la experiencia previa con la larva de *Tenebrio*. Una posible explicación sería que la diferencia entre los dos grupos se debiera a un efecto inespecífico de la cautividad; es decir, que las condiciones de mantenimiento en cautividad induzcan una pérdida de la importancia de los estímulos químicos frente a otro tipo de estímulos en el comportamiento depredador de las lagartijas. No obstante, los resultados de los experimentos descritos en el capítulo anterior sugerían que la experiencia con la presa influye sobre las modalidades sensoriales implicadas en el ataque depredador. Por tanto, los resultados del experimento 1 podrían indicar una diferencia en la importancia relativa de los estímulos químicos y visuales de la presa entre los dos grupos de lagartijas a consecuencia de la distinta experiencia con la presa. Para discriminar entre estas dos hipótesis, repetimos el experimento con un grupo diferente de lagartijas que llevaban más de tres meses en el laboratorio, pero esta vez utilizamos un tipo de presa con el

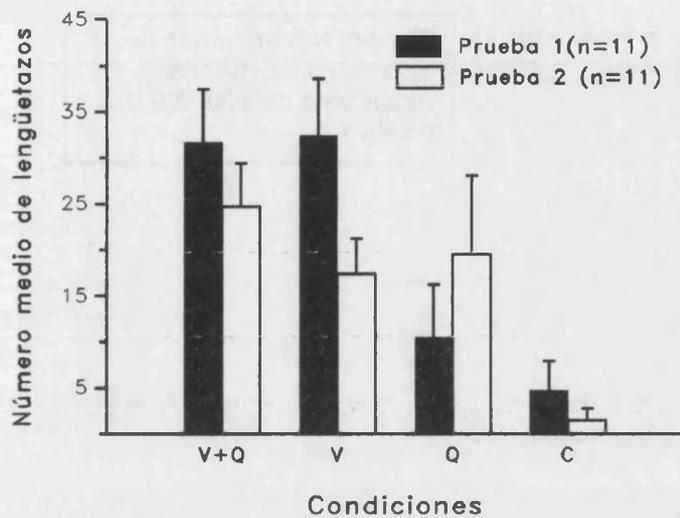


Fig. 4.5. Número medio de lengüetazos dirigidos al estímulo en las diferentes condiciones para ambas pruebas

que no tenían experiencia. En lagartos generalistas, un primer contacto con un tipo particular de presa podría ser necesario, y quizás suficiente, para aprender los estímulos químicos y/o visuales de esa presa. Para poner a prueba esta hipótesis, cada lagartija se sometió dos veces al experimento: antes y después de haber comido por primera vez la nueva presa.

4.4.1. Material y métodos

En este experimento utilizamos 15 machos adultos de *Podarcis hispanica* que no se habían utilizado en el experimento anterior. Estas lagartijas habían permanecido en el laboratorio durante al menos tres meses (entre tres y cinco meses) y durante este tiempo se habían alimentado con gusanos de la harina dos o tres veces por semana. Cada animal se sometió dos veces al protocolo experimental descrito previamente, utilizando como presa la larva del lepidóptero *Galleria melonella* (la polilla de los panales). En la prueba 1 las lagartijas no habían tenido contacto anteriormente con esta presa. Al acabar la prueba, alimentamos con dos larvas de *Galleria* a cada lagartija y cinco días más tarde repetimos el experimento (prueba 2).

4.4.2. Resultados

Descartamos dos de las 15 lagartijas porque no se movieron en tres de los tratamientos de cada una de las pruebas. Nueve lagartijas respondieron en ambas pruebas, dos lagartijas respondieron sólo en la prueba 1 y otras dos respondieron sólo en la prueba 2. En general, los resultados fueron similares a los del experimento 1.

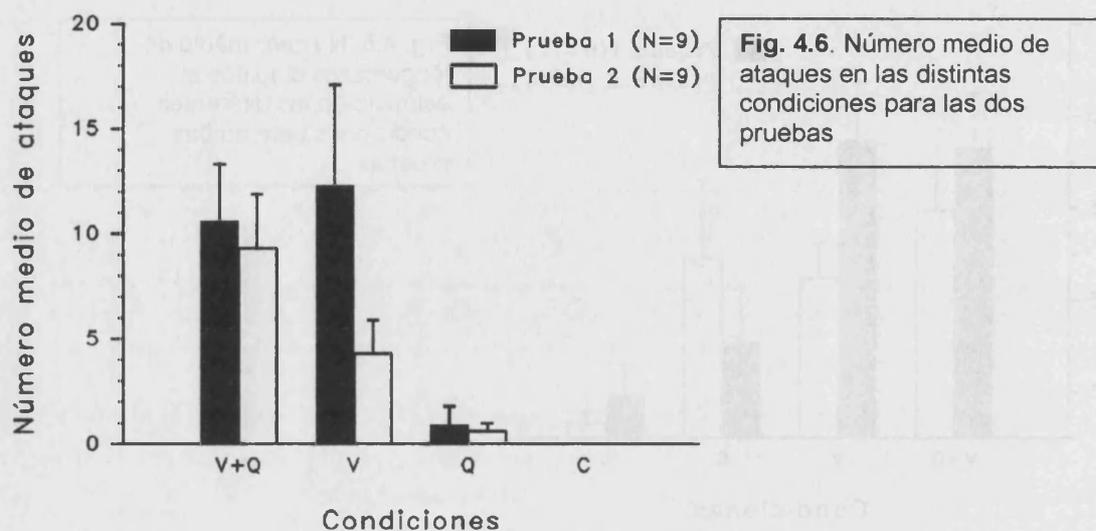


Fig. 4.6. Número medio de ataques en las distintas condiciones para las dos pruebas

Lengüetazos

Las diferencias en el número de lengüetazos dirigidos al estímulo en los distintos tratamientos fueron altamente significativas para las dos pruebas (test de Friedman: prueba 1, $\chi^2_{r, 4, 11} = 16.64$, $P < 0.001$; prueba 2, $\chi^2_{r, 4, 11} = 13.42$, $P < 0.001$) (Fig. 4.5). En ambas pruebas los animales emitieron significativamente más lengüetazos frente a los estímulos visuales (sólos o combinados con estímulos químicos) que en la condición control ($P < 0.05$). Sin embargo, la respuesta al estímulo químico fue distinta en las dos pruebas. En la primera prueba no hubo diferencias significativas en el número de lengüetazos dirigidos al estímulo químico respecto el control. Sin embargo, en la segunda prueba, después de haber comido la nueva presa, los animales emitieron significativamente más lengüetazos al estímulo químico aislado que al control ($P < 0.05$).

Ataques

Respecto a los ataques, una lagartija no atacó en ninguna prueba y otra sólo atacó en la prueba 1. Como en el primer experimento, los ataques se desencadenaron fundamentalmente ante estímulos visuales, sólo o combinados con estímulos químicos, aunque una lagartija mordió el papel en el tratamiento químico durante la prueba 1 y tres lagartijas hicieron lo mismo en la prueba 2. Durante la primera prueba (antes de comer *Galleria*) no hubo diferencias significativas en el número de ataques entre los tratamientos V y V+Q (test de Wilcoxon, dos colas: $T =$

26, $N = 10$, NS). En este caso, las lagartijas atacaron con mayor frecuencia durante la primera presentación de cualquiera de los dos tratamientos que incluían estímulos visuales (test de Wilcoxon, dos colas: $T = 0$, $N = 10$, $P = 0.001$). Sin embargo, durante la segunda prueba, el número de ataques fue mayor en el tratamiento V+Q que ante el estímulo visual aislado (test de Wilcoxon, dos colas: $T = 0$, $N = 9$, $P = 0.005$), de forma similar a lo que ocurría en el experimento 1 (Fig. 4.6).

4.5. Discusión general

4.5.1. Importancia relativa de estímulos químicos y visuales en el comportamiento depredador de las lagartijas

Los resultados de estos experimentos demuestran que los estímulos químicos en ausencia de estímulos visuales de la presa son capaces de desencadenar el ataque depredador en algunas lagartijas. No obstante, los ataques al estímulo químico fueron muy poco frecuentes, sólo dos lagartijas del experimento 1 y cuatro del experimento 2 atacaron en la condición Q. Los resultados de otros estudios con lagartos y serpientes indican que los estímulos visuales son importantes para orientar el ataque depredador, incluso en aquellas especies de serpientes en las que los estímulos químicos de la presa son esenciales para que se desencadene el ataque (Burhardt y Denny, 1983; Chiszar *et al.*, 1981; Drummond, 1985; Herzog y Burghardt, 1974; Macías-García y Drummond, 1995; Nicoletto, 1985a,b; Teather, 1991). Probablemente, en nuestros experimentos los estímulos visuales que proporcionan el papel y el vial son poco adecuados para orientar el ataque de las lagartijas. En los experimentos sobre discriminación química de presas utilizando hisopos, la combinación del olor de presa con el estímulo visual que proporciona el hisopo es suficiente para desencadenar el ataque en algunos lagartos y serpientes. La capacidad de los estímulos visuales del hisopo (tamaño y movimiento) para desencadenar el ataque podría variar entre distintas especies de lagartos y/o verse afectada por la experiencia previa del animal. Sin embargo, estos factores no han sido considerados en los numerosos estudios que se han realizado con este diseño experimental. Cooper (1990a, 1991) demostró utilizando el método de los hisopos que *Podarcis hispanica* y *P. muralis* eran capaces de discriminar olores de presa de otros olores. Más tarde, el mismo autor (Cooper, 1994a) reconoció que “estas especies fueron más difíciles de estudiar que muchas otras porque algunos individuos primero

realizaban lengüetazos al aplicador impregnado con sustancias químicas de presa y, a continuación, empezaban a hacer lengüetazos en otras direcciones como si buscaran la presa" (p.). En sus experimentos con lacértidos, muy pocos animales atacaron el hisopo (sólo una lagartija de cinco *P. hispanica* y tres de nueve *P. muralis*). Como el mismo Cooper (1994a) sugiere los estímulos químicos podrían servir para identificar la presa, pero otros estímulos podrían ser necesarios para desencadenar el ataque.

Las lagartijas podrían detectar los estímulos químicos que las presas depositan sobre el papel por medio de distintos sistemas quimiosensoriales, principalmente olfacción y vomerolfacción, aunque no podemos descartar la intervención del sentido del gusto, ya que

Podarcis hispanica posee numerosos botones gustativos en la mucosa bucal. Por tanto, los estímulos químicos del ambiente que la lengua capta e introduce en la cavidad bucal podrían, en principio, activar tanto el sistema vomeronasal como el gustativo. La intensa pulsación del suelo bucal que precedió a los lengüetazos y el hecho de que la latencia al primer lengüetazo fuera menor ante el estímulo químico que ante el control sugieren que las lagartijas detectan el estímulo químico desde cierta distancia por medio de la olfacción nasal. Posteriormente, las lagartijas se aproximaron e investigaron el estímulo utilizando el sistema lengua-órgano vomeronasal. Estos resultados apoyan indirectamente la hipótesis de Cowles y Phelan (1958) sobre las distintas funciones de los sistemas olfativo y vomeronasal. Según esta hipótesis, el sistema olfativo es más sensible para detectar compuestos a distancia, pero tiene menos capacidad discriminativa que el sistema vomeronasal. Cowles y Phelan (1958) sugirieron que la estimulación del sistema olfativo por compuestos volátiles desencadenaría lengüetazos que permitirían analizar compuestos no volátiles por el sistema vomeronasal. Aunque no ha sido verificada experimentalmente, esta hipótesis ha sido muy popular y ha recibido apoyo indirecto de algunos trabajos con serpientes y lagartos. En serpientes del género *Tamnophis*, la tasa de lengüetazos se eleva en presencia de aire impregnado con estímulos químicos y esta respuesta desaparece cuando se lesiona el nervio olfativo (Halpern y Kubie, 1983; Halpern *et al.*, 1985). Distel (1978a, b) demostró que la estimulación eléctrica del tracto olfativo pero no la del vomerolfativo provocaba lengüetazos en lagartos de la especie *Iguana iguana*. Por otra parte, en lagartos de la especie *Sceloporus occidentalis*, Duvall (1981) observó que la latencia al primer lengüetazo era menor cuando estaban presentes distintos estímulos químicos que ante el agua destilada que

utilizaba como control. Este resultado es similar al nuestro y apoya la idea de que la detección de compuestos volátiles por el sistema olfativo activa el sistema lengua-órgano vomeronasal.

En todos los grupos de lagartijas de nuestros experimentos, la visión de una presa estimuló la investigación quimiosensorial de la misma y el comportamiento de ataque, aún en ausencia de estímulos químicos de la presa. Esto sugiere que las lagartijas de la especie *Podarcis hispanica* son capaces de detectar y discriminar presas por medio de estímulos visuales, además de por estímulos químicos. Por otra parte, los estímulos visuales de la presa son críticos para que se desencadene el ataque depredador, ya que como hemos visto los estímulos químicos en ausencia de estímulos visuales adecuados rara vez provocaron ataques en nuestros experimentos. Estos resultados junto con los de los experimentos del capítulo anterior apoyan la importancia de la visión en el comportamiento depredador de *Podarcis hispanica*. Otros autores han señalado la relevancia de los estímulos visuales en distintos aspectos del comportamiento depredador de varias especies de lagartos. En general, los estímulos visuales son importantes en la orientación del mordisco depredador (Cooper, 1981), en la discriminación y elección de las presas (Askew *et al.*, 1970; Brockhusen-Holzer y Curio, 1990; Burghardt, 1964; Díaz y Carrascal, 1993; Kaufman *et al.*, 1996; Reznick *et al.*, 1981) y en el rechazo de presas aversivas (Boyden, 1976; Hasegawa y Taniguchi, 1994; Sexton, 1964).

Aunque los estímulos visuales de la presa por sí solos desencadenaron el ataque depredador en las lagartijas, el número de ataques fue mayor cuando además de los estímulos visuales estaban también presentes los estímulos químicos. Nicoletto (1985a, b) estudió la respuesta de lagartos de la especie *Sincella lateralis* (Scincidae) a diferentes combinaciones de estímulos químicos y visuales de la presa y obtuvo un resultado similar al nuestro. Nicoletto (1985a) demostró que estos lagartos respondían principalmente a los estímulos visuales de la presa y que estos eran suficientes para desencadenar el ataque. Sin embargo, los estímulos químicos parecían tener un efecto "aditivo" puesto que la tasa de lengüetazos aumentaba en el sentido control < químico < visual < visual/ químico, aunque estas diferencias no fueron estadísticamente significativas. No se han realizado otros estudios sobre la interacción entre estímulos químicos y visuales de la presa en el comportamiento depredador de otras especies de lagartos, pero existen estudios similares con varias especies de serpientes y con algunos anfibios. Los resultados de algunos trabajos sobre los estímulos implicados en el comportamiento depredador de serpientes de la

familia Colubridae sugieren un efecto sinérgico similar al observado en nuestros experimentos. En estas serpientes el reconocimiento de la presa está mediado principalmente por estímulos químicos, aunque las serpientes responden tanto a estímulos químicos como visuales de las presas. En algunos casos se ha demostrado que la respuesta se incrementa ante la combinación de estímulos químicos y visuales de la presa (Burghardt y Denny, 1983; Chiszar, 1990; Drummond, 1985; Shivik, 1998). No obstante, otros estudios con serpientes de la misma familia no encuentran interacción entre ambos tipos de estímulos (Chiszar *et al.*, 1981; Teather, 1991). Durante mucho tiempo se consideró que el comportamiento depredador de los anfibios estaba controlado casi exclusivamente por estímulos visuales (Eibl-Eibesfeldt, 1952; Ewert, 1987; Freed, 1988; Ingle, 1968, 1971). Sin embargo, estudios más recientes han puesto de manifiesto la importancia de los estímulos químicos sobre todo en condiciones de baja luminosidad (Lindquist y Bachmann, 1982; Luthardt y Roth, 1982; Roth, 1976; Sternthal, 1974; Uiblein, 1992; Uiblein *et al.*, 1992). Los resultados de algunos de estos estudios demuestran que algunas especies de anuros y de urodelos detectan, localizan y capturan las presas de forma más eficaz cuando los estímulos visuales están combinados con estímulos químicos (Lindquist y Bachmann, 1982; Luthardt y Roth, 1982; Sternthal, 1974).

4.5.2. Influencia de la experiencia previa en la respuesta a estímulos químicos y visuales

En el experimento 1, las lagartijas que tenían más experiencia con la presa no respondieron ante el estímulo químico aislado. Esta disminución de la respuesta al estímulo químico del grupo 3-m respecto al grupo 21-d no parece deberse al hecho de que las lagartijas del grupo 3-m hubieran permanecido más tiempo en cautividad, puesto que las lagartijas del experimento 2 que llevaban el mismo tiempo en cautividad respondieron a los estímulos químicos de una presa diferente a la que comían habitualmente. Una posible interpretación de estos resultados sería que ante una presa familiar los estímulos químicos pierden relevancia en relación a los estímulos visuales de esa presa. Como veíamos en el capítulo anterior, las lagartijas exploran quimiosensorialmente por medio de lengüetazos las primeras veces que se encuentran con un tipo de presa, pero a medida que se familiarizan con un tipo de presa el ataque se desencadena por estímulos visuales sin investigación quimiosensorial previa. Esto no implica que las lagartijas no detecten y reconozcan los

estímulos químicos de las presas que comen habitualmente, puesto que en las lagartijas del grupo 3-m los estímulos químicos y visuales combinados desencadenaron más ataques que los estímulos visuales aislados. La falta de respuesta a los estímulos químicos en ausencia de estímulos visuales podría deberse a un proceso de aprendizaje del tipo que algunos autores denominan "holgazanería aprendida" (*learned laziness*, Engberg *et al.*, 1972). Con el tiempo se podrían ir acumulando en el terrario de la lagartija compuestos químicos de la presa que come habitualmente, de tal forma que el olor de esa presa no indicaría su presencia en el terrario. Las búsquedas infructuosas podrían llevar a la lagartija a disociar el estímulo químico con la presencia de la presa. Las lagartijas podrían haber aprendido a no responder con exploración ante estímulos químicos de la presa que comen habitualmente si no hay una presa a la vista debido a una falta de refuerzo en la exploración desencadenada por los estímulos químicos. Burghardt (1992) mantuvo durante varios días serpientes recién nacidas de la especie generalista *Thamnophis sirtalis* expuestas a un ambiente con estímulos químicos de peces o lombrices. Las presas estaban dentro de un recipiente opaco, cubierto con una tapa de plástico de forma que las serpientes podían olerlas pero no podían capturarlas y comerlas. Después de un día de permanencia en una caja sin estímulos químicos de presa, el autor investigó las respuestas de los dos grupos de serpientes a hisopos impregnados con extractos de las distintas presas. Las serpientes respondieron menos a los extractos de la presa a cuyos estímulos químicos habían sido expuestas. De forma similar a nuestros resultados con el grupo 3-m, el extracto de la presa a la que las serpientes habían sido expuestas no desencadenaba ni exploración ni ataques. Estos resultados tienen importantes implicaciones para el diseño e interpretación de los experimentos sobre las respuestas de los animales a estímulos químicos de presas y al alimento en general. La escasa respuesta al estímulo químico observada en algunos experimentos con lagartos podría deberse a la experiencia previa de los animales con ese tipo particular de presa o a la mera exposición a olores de esa presa presentes en el laboratorio.

Por otra parte, los resultados del experimento 2 demuestran que ante una potencial presa con la cual la lagartija no ha tenido experiencia previa, el animal responde a aspectos visuales de la misma (posiblemente forma, tamaño y movimiento). En cambio, la respuesta a los estímulos químicos de una presa "nueva" requiere de, al menos, un primer contacto con ese tipo de presa. Las lagartijas sólo respondieron a los estímulos químicos de la nueva presa después de haber capturado

e ingerido dos de esas presas. Tras esa experiencia, las lagartijas respondieron con un incremento en la tasa de lengüetazos y ataques a los estímulos tanto visuales como químicos de esa presa.

En conjunto, los resultados de ambos experimentos indican que la experiencia previa del animal afecta en gran medida al comportamiento depredador de las lagartijas de la especie *Podarcis hispanica* y, en particular, modifica la respuesta a los estímulos químicos de la presa. Sin embargo, el papel modulador de la experiencia sobre el comportamiento depredador de los reptiles ha sido objeto de muy pocos estudios (Burghardt, 1978). La mayoría de los reptiles son especies precoces o nidífugas, en las que la alimentación parental es virtualmente inexistente por lo que deben encontrar su propia comida desde el momento del nacimiento. En consecuencia, es de esperar que el reconocimiento inicial de la comida ocurra rápidamente (al poco tiempo de nacer) y en ausencia de experiencia previa, de forma "innata" (en el sentido de no aprendido) (Suboski, 1992). En experimentos con hisopos, las serpientes recién nacidas de la familia Colubridae responden diferencialmente a extractos de las presas que constituyen la dieta habitual de su especie (Arnold, 1992; Burghardt, 1967, 1969, 1970b; revisado en Burghardt, 1990 y 1993). Los pocos estudios sobre la respuesta de lagartos recién nacidos ante estímulos químicos de presas han obtenido resultados contradictorios. Los lagartos recién nacidos de la especie *Eumeces fasciatus* realizaron más lengüetazos ante extractos acuosos de dos de sus presas (gusanos de la harina y ratones) que ante extractos de lombrices o agua (Burghardt, 1973b). Este resultado sugiere que esta especie de lagarto podría poseer preferencias químicas "innatas" similares a las de las serpientes. Sin embargo, en el experimento con *E. fasciatus* muy pocos lagartos atacaron al hisopo impregnado con olor de presa. Por otra parte, con un diseño experimental similar y utilizando recién nacidos de otra especie de lagarto del mismo género, *Eumeces inexpectatus*, no encontraron diferencias en el número de lengüetazos a extractos de distintas presas respecto del control. Además, los lagartos no atacaron en ninguna presentación. Loop y Scoville (1972) sugieren que estímulos visuales como el movimiento de la presa serían necesarios para desencadenar el ataque depredador en estos lagartos recién nacidos. Experimentos con lagartos recién nacidos de otra especie, *Sceloporus malachiticus*, apoyan la importancia de los estímulos visuales en el reconocimiento de las presas en neonatos. Estos lagartos distinguían de forma "innata" entre distintos tipos de presa en base a la coloración y a alguna otra característica (probablemente olor) y evitaban atacar insectos

aposemáticos en su primer encuentro (Reznick *et al.*, 1981). Las preferencias químicas “innatas” podrían ser valiosas en el caso de lagartos con especializaciones dietarias, pero no tanto en el caso de lagartos generalistas, como la lagartija ibérica (*Podarcis hispanica*). Es difícil que exista un patrón químico común a la gran variedad de artrópodos que forman parte de la dieta de muchos lagartos. Sin embargo, estas presas comparten una serie de características visuales que pueden formar parte de un patrón general de la presa, como pueden ser un rango de tamaños limitado y una forma más o menos alargada. Probablemente, para muchos lagartos que depredan sobre una gran variedad de especies de invertebrados cualquier objeto móvil de pequeño tamaño podría corresponder a una presa potencial y desencadenaría el ataque depredador. Tras el ataque el lagarto podría ingerir o soltar la presa en función de su sabor. Nuestros resultados con la larva de *Galleria* sugieren que, en ese primer contacto, los lagartos asociarían los estímulos visuales con los estímulos químicos de esa presa. Esta información adicional podría ser útil para detectar, localizar y/o discriminar otros ejemplares de ese tipo de presa en encuentros posteriores.

En tortugas recién nacidas, la primera experiencia con un tipo de alimento determina las preferencias alimenticias del animal en el futuro (Burghardt y Hess, 1966). Esta primacía de la experiencia alimenticia temprana sobre la elección futura del alimento ha recibido el nombre de “impronta” o “troquelado” del alimento (“food imprinting”). Algunos estudios con serpientes han demostrado que, a pesar de las preferencias congénitas que muchas serpientes muestran por los extractos de determinadas presas, la respuesta a los hisopos puede modificarse por la experiencia dietaria del animal. La experiencia con una determinada presa puede incrementar la respuesta de las serpientes a los estímulos químicos de dicha presa. Serpientes de varias especies del género *Thamnophis* mantenidas desde el nacimiento con una dieta exclusiva de lombrices o de peces al cabo de varios meses responden preferentemente a los estímulos químicos de la presa que han comido (Burghardt, 1990; Fuchs y Burghardt, 1971; Lyman-Henley y Burghardt, 1995). Un incremento similar de la respuesta a los estímulos químicos de la presa con la que son alimentadas se ha observado en serpientes de la especie *Elaphe obsoleta* (Loop, 1970). Sin embargo, este efecto de la dieta no es universal. Experimentos con serpientes de los géneros *Natrix* y *Nerodia* no encuentran ningún efecto de la dieta sobre las preferencias por estímulos químicos de determinadas presas (Dunbar, 1979; Mushinsky y Lotz, 1980). En lagartos, los resultados del único estudio sobre el efecto de la dieta en la discriminación de olores de presa son contradictorios. Cruz-Neto y

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

En conclusión, nuestros resultados muestran que las modalidades sensoriales que utiliza *Podarcis hispanica* durante la depredación son dependientes del contexto y la importancia relativa de las distintas modalidades sensoriales puede variar en función de la interacción de diversos factores relacionados con la presa (mecanismos antidepredadores, movilidad) y con la experiencia previa de las lagartijas. La Fig. 4.7 resume la posible implicación de varias modalidades sensoriales en las distintas fases de la alimentación de *Podarcis hispanica* en función de algunas características de la presa.

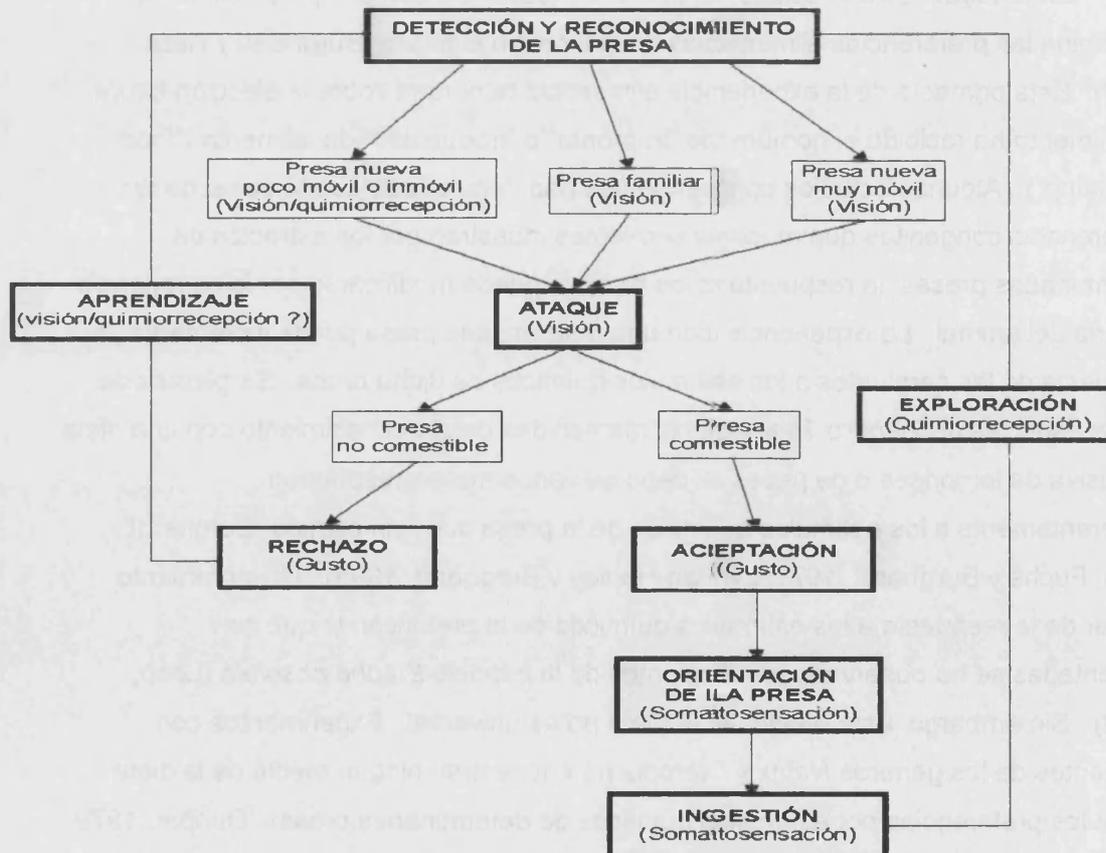


Fig 4.7. Modalidades sensoriales implicadas en distintas fases de la alimentación de *Podarcis hispanica* en función de distintas características de la presa.

Referencias

- Alving, W.R., & Kardong, K.V. (1996). The role of the vomeronasal organ in rattlesnake (*Crotalus viridis oreganus*) predatory behavior. *Brain, Behavior and Evolution*, **48**, 165-172.
- Arnold, S.J. (1978). Some effects of early experience on the feeding responses in the common garter snake, *Thamnophis sirtalis*. *Animal Behaviour*, **26**, 455-462.
- Askew, H.R., Musimeci, M., Sloane, L., & Stephan, L. (1970). Effects of prey movement and background on predatory behavior of chameleons. *Psychonomic Science*, **20**, 171
- Boyden, T.C. (1976). Butterfly palatability and mimicry: Experiments with *Ameiva* lizards. *Evolution*, **30**, 73-81.
- Brockhusen-Holzer, F. von, & Curio, E. (1990). Ethotypic variation of prey recognition in juvenile *Anolis lineatopus* (Reptilia: Iguanidae). *Ethology*, **86**, 19-32.
- Burghardt, G.M. (1964). Effects of prey size and movement on the feeding behavior of the lizards *Anolis carolinensis* and *Eumeces fasciatus*. *Copeia*, **3**, 576-578.
- Burghardt, G.M. (1967). Chemical-cue preferences of inexperienced snakes: Comparative aspects. *Science*, **157**, 718-721.
- Burghardt, G.M. (1969). Comparative prey-attack studies in newborn snakes of the genus *Thamnophis*. *Behaviour*, **33**, 77-114.
- Burghardt, G.M. (1970a). Chemical perception in reptiles. En J.W. Johnston, Jr., D.G. Moulton & A. Turk (Eds.), *Communication by Chemical Signals* (pp. 241-308). New York: Appleton-Century-Crofts.
- Burghardt, G.M. (1970b). Intraspecific geographical variation in chemical food cue preferences of newborn garter snakes (*Thamnophis sirtalis*). *Behaviour*, **36**, 246-257.
- Burghardt, G.M. (1973a). Instinct and innate behavior: Toward an ethological psychology. En J.A. Nevin & G.S. Reynolds (Eds.), *The Study of Behavior: Learning, Motivation, Emotion, and Instinct* (pp. 322-400). Glenview, Illinois: Scott, Foresman and Company.
- Burghardt, G.M. (1973b). Chemical release of prey attack: Extension to newly hatched lizards, *Eumeces fasciatus*. *Copeia*, **1973**, 178-181.
- Burghardt, G.M. (1977a). Learning processes in reptiles. En C. Gans & D. Tinkle (Eds.), *Biology of the Reptilia*, vol.7 (pp. 555-681). New York: Academic Press.
- Burghardt, G.M. (1977b). The ontogeny, evolution, and stimulus control of feeding in humans and reptiles. En M.R. Kare & O. Maller (Eds.), *The Chemical Senses and Nutrition* (pp. 253-275). New York: Academic Press.
- Burghardt, G.M. (1978). Behavioral ontogeny in reptiles: Whence, whither, and why?. En G.M. Burghardt & M. Bekoff (Eds.), *The Development of Behavior: Comparative and Evolutionary Aspects* (pp. 149-174). New York: Garland STPM Press.
- Burghardt, G.M. (1990). Chemically mediated predation in vertebrates: Diversity, ontogeny, and information. En D.W. MacDonald, D. Müller-Schwarze & S.E. Natynczuk (Eds.), *Chemical Signals in Vertebrates*, vol. 5 (pp. 475-499). Oxford: Oxford University Press.
- Burghardt, G.M. (1992). Prior exposure to prey cues influences chemical prey preference and prey choice in neonatal garter snakes. *Animal Behaviour*, **44**, 787-789.

- Burghardt, G.M. (1993). The comparative imperative: Genetics and ontogeny of chemoreceptive prey responses in natricine snakes. *Brain, Behavior and Evolution*, **41**, 138-146.
- Burghardt, G.M., & Denny, D. (1983). Effects of prey movement and prey odor on feeding in garter snakes. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **62**, 329-347.
- Burghardt, G.M., & Hess, E.H. (1966). Food imprinting in the snapping turtle, *Chelydra serpentina*. *Science*, **151**, 108-109.
- Burghardt, G.M., & Pruitt, C.H. (1975). Role of the tongue and senses in feeding of naive and experienced garter snakes. *Physiology & Behavior*, **14**, 185-194.
- Burghardt, G.M., Wilcoxon, H.C., & Czaplicki, J.A. (1973). Conditioning in garter snakes: Aversion to palatable prey induced by delayed illness. *Animal Learning and Behavior*, **1**, 317-320.
- Carretero, M.A. (1993). Ecología de los lacértidos en arenales costeros del Noreste ibérico. Tesis Doctoral, Universidad de Barcelona, Barcelona.
- Chiszar, D. (1990). The behavior of the brown tree snake: A study in applied comparative psychology. En D.A. Dewsbury (Ed.), *Contemporary Issues in Comparative Psychology* (pp. 101-123). Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates.
- Chiszar, D., Radcliffe, C.W., Scudder, K.M., & Duvall, D. (1983). Strike-induced chemosensory searching by rattlesnakes: The role of envenomation-related chemical cues in the post-strike environment. En D. Müller-Schwarze, & R.M. Silverstein (Eds.), *Chemical Signals in Vertebrates*, vol. 3 (pp. 1-24). New York: Plenum.
- Chiszar, D., Melcer, T., Lee, R., Radcliffe, C.W., & Duvall, D. (1990). Chemical cues used by prairie rattlesnakes (*Crotalus viridis*) to follow trails of rodent prey. *Journal of Chemical Ecology*, **16**, 79-86.
- Chiszar, D., Radcliffe, C.W., Overstreet, R., Poole, T., & Byers, T. (1985). Duration of strike-induced chemosensory searching in cottonmouths (*Agkistrodon piscivorus*) and a test of the hypothesis that striking prey creates a specific search image. *Canadian Journal of Zoology*, **63**, 1057-1061.
- Chiszar, D., Taylor, S.V., Radcliffe, C.W., Smith, H.M., & O'Connell, B. (1981). Effects of chemical and visual stimuli upon chemosensory searching by garter snakes and rattlesnakes. *Journal of Herpetology*, **15**, 415-424.
- Chou, L.M., Leong, C.F., & Choo, B.L. (1988). The role of optic, auditory and olfactory senses in prey hunting, by two species of geckos. *Journal of Herpetology*, **22**, 349-351.
- Cooper, W.E., Jr. (1981a). Head-first swallowing of large prey by a scincid lizard, *Eumeces laticeps*. *Journal of Herpetology*, **15**, 371-373.
- Cooper, W.E., Jr. (1981b). Visual guidance of predatory attack by a scincid lizard, *Eumeces laticeps*. *Animal Behaviour*, **29**, 1127-1136.
- Cooper, W.E., Jr. (1990a). Prey odour discrimination by lizards and snakes. En D.W. MacDonald, D. Müller-Schwarze & S.E. Natynczuk (Eds.), *Chemical Signals in Vertebrates*, vol. 5 (pp. 533-538). Oxford: Oxford University Press.
- Cooper, W.E., Jr. (1990b). Prey odor detection by teiid and lacertid lizards and the relationship of prey odor detection to foraging mode in lizard families. *Copeia*, **1990**, 237-242.

- Cooper, W.E., Jr. (1991). Responses to prey chemicals by a lacertid lizard, *Podarcis muralis*: Prey chemical discrimination and poststrike elevation in tongue-flick rate. *Journal of Chemical Ecology*, **17**, 849-863.
- Cooper, W.E., Jr. (1994a). Chemical discrimination by tongue-flicking in lizards: A review with hypotheses on its origin and its ecological and phylogenetic relationships. *Journal of Chemical Ecology*, **20**, 439-487.
- Cooper, W.E., Jr. (1994b). Multiple functions of extraoral lingual behaviour in iguanian lizards: Prey capture, grooming and swallowing, but not prey detection. *Animal Behaviour*, **47**, 765-775.
- Cooper, W.E., Jr. (1994c). Prey chemical discrimination, foraging mode, and phylogeny. En L.J. Vitt & E.R. Pianka (Eds.), *Lizard Ecology: Historical and Experimental Perspectives* (pp. 95-116). Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Cooper, W. E., Jr. (1995). Foraging mode, prey discrimination, and phylogeny in lizards. *Animal Behaviour*, **50**, 973-985.
- Cooper, W.E., & Vitt, L.J. (1989). Prey odor discrimination by the broad-headed skink (*Eumeces laticeps*). *Journal of Experimental Zoology*, **249**, 11-16.
- Cowles, R.B., & Phelan, R.L. (1958). Olfaction in rattlesnakes. *Copeia*, **1958**, 77-83.
- Cruz-Neto, A.P., & Andrade, D.V. (1993). The effect of recent diet on prey odor discrimination by juvenile tegu lizard, *Tupinambis teguixin* (Sauria, Teiidae). *Zool. Anz.*, **230**, 123-129.
- Czaplicki, J. (1975). Habituation of the chemically elicited prey-attack response in the diamond-backed water snake, *Natrix rhombifera rhombifera*. *Herpetologica*, **31**, 403-409.
- Czaplicki, J.A., Porter, R.H., & Wilcoxon, H.C. (1975). Olfactory mimicry involving garter snakes and artificial models and mimics. *Behaviour*, **54**, 60-71.
- Desfilis, E., Font, E., & Gómez, A. (1993). An ethological study of feeding in the lizard, *Podarcis hispanica*. En E.D. Valakos, W. Böme, V. Pérez-Mellado & P. Maragou (Eds.), *Lacertids of the Mediterranean Basin* (pp. 183-198). Athens: Hellenic Zoological Society.
- Dial, B.E., & Schwenk, K. (1996). Olfaction and predator detection in *Coleonyx brevis* (Squamata: Eublepharidae), with comments on the functional significance of buccal pulsing in geckos. *Journal of Experimental Zoology*, **276**, 415-424.
- Dial, B.E., Weldon, P.J., & Curtis, B. (1989). Chemosensory identification of snake predators (*Phyllorhynchus decurtatus*) by banded geckos (*Coleonyx variegatus*). *Journal of Herpetology*, **23**, 224-229.
- Diaz, J.A., & Carrascal, L.M. (1993). Variation in the effect of profitability on prey size selection by the lacertid lizard *Psammotromus algirus*. *Oecologia*, **94**, 23-29.
- Distel, H. (1978a). Behavioral responses to the electrical stimulation of the brain in the green iguana. En N. Greenberg & P.D. MacLean (Eds.), *Behavior and Neurology of Lizards* (pp. 135-147). Rockville, Maryland: National Institute of Mental Health.
- Distel, H. (1978b). Behavior and electrical brain stimulation in the green iguana, *Iguana iguana* L. II. Stimulation effects. *Experimental Brain Research*, **31**, 353-367.

- Drummond, H.M. (1985). The role of vision in predatory behaviour of natricine snakes. *Animal Behaviour*, **33**, 206-215.
- Dunbar, G.L. (1979). Effects of early feeding experience on chemical preference of the northern water snake, *Natrix s. sipedon* (Reptilia, Serpentes, Colubridae). *Journal of Herpetology*, **13**, 165-169.
- Duvall, D. (1981). Western fence lizard (*Sceloporus occidentalis*) chemical signals. II. A replication with naturally breeding adults and a test of the Cowles and Phelan hypothesis of rattlesnake olfaction. *Journal of Experimental Zoology*, **218**, 351-361.
- Eibl-Eibesfeldt, I. (1952). Nahrungserwerb und Beuteschema der Erdkröte (*Bufo bufo*). *Behaviour*, **4**, 1-35.
- Engberg, L.A., Hansen, G., Welker, R.L., & Thomas, D.R. (1972). Acquisition of key-pecking via autoshaping as a function of prior experience: "Learned laziness"? *Science*, **178**, 1002-1004.
- Escarré, A., & Vericad, J.R. (1981). *Fauna Alicantina. I. Saurios y Ofidios*. Alicante: Instituto de Estudios Alicantinos.
- Estes, R., de Queiroz, K., & Gauthier, J. (1988). Phylogenetic relationships within Squamata. En R. Estes & G. Pregill (Eds.), *Phylogenetic Relationships of the Lizard Families* (pp. 119-281). Stanford: Stanford University Press.
- Ewert, J.P. (1987). Neuroethology of releasing mechanisms: Prey-catching in toads. *Behavioral and Brain Sciences*, **10**, 337-405.
- Freed, A.N. (1988). The use of visual cues for prey selection by foraging treefrogs (*Hyla cinerea*). *Herpetologica*, **44**, 18-24.
- Font, E. (1996). Los sentidos químicos de los reptiles: Un enfoque etológico. En F. Colmenares (Ed.), *Etología, Psicología Comparada y Comportamiento Animal* (pp. 197-259). Madrid: Editorial Síntesis.
- Ford, N.B., & Burghardt, G.M. (1993). Perceptual mechanisms and the behavioral ecology of snakes. En R.A. Seigel & J.T. Collins (Eds.), *Snakes: Ecology and Behavior* (pp. 117-164). New York: McGraw-Hill.
- Fuchs, J., & Burghardt, G.M. (1971). Effects of early feeding experience on the responses of garter snakes to food chemicals. *Learning and Motivation*, **2**, 271-279.
- Goosse, V., & Bels, V.L. (1990). Analyse comportementale et fonctionnelle des touchers linguaux lors de l'exploration et de la prise de nourriture chez le lézard vert (*Lacerta viridis*, Laurenti 1768). *Bull. Soc. Herpetol. Fr.*, **53**, 31-39.
- Gove, D., & Burghardt, G.M. (1975). Responses of ecologically dissimilar populations of the water snake, *Natrix s. sipedon*, to chemical cues from prey. *Journal of Chemical Ecology*, **1**, 25-40.
- Graves, B.M., & Duvall, D. (1985). Avomeric prairie rattlesnakes (*Crotalus viridis*) fail to attack rodent prey. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **67**, 161-166.
- Graves, B.M., & Halpern, M. (1989). Chemical access to the vomeronasal organs of the lizard *Chalcides ocellatus*. *Journal of Experimental Zoology*, **249**, 150-157.
- Halpern, J., Erichsen, E., & Halpern, M. (1985). Role of olfactory and vomeronasal senses on garter snake response to airborne odorants. *Soc. Neurosci. Abstracts*, **11**, 1221.

- Halpern, M. (1992). Nasal chemical senses in reptiles: Structure and function. En C. Gans & D. Crews (Eds.), *Biology of the Reptilia, vol. 18: Hormones, Brain, and Behavior* (pp. 423-523). Chicago: The University of Chicago Press.
- Halpern, M., & Frumin, N. (1979). Roles of the vomeronasal and olfactory systems in prey attack and feeding in adult garter snakes. *Physiology & Behavior*, **22**, 1183-1189.
- Halpern, M., & Kubie, J.L. (1980). Chemical access to the vomeronasal organs of garter snakes. *Physiology & Behavior*, **24**, 367-371.
- Halpern, M., & Kubie, J.L. (1983). Snake tongue flicking behavior: Clues to vomeronasal system functions. En D. Müller-Schwarze & R.M. Silverstein (Eds.), *Chemical Signals in Vertebrates, vol. 3* (pp. 45-72). New York: Plenum Press.
- Hasegawa, M., & Taniguchi, Y. (1993). Visual prey discrimination of queen and worker ants by a generalist lizard. *Journal of Ethology*, **11**, 55-62.
- Herzog, H.A., & Burghardt, G.M. (1974). Prey movement and predatory behavior of juvenile western yellow-bellied racers, *Coluber constrictor mormon*. *Herpetologica*, **30**, 285-289.
- Huey, R.B., & Pianka, E.R. (1981). Ecological consequences of foraging mode. *Ecology*, **62**, 991-999.
- Huey, R.B., & Bennett, A.F. (1986). A comparative approach to field and laboratory studies in evolutionary biology. En M.E. Feder & G.V. Lauder (Eds.), *Predator-Prey Relationships* (pp. 82-98). Chicago: The University of Chicago Press.
- Ingle, D. (1968). Visual releasers of prey-catching behavior in frogs and toads. *Brain, Behavior and Evolution*, **1**, 500-518.
- Ingle, D. (1971). Prey-catching behavior of anurans toward moving and stationary objects. *Vision Research Supplement*, **3**, 447-456.
- Kardong, K.V. (1986). Predatory strike behavior of the rattlesnake, *Crotalus viridis oreganus*. *Journal of Comparative Psychology*, **100**, 304-314.
- Kaufman, J.D., Burghardt, G.M., & Phillips, J.A. (1996). Sensory cues and foraging decisions in a large carnivorous lizard, *Varanus albigularis*. *Animal Behaviour*, **52**, 727-736.
- Kubie, J.L., & Halpern, M. (1978). Garter snake trailing behavior: Effects of varying prey extract concentration and mode of prey extract presentation. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **92**, 362-373.
- Kubie, J.L., & Halpern, M. (1979). Chemical senses involved in garter snake prey trailing. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **93**, 648-667.
- Lavin-Murcio, P., Robinson, B.G., & Kardong, K.V. (1993). Cues involved in relocation of struck prey by rattlesnakes, *Crotalus viridis oreganus*. *Herpetologica*, **49**, 463-469.
- Lindquist, S.B., & Bachmann, M.D. (1982). The role of visual and olfactory cues in the prey catching behavior of the tiger salamander, *Ambystoma tigrinum*. *Copeia*, **1982**, 81-90.
- Loop, M.S. (1970). The effects of feeding experience on the response to prey-object extracts in rat snakes. *Psychonomic Science*, **21**, 189-190.
- Loop, M.S., & Scoville, S.A. (1972). Response of newborn *Eumeces inexpectatus* to prey-object extracts. *Herpetologica*, **28**, 254-256.

- Luthardt, G., & Roth, G. (1979). The influence of prey experience on movement pattern preference in *Salamandra salamandra* (L.). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **51**, 252-259.
- Macías García, C., & Drummond, H. (1995). Components of visual prey recognition by the Mexican aquatic garter snake. *Ethology*, **101**, 101-111.
- McLaughlin, R.L. (1989). Search modes of birds and lizards: Evidence for alternative movement patterns. *American Naturalist*, **133**, 654-670.
- Melcer, T., & Chiszar, D. (1989). Striking prey creates a specific chemical search image in rattlesnakes. *Animal Behaviour*, **37**, 477-486.
- Mellado, J., Amores, F., Parreño, F.F., & Hiraldo F. (1975). The structure of a Mediterranean lizard community. *Doñana, Acta Vertebrata*, **2**, 145-160.
- Mushinsky, H.R., & Lotz, K.H. (1980). Responses to two sympatric water snakes to extracts of commonly ingested prey species: Ontogenetic and ecological considerations. *Journal of Chemical Ecology*, **6**, 523-535.
- Nicoletto, P.F. (1985a). The relative roles of vision and olfaction in prey detection by the ground skink, *Scincella lateralis*. *Journal of Herpetology*, **19**, 411-415.
- Nicoletto, P.F. (1985b). The role of vision and the chemical senses in predatory behavior of the skink, *Scincella lateralis*. *Journal of Herpetology*, **19**, 487-491.
- Pérez-Mellado, V. (1983). Alimentación de dos especies simpátricas de saurios en el Sistema Central: *Podarcis hispanica* (Steindachner, 1870) y *Podarcis bocagei* (Seoane, 1884) (Sauria, Lacertidae). *Studia Oecologica*, **4**, 89-114.
- Regal, P.J. (1978). Behavioral differences between reptiles and mammals: An analysis of activity and mental capabilities. En N. Greenberg & P.D. MacLean (Eds.), *Behavior and Neurology of Lizards* (pp. 183-202). Rockville, Maryland: National Institute of Mental Health.
- Reznick, D., Sexton, O.J., & Mantis, C. (1981). Initial prey preferences in the lizard *Sceloporus malachiticus*. *Copeia*, **1981**, 681-686.
- Roth, G. (1976). Experimental analysis of the prey catching behavior of *Hydromantes italicus* Dunn (Amphibia, Plethodontidae). *Journal of Comparative Physiology*, **109**, 47-58.
- Schwenk, K. (1985). Occurrence, distribution and functional significance of taste buds in lizards. *Copeia*, **1985**, 91-101.
- Schwenk, K. (1993). The evolution of chemoreception in squamate reptiles: A phylogenetic approach. *Brain, Behavior and Evolution*, **41**, 124-137.
- Schwenk, K. (1995). Of tongues and noses: Chemoreception in lizards and snakes. *Trends in Ecology and Evolution*, **10**, 7-12.
- Sexton, O.J. (1964). Differential predation by the lizard, *Anolis carolinensis*, upon unicoloured and polycoloured insects after an interval of no contact. *Animal Behaviour*, **12**, 101-110.
- Shivik, J.A. (1998). Brown tree snake response to visual and olfactory cues. *Journal of Wildlife Management*, **62**, 105-111.

- Shivik, J.A., & Clark, L. (1997). Carrion seeking in brown tree snakes: Importance of olfactory and visual cues. *Journal of Experimental Zoology*, **279**, 549-553.
- Siegel, R., & Castellan, N.J., Jr. (1988). *Nonparametric Statistics for the Behavioral Sciences*, 2nd ed. New York: McGraw-Hill.
- Simon, C.A. (1983). A review of lizard chemoreception. En R.B. Huey, E.R. Pianka & T.W. Schoener (Eds.), *Lizard Ecology: Studies of a Model Organism* (pp. 119-133). Cambridge: Harvard University Press.
- Sternthal, D.E. (1974). Olfactory and visual cues in the feeding behavior of the leopard frog (*Rana pipiens*). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **34**, 239-246.
- Stone, A., & Holtzman, D.A. (1996). Feeding responses in young boa constrictors are mediated by the vomeronasal system. *Animal Behaviour*, **52**, 949-955.
- Suboski, M.D. (1992). Releaser-induced recognition learning by amphibians and reptiles. *Animal Learning & Behavior*, **20**, 63-82.
- Teather, K.L. (1991). The relative importance of visual and chemical cues for foraging in newborn blue-striped garter snakes (*Thamnophis sirtalis similis*). *Behaviour*, **117**, 255-261.
- Terrick, T.D., Mumme, R.L., & Burghardt, G.M. (1995). Aposematic coloration enhances chemosensory recognition of noxious prey in the garter snake *Thamnophis radix*. *Animal Behaviour*, **49**, 857-866.
- Tinbergen, N. (1951). *The Study of Instinct*. Oxford: Clarendon Press.
- Uexküll, J.v. (1909/1985). Environment (Umwelt) and inner world of animals. En G.M. Burghardt (Ed.), *Foundations of Comparative Ethology* (pp. 222-245). New York: Van Nostrand Reinhold.
- Uiblein, F. (1992). Prey choice behaviour in light and darkness in a facultative cave dweller, the Pyrenean salamander *Euproctus asper*. *Alytes*, **10**, 131-136.
- Uiblein, F., Durand, J.P., Juberthie, C., & Parzefall, J. (1992). Predation in caves: The effects of prey immobility and darkness on the foraging behaviour of 2 salamanders, *Euproctus asper* and *Proteus anguinus*. *Behavioural Processes*, **28**, 33-40.
- Unwin, D.M., & Martin, P. (1987). Recording behaviour using a portable microcomputer. *Behaviour*, **101**, 87-100.
- Zar, J.H. (1984). *Biostatistical analysis*, 2nd ed. New Jersey: Prentice-Hall.

5. NEUROETOLOGÍA DEL COMPORTAMIENTO DE PREDADOR DE *Podarcis hispanica*: IDENTIFICACIÓN Y CARACTERIZACIÓN DE ÁREAS SENSORIALES TELENCEFÁLICAS

5.1. Introducción

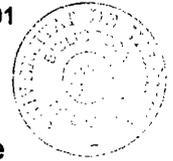
Como hemos visto en capítulos anteriores, la depredación supone la puesta en juego por parte del depredador de una serie de procesos encaminados a la detección, identificación, captura, manipulación y finalmente ingestión de la presa. Estos procesos comprenden una secuencia relativamente compleja de pautas de comportamiento, como las descritas en el etograma del capítulo 2, que requieren de la interacción entre estímulos sensoriales y respuestas motoras. Varias modalidades sensoriales parecen estar implicadas en las distintas fases de que consta la captura de una presa en lagartijas. Los resultados de nuestros experimentos de comportamiento indican que en la especie *Podarcis hispanica*, la visión tiene un papel fundamental en la detección y discriminación de las presas. Aunque otros sistemas sensoriales como la olfacción, la vomerolfacción y el gusto pueden participar en mayor o menor medida. La importancia relativa de estas modalidades sensoriales parece depender del contexto, el tipo de presa y de la experiencia previa del animal con el tipo de presa. Además, durante el ataque, manipulación e ingestión de la presa la información somatosensorial de la cabeza y en particular de la región oral es fundamental para coordinar los movimientos mandibulares y linguales que caracterizan estas fases de la alimentación. Una vez detectada y reconocida una presa, la lagartija puede optar por atacarla o no dependiendo de factores tanto internos como externos. La motivación y el aprendizaje son factores internos que tienen un papel importante sobre el comportamiento depredador de las lagartijas. Los factores externos pueden ser aspectos relacionados con la presa o ajenos a ella y son detectados por los sistemas sensoriales de las lagartijas.

Esto significa que durante la captura de una presa el cerebro de las lagartijas tiene que procesar información de distintas modalidades sensoriales. Este procesado consiste habitualmente en un filtrado de la información para extraer aquellos aspectos de los estímulos que son relevantes para el animal. Tras este procesado, el cerebro debe integrar esta información sensorial con factores internos al animal y activar los programas motores adecuados para que el animal ejecute las pautas de comportamiento que intervienen en las distintas fases de la depredación (coordinación

sensorimotora). El telencéfalo, por las conexiones que mantiene con otras zonas del cerebro, se encuentra en una posición idónea para realizar funciones de integración y coordinación sensorimotora: recibe información de varias modalidades sensoriales y emite proyecciones que controlan la actividad del sistema motor y del sistema endocrino.

Cómo, en términos neurobiológicos, los diferentes aspectos del comportamiento natural se expresan de forma coordinada es una cuestión difícil y relativamente inexplorada. Contestarla requiere comprender la ruta por la que las vías sensoriales que detectan estímulos externos conectan con áreas efectoras dentro del sistema nervioso central responsables de los distintos componentes de la respuesta comportamental.

La información sensorial llega al telencéfalo por distintas vías. Las aferencias olfativa y vomerolfativa alcanzan distintas áreas telencefálicas directamente desde los bulbos principal y accesorio, mientras que las aferencias visual, auditiva y somatosensorial llegan al telencéfalo fundamentalmente desde distintos núcleos sensoriales talámicos. En el caso de *Podarcis hispanica*, las proyecciones de los bulbos olfativos principal y accesorio han sido estudiadas recientemente con técnicas modernas de trazado de conexiones (Martínez-García *et al.*, 1991). Para identificar y localizar las áreas sensoriales telencefálicas correspondientes a las distintas modalidades sensoriales se requiere realizar inyecciones de trazadores anterógrados restringidas a un único núcleo sensorial talámico y estudiar el área de terminación de sus aferencias al telencéfalo. Hasta el momento se han investigado detalladamente las áreas de terminación de las proyecciones telencefálicas de algunos núcleos sensoriales talámicos en tortugas (Balaban y Ulinski, 1981a,b; Belekhova, 1979; Belekhova *et al.*, 1985; Hall y Ebner, 1970a, b; Künzle y Woodson, 1982) y cocodrilos (Pritz, 1974b, 1975; Pritz y Stritzel, 1990, 1992, 1994). Sin embargo, no se han realizado estudios similares en ninguna especie del grupo de reptiles Squamata, al que pertenecen los lagartos y las serpientes. En lagartos, los únicos datos de que disponemos sobre las proyecciones tálamo-telencefálicas se basan en trabajos de marcaje retrogrado en el tálamo tras inyecciones de trazadores axónicos en algunas áreas telencefálicas (Belekhova y Kenigfest, 1983; Bruce y Butler, 1984a,b; Lohman y van Woerden-Verkley, 1978) y en estudios antiguos de determinadas vías sensoriales con técnicas de deaferenciación (Foster y Hall, 1978). Una excepción es el estudio de González *et al.* (1990), en el que describen las aferencias desde distintos núcleos talámicos al telencéfalo basal (striatum y núcleo accumbens) del lagarto *Gekko gecko*



utilizando técnicas de transporte anterógrado y retrógrado. Como parte del estudio de los substratos neurales del comportamiento depredador en *P. hispanica* nos proponemos investigar las aferencias desde los núcleos sensoriales talámicos al telencéfalo de esta especie con el fin de identificar áreas en las que pueda procesarse información sensorial relevante para este comportamiento.

5.1.1. Sistemas sensoriales

Todos los organismos tienen la capacidad de detectar y reaccionar de algún modo ante cambios de las características físicas y/o químicas del medio en el que viven. Estas propiedades o características del medio son lo que denominamos estímulos. En la mayoría de los animales multicelulares, el sistema nervioso es el encargado de obtener información del ambiente, procesar esta información y desencadenar una reacción por parte del animal. El procesado de la información permite al animal optar entre responder o no a un estímulo, y elegir entre distintas posibles respuestas. Además, el sistema nervioso puede almacenar información sobre las consecuencias de una respuesta particular ante un estímulo concreto y esta información puede influir en el comportamiento del animal cuando se vuelva a enfrentar a un estímulo similar en el futuro.

Los sistemas sensoriales han evolucionado para funcionar de forma eficaz bajo las condiciones ambientales del hábitat peculiar en el que cada especie animal vive. A su vez los sistemas sensoriales actúan como fuerzas selectivas sobre la evolución de distintos aspectos del comportamiento de los animales y viceversa ("*sensory drive*", Endler, 1992). En particular, las capacidades sensoriales influyen sobre las señales utilizadas en la comunicación inter e intraespecífica (Endler, 1992; Fleishman, 1992; Ryan y Wilczynski, 1988), pero también sobre otros aspectos del comportamiento como la elección de microhábitats, la detección y elección del alimento, el comportamiento antidepredador, etc....

Además, los sistemas sensoriales juegan un papel crucial en la exploración y manipulación del ambiente y abren el camino para nuevas oportunidades adaptativas. Un incremento en la sensibilidad de sentidos existentes o el desarrollo de nuevas modalidades sensoriales permite al animal detectar dimensiones nuevas del mundo exterior. Si esta nueva sensibilidad incrementa el éxito reproductivo y la supervivencia de los descendientes, marcará la dirección de cambios evolutivos en la periferia sensorial y en los grupos celulares centrales y vías que constituyen el sistema

sensorial (Hodos y Butler, 1997). Los cambios en los órganos sensoriales pueden desencadenar a su vez cambios en el sistema nervioso central y dar lugar a una profunda reorganización de vías y centros cerebrales (Wilczynski, 1984).

A lo largo de la evolución, los animales han desarrollado receptores especializados para detectar una gran variedad de estímulos físicos y químicos del medio en el que viven (exteroceptores), así como del interior del propio animal (interoceptores) dando lugar a una gran variedad de modalidades sensoriales. Cuando nos preguntamos acerca de la diversidad de modalidades sensoriales tendemos a pensar en los cinco sentidos típicos de nuestra especie (vista, oído, tacto, olfato y gusto), pero si tenemos en cuenta la gran heterogeneidad de detectores de energía que poseen los vertebrados el número de modalidades sensoriales ronda la veintena (Butler y Hodos, 1996).

Los formas de energía que pueden detectar los animales son muy diversas aunque se pueden agrupar en tres grandes tipos: energía electromagnética (espectro electromagnético, electricidad, magnetismo), energía mecánica y energía química. Los receptores sensoriales detectan distintos tipos de energía del ambiente y la “transducen” en flujos de energía iónica (potenciales del receptor) característica de los procesos neurales. En general cada tipo de receptor responde a una forma concreta de energía y únicamente detecta una estrecha fracción del rango de amplitudes de esa energía.

Como ya mencionamos en el capítulo 4 cada especie animal es capaz de percibir solamente una pequeña parte de los estímulos presentes en el medio en el que habita. Esto se debe a varios factores. Por una parte, cada especie animal posee receptores para un número limitado de modalidades sensoriales que además son sensibles a un rango de energía muy concreto dentro del amplio espectro de esa modalidad energética presente en el ambiente. Por otra parte, esa energía es procesada de forma diferente en los sistemas sensoriales de distintas especies animales.

Un sistema sensorial está constituido tanto por los receptores sensoriales, como por las neuronas del sistema nervioso central implicadas en procesar información de una determinada modalidad sensorial. Las neuronas sensoriales (células ganglionares) asociadas con cada uno de los principales sistemas sensoriales proyectan a múltiples áreas sensoriales primarias dentro del sistema nervioso central y éstas, a su vez, proyectan a otras áreas. En la mayoría de los vertebrados la información sensorial llega en último termino a distintas áreas del telencéfalo. La

información de distintas modalidades sensoriales alcanza zonas discretas del telencéfalo, de forma que existen áreas sensoriales telencefálicas que reciben información de una única modalidad sensorial (unimodales). La información sensorial que llega al telencéfalo difiere de la originada en los receptores, ya que ha sido procesada en mayor o menor grado en los distintos núcleos que constituyen las estaciones de relevo de la vía sensorial. De hecho, los sistemas sensoriales han evolucionado no para proporcionar información objetiva o total sino para suministrar sólo aquella información que es relevante desde el punto de vista del comportamiento de cada especie animal en particular. Young (1989) define un sistema sensorial como un mecanismo para descartar o eliminar información. En un sistema sensorial, las neuronas actúan como filtros selectivos que transmiten únicamente ciertos aspectos de la señal recibida y descartan otros.

Una característica que comparten muchos sistemas sensoriales es que se encuentran organizados topográficamente, es decir, la organización espacial de la superficie del receptor (retina, piel, membrana basilar...) se conserva en las áreas sensoriales del sistema nervioso central. Esta topografía puede ser muy exacta, con una correspondencia precisa en la que los núcleos sensoriales del cerebro poseen un mapa sensorial en el que esta representado cada punto de la superficie del receptor. En otras ocasiones esta topografía es menos precisa y sólo están representadas grandes zonas del receptor. Otra característica de los sistemas sensoriales es la presencia de vías duplicadas para una misma modalidad sensorial. Por ejemplo, en el sistema visual de vertebrados existen dos vías visuales ascendentes al telencéfalo: la vía retino-tálamo-telencefálica, con un único relevo en el tálamo, y, la vía retino-tecto-tálamo-telencefálica, con dos relevos uno en el mesencéfalo y otro en el tálamo.

5.1.2. Organización del telencéfalo

El telencéfalo constituye la parte del cerebro que más variación presenta en los vertebrados, hasta el punto de que cada uno de los principales grupos de vertebrados tiene un patrón de organización telencefálica distinto. Esto ha supuesto una dificultad importante a la hora de comparar estructuras y de proponer homologías. Independientemente de cual sea el tipo de elaboración, el telencéfalo recibe información sensorial procedente de los bulbos olfativos y de diversos núcleos del

tálamo dorsal, y en él se originan proyecciones eferentes que en último termino modulan la actividad de las motoneuronas y el hipotálamo.

El telencéfalo es uno de los componentes del cerebro anterior o prosencéfalo de los vertebrados, junto al diencéfalo, el hipotálamo y la retina. El prosencéfalo se desarrolla en todos los vertebrados como una única vesícula en la terminación rostral del tubo neural, pero su desarrollo posterior varía mucho de unos grupos de vertebrados a otros. En los peces óseos, las paredes del telencéfalo sufren un proceso de eversión y se pliegan lateralmente y hacia abajo. En el resto de los vertebrados, las paredes del telencéfalo se evaginan o expanden para formar los hemisferios cerebrales que contienen ventrículos laterales. Los distintos grupos de vertebrados difieren en el grado de expansión de las paredes del telencéfalo y en la migración de las poblaciones neuronales que darán lugar a núcleos y áreas corticales. En los peces pulmonados y en los anfibios las paredes de los hemisferios cerebrales están relativamente poco modificadas. En los tiburones, las paredes hemisféricas se engruesan y forman un núcleo central situado dorsalmente. En los vertebrados amniotas se distinguen dos tipos de organización telencefálica distinta: una propia de los mamíferos y otra característica de los reptiles y las aves. En los mamíferos, el ganglio basal se desarrolla desde el suelo de los hemisferios cerebrales y se engrosa hacia los ventrículos laterales, mientras el techo del telencéfalo se expande para formar el isocortex laminado. En los reptiles y las aves, la parte más dorsal del techo del telencéfalo forma un área cortical superficial, mientras que las paredes dorsolaterales se expanden medialmente hacia los ventrículos laterales originando una estructura nuclear denominada cresta ventricular dorsal.

El telencéfalo consta de una parte dorsal o pallium y una parte ventral o subpallium. En los reptiles, el pallium incluye cuatro zonas corticales longitudinales, el cortex medial (MC), cortex dorsomedial (DMC), cortex dorsal (DC) y cortex lateral (LC), y una prominente cresta de células que penetra en el ventrículo lateral, la cresta ventricular dorsal (abreviado DVR del inglés "dorsal ventricular ridge"). Tradicionalmente el DVR ha sido subdividido en dos partes una anterior o rostral abreviada ADVR y otra caudal denominada BDVR o PDVR (Ulinski, 1983). Las divisiones principales del subpallium son los núcleos septales situados medialmente, el núcleo accumbens y el tubérculo olfativo que ocupan una zona ventral y el striatum y los núcleos amigdalinos en posición lateral (Butler y Hodos, 1996; Marín *et al.*, 1998; Medina y Reiner, 1995; Reiner *et al.*, 1984; Smeets, 1992).

Tabla 5.1. Teorías principales acerca de las homologías de áreas telencefálicas entre reptiles y mamíferos (Adaptado de Striedter, 1997).

	MC	DMC	DC + PT		ADVR	LC	PDVR	St
Edinger, 1908	Fascia Dentata		Formación de Ammon	Amygdala	Corpus Striatum	Neopallium		Striatum
Elliot Smith, 1910	Formación Hipocampal		Subiculum	único a los reptiles	Corpus Striatum	Lobulo Piriforme		Striatum
Johnston, 1916	Formación Hipocampal	Subiculum	General Pallium			Lobulo Piriforme	Amygdala?	Striatum
Elliot Smith, 1919	Formación Hipocampal		Parahipocampal	Primordium Neocortex	Striatum	Lobulo Piriforme	Amygdala	Striatum
Holmgren, 1925	Fascia Dentata	Formación de Ammon	General Pallium			Cortex Piriforme	Amygdala Pallial	Striatum
Ariens Kappers <i>et al.</i> , 1936	Fascia Dentata	Formación de Ammon	General Cortex	Primordium Neocortex	Striatum	Cortex Piriforme	Amygdala	Striatum
Karten, 1969	Formación Hipocampal		Medial Neocortex		Neocortex Lateral	Cortex Piriforme		Striatum
Lohman y Smeets, 1990	Formación Hipocampal + Cortex Límbico				Striatum Dorsal	Cortex Piriforme	Complejo Amygdaloí.	Striatum
Bruce y Neary, 1995	Formación Hipocampal		General Cortex		Amygdala Lateral	Cortex Piriforme	Basolateral Amygdala	Striatum
Striedter, 1997	Fascia Dentata	Formación de Ammon	Isocortex	Claustrum	Endopiriform Nucleus	Cortex Piriforme	Amygdala Pallial	Striatum

Recientemente, la organización de las estructuras del subpallium y, en particular, el striatum, también denominado ganglio basal o complejo estriadopallidal, ha sido objeto de estudio exhaustivo en distintos grupos de vertebrados (revisado en Marín *et al.*, 1998, Medina y Reiner, 1995; Medina y Smeets, 1991; Smeets, 1992). Estos estudios han mostrado la existencia de un plan de organización del ganglio basal común a todos los tetrápodos con una porción dorsal y una porción ventral que a su vez se dividen en dos divisiones básicas, estriatal y pallidal. El complejo estriadopallidal posee un patrón de conexiones y de neurotransmisores muy similar en los distintos grupos de tetrápodos. Recibe proyecciones de diversas modalidades sensoriales desde el pallium y el tálamo dorsal, y proyecta a distintas áreas implicadas en el control del movimiento (Parent y Hazrati, 1995). En mamíferos y probablemente en el resto de los tetrápodos, el complejo estriadopallidal está implicado en el control del movimiento voluntario. Muchas de sus proyecciones son inhibitorias y evitan la ejecución involuntaria de movimientos incontrolados (Chevalier y Deniau, 1990). Dependiendo de las poblaciones neuronales afectadas, lesiones de esta parte del telencéfalo pueden dar lugar movimientos excesivos o incontrolados como ocurre, por ejemplo, en los enfermos de Parkinson y en los que padecen la corea de Huntington, o pueden producir rigidez e inmovilidad por ausencia de movimientos voluntarios (Albin *et al.*, 1989; Graybiel *et al.*, 1994).

Respecto a la organización del pallium la situación es más compleja. Aunque en todos los grupos de vertebrados se pueden distinguir tres partes: medial, dorsal y

lateral, estas divisiones podrían no ser homólogas. En los vertebrados con telencéfalos evaginados, la parte lateral del pallium es fundamentalmente olfativa y recibe proyecciones del bulbo olfativo principal. Las partes dorsal y medial del pallium reciben proyecciones de núcleos sensoriales del tálamo dorsal. El pallium dorsal de amniotas recibe aferencias de núcleos talámicos visuales, auditivos y somatosensoriales y estas aferencias terminan en zonas discretas específicas para cada modalidad sensorial.

El pallium dorsal de los mamíferos constituye el isocortex. Aunque existen discrepancias entre distintos autores, la mayoría de los investigadores incluyen en el pallium dorsal de los reptiles dos estructuras: el cortex dorsal y el DVR. Las posibles homologías entre las distintas estructuras del pallium de reptiles y algunas partes o todo el isocortex de mamíferos han sido objeto de mucha controversia. En un artículo publicado en *Brain Behavior and Evolution*, Striedter (1997) realiza una excelente revisión de las distintas hipótesis alternativas que han propuesto homologías entre diversas estructuras del telencéfalo de los reptiles y de las aves con el de los mamíferos. La tabla 5.1. adaptada de Striedter (1997) muestra un resumen de estas hipótesis de homología entre el telencéfalo de reptiles y el de mamíferos. Para este autor, el cortex dorsal y el engrosamiento palial formarían el pallium dorsal de reptiles, mientras que el ADVR derivaría del pallium lateral. Las homologías propuestas por este autor se basan en datos embriológicos e implican cambios evolutivos relativamente pequeños en los procesos del desarrollo pero importantes en las conexiones neuronales. Fundamentalmente, implican que las proyecciones tálamo-telencefálicas de sauropsidos (reptiles y aves) y mamíferos habrían evolucionado independientemente. En cualquier caso, el artículo de Striedter (1997) pone de manifiesto la dificultad para establecer homologías entre las distintas estructuras que componen el pallium de los vertebrados y el riesgo de proponer homologías basadas únicamente en datos homológicos.

Sin embargo, el estudio de las conexiones de una estructura cerebral puede aportar información valiosa acerca del tipo de funciones en las que puede estar implicada. En este sentido, Ulinski (1983) propuso que estructuras cerebrales con conexiones similares en especies de diferentes linajes filogenéticos podrían estar implicadas en las mismas funciones, independientemente de que sean o no homólogas. Este autor sugiere que la idea de que el ADVR de reptiles y aves y el isocortex de mamíferos no sean estructuras homólogas tiene implicaciones importantes desde un punto de vista funcional, porque sugiere que las similitudes en

el diseño de ambas estructuras han evolucionado independientemente en respuesta a demandas funcionales parecidas. Desde un punto de vista funcional, el DVR constituye un nexo entre las principales fuentes de información sensorial al telencéfalo y algunas de las estructuras cerebrales que modulan el comportamiento. Así, el ADVR recibe información de los sistemas visual, auditivo y somatosensorial y proyecta al estriado en el que se originan eferencias a las vías descendentes que modulan la actividad de las motoneuronas. De esta forma el ADVR es parte de una secuencia de conexiones neuronales que podrían integrar información sensorial y ejercer un control sobre la ejecución de movimientos en respuesta a esa información. El PDVR recibe proyecciones olfativas de los bulbos y de la corteza lateral e información de otras modalidades sensoriales desde el ADVR y el tálamo dorsal. El PDVR proyecta al hipotálamo y puede estar implicado en la modulación de la actividad hipotalámica por la información sensorial (Lanuza *et al.*, 1997).

Con la excepción de la información olfativa y vomerolfativa que alcanza el telencéfalo directamente desde los bulbos olfativos principal y accesorio, la información sensorial llega al telencéfalo a través de las aferencias desde distintos núcleos sensoriales del tálamo dorsal. En aves, la información somatosensorial de la cabeza alcanza directamente el telencéfalo sin relevo talámico, ya que se ha descrito una proyección ascendente directa desde el núcleo principal del trigémino a un área del telencéfalo anterior (el núcleo basalis) (Dubbeldam *et al.*, 1981; Wild *et al.*, 1984, 1985). Hasta el momento no se ha demostrado de forma concluyente la existencia de una proyección trigémino-telencefálica en otros grupos vertebrados, aunque algunos trabajos sugieren que podría estar presente en anfibios (Northcutt y Kicliter, 1980), tortugas (Siemen y Künzle, 1994), reptiles diápsidos (ten Donkelaar y de Boer-van Huizen, 1981), y mamíferos (Yasui *et al.*, 1987).

5.1.3. Aferencias olfativas al telencéfalo

Como hemos visto en capítulos anteriores, los reptiles presentan múltiples sistemas quimiosensoriales de los cuales los más conocidos son los sentidos químicos nasales (olfativo y vomerolfativo) y el gusto (Burghardt, 1970). Se ha propuesto que el nervio trigeminal, el nervio terminal y el órgano septal de Masera podrían actuar también como quimiorreceptores pero se sabe muy poco sobre su función (Graziadei, 1977; Font, 1996). La mayoría de reptiles Squamata poseen dos sistemas quimiosensoriales nasales, el olfativo y el vomerolfativo, cuyo desarrollo relativo varía

mucho de unas especies a otras. Sin embargo, cocodrilos y tortugas carecen de un sistema vomeronasal.

Las células sensoriales de los epitelios olfativo y vomeronasal conectan a través de los nervios del mismo nombre con los bulbos olfativos principal y accesorio respectivamente. Las proyecciones secundarias y terciarias de los sistemas olfativo y vomeronasal han sido estudiadas en varias especies de lagartos y serpientes (revisado en Font, 1996, Halpern, 1992, Lohman y Smeets, 1993). Las proyecciones secundarias de los sistemas olfativo y vomeronasal de *Podarcis hispanica* han sido estudiadas recientemente mediante trazado anterógrado de sustancias trazadoras inyectadas en los bulbos (Martínez-García *et al.*, 1991). En *P. hispanica*, como en otras especies de escamosos, las aferencias de los bulbos olfativos principal y accesorio discurren separadamente, tanto por lo que se refiere al trayecto de las fibras que parten de los bulbos como a sus áreas de terminación en el telencéfalo. El bulbo olfativo principal proyecta bilateralmente al núcleo olfativo anterior, septum rostral, tubérculo olfativo, núcleo del tracto olfativo lateral, núcleo ventrolateral amigdalino y cortex lateral (Martínez-García *et al.*, 1991). El bulbo olfativo accesorio proyecta ipsilateralmente y de forma masiva a un núcleo del PDVR núcleo esférico. Otras áreas que reciben aferencias del bulbo accesorio ipsilateral son el núcleo olfativo anterior, el *bed* nucleus del tracto olfativo accesorio, los núcleos amigdalinos central y ventromedial, y el *bed* nucleus de la stria terminalis (Martínez-García *et al.*, 1991). La segregación de las conexiones de los sistemas olfativo y vomeronasal sugiere que los dos sistemas deben tener distintas competencias en la quimiorrecepción (Halpern, 1987). No obstante, estudios sobre las conexiones terciarias de ambos sistemas sugieren que podría haber una convergencia de información olfativa y vomerolfativa en el cortex lateral (Lanuza y Halpern, 1997).

5.1.4. Organización del tálamo dorsal

Desde los estudios de Edinger (1899) y Herrick (1910) el diencefalo de reptiles como el de otros vertebrados ha sido dividido en epitálamo, tálamo e hipotálamo. A su vez, el tálamo se ha dividido en dos partes: dorsal y ventral. Históricamente la ubicación del pretectum y el tuberculum posterior ha estado menos clara. Algunos autores los consideran parte del mesencefalo, mientras que otros los incluyen en el diencefalo. Incluso se han definido como estructuras intermedias o mixtas entre el diencefalo y el mesencefalo. En dos libros de texto publicados recientemente sobre

neuroanatomía de vertebrados persiste esta falta de consenso. Mientras que Butler y Hodós (1996) consideran el pretectum y el tuberculum como una forma transicional entre el diencefalo y el mesencefalo, ten Donkelaar y colaboradores (1987) los incluyen en el mesencefalo. En general, la complejidad de la organización del cerebro anterior hace que resulte difícil desmenuzar su estructura para delimitar áreas. Además, las grandes diferencias en su morfología entre los distintos grupos de vertebrados dificultan la identificación de estructuras comparables (Striedter, 1997).

Existen dos modelos principales que describen la morfología del cerebro anterior (prosencefalo): el modelo columnar y el modelo neuromérico. Las divisiones del diencefalo de Herrick están basadas en el modelo columnar que distingue en el diencefalo cuatro columnas dispuestas longitudinalmente, los límites entre columnas se corresponden con tres sulci ventriculares. En cambio, el modelo neuromérico del cerebro considera que la organización en segmentos o neurómeros ampliamente aceptada en el caso del rombencefalo es aplicable a todo el cerebro. Recientemente, se ha acumulado abundante evidencia en favor de este modelo, fundamentalmente a partir de estudios sobre la expresión de genes homeobox en embriones de distintas especies de vertebrados (Puelles y Rubenstein, 1993). Según este modelo, el diencefalo se organiza en tres neurómeros (prosómeros) denominados sinencefalo, parencefalo posterior y parencefalo anterior (Puelles *et al.*, 1987). La parte dorsal del sinencefalo constituye el pretectum, la parte dorsal del parencefalo posterior comprende el epitálamo y el tálamo dorsal, y la parte dorsal del parencefalo anterior corresponde al tálamo ventral. En la parte ventral de los distintos neurómeros se localizan áreas tegmentales. El hipotálamo está contenido en neurómeros del prosencefalo secundario junto al telencefalo y la retina (Puelles y Rubenstein, 1993), aunque otros autores lo han situado en el mismo neurómero que el tálamo ventral (Figdor y Stern, 1993). Esta organización en neurómeros queda enmascarada en secciones transversales del cerebro, debido a que el eje longitudinal del encéfalo presenta una importante flexión en la unión entre el cerebro medio (mesencefalo) y el prosencefalo. Sin embargo, en secciones longitudinales es posible identificar los distintos neurómeros porque los grupos neuronales de cada neurómero se encuentran separados por espacios libres de neuronas y ocupados normalmente por tractos axónicos (Díaz, 1991; Puelles *et al.*, 1987). En el diencefalo los límites entre neurómeros se corresponden con la comisura posterior, el fascículo retroflejo, la lámina intertalámica y el fascículo descendente del geniculado ventral, y el fascículo prosencefálico (Díaz, 1991). Las subdivisiones diencefálicas propuestas por este

modelo poseen una gran coherencia y permiten delimitar estructuras comparables en distintos grupos de vertebrados, aunque todavía no son ampliamente utilizadas.

Recientemente, Butler (1994a) ha revisado los datos sobre organización, conexiones y evolución del tálamo dorsal de los vertebrados y ha definido dos divisiones básicas de esta área: una parte rostral que denomina lemnotalamo y una parte más caudal que denomina colotalamo. El lemnotalamo comprende núcleos que reciben principalmente proyecciones lemniscales, es decir, tractos sensoriales que ascienden directamente al tálamo, y se corresponde con el tálamo anterior o complejo talámico superior de otros autores. El colotalamo recibe proyecciones sensoriales del techo mesencefálico y corresponde al tálamo posterior o complejo talámico inferior. En todos los amniotas se han descrito núcleos colotalámicos comparables que reciben aferencias sensoriales similares. Así en el colotalamo de todos los amniotas se localizan al menos tres núcleos que reciben aferencias visuales, auditivas y somatosensoriales. En la mayoría de los reptiles estudiados están presentes estos tres núcleos que se denominan respectivamente, núcleo rotundo, núcleo medial anterior talámico (lagartos y serpientes) o reuniens (cocodrilos y tortugas) y núcleos medial posterior y posterocentral o complejo medial. La situación del lemnotalamo es más complicada, ya que esta división del tálamo dorsal es más compleja en los mamíferos y en las aves que en los reptiles lo que dificulta una comparación núcleo a núcleo. El lemnotalamo de mamíferos comprende, además del núcleo geniculado lateral dorsal presente en todos los amniotas, múltiples núcleos que forman varios grupos lemnotalámicos: grupos nucleares anterior, medial, intralaminar y ventral (Butler y Hodos, 1996). En aves, algunos estudios recientes han sugerido la existencia de grupos de núcleos similares a los de mamíferos (Veenman *et al.*, 1997; Medina *et al.*, 1997). Por otra parte, los relativamente escasos datos sobre el tálamo anterior de los reptiles muestran una organización bastante diferente. Sólo se distinguen claramente tres núcleos en el lemnotalamo de los reptiles: el núcleo geniculado lateral dorsal (Gld), el núcleo dorsolateral anterior (Dla) y el núcleo dorsomedial anterior (Dma). Algunos autores han descrito un área somatosensorial que recibe proyecciones espinales en el tálamo dorsal anterior de lagartos entre el Dla y el Gld, y lo han denominado núcleo intermedius dorsalis (Ebbesson, 1967; Hoogland, 1982). Los límites de este núcleo no están bien definidos y no ha sido incluido en la mayoría de las descripciones del tálamo dorsal de reptiles (e.g., Senn, 1968; Butler y Northcutt, 1973; Cruce, 1974; Quiroga, 1979). Además de estos núcleos, Butler (1994a) incluye en el lemnotalamo de reptiles un área poco definida que rodea lateral y

ventralmente al núcleo rotundo denominada cinturón peritundal (*peritundal belt*). Algunos estudios han sugerido basándose en datos citoarquitectónicos y neuroquímicos que al menos parte de esta región podría ser comparable a la lámina intergeniculada de mamíferos (Medina *et al.*, 1992; Kenigfest *et al.*, 1997). En tortugas, la zona que rodea ventrolateralmente al núcleo rotundo recibe aferencias espinales y de los núcleos de la columna dorsal (Künzle y Schnyder, 1983; Siemen y Künzle, 1994); algunos autores denominan a esta área núcleo ventralis (Belekhova y Kosareva, 1971; Hall *et al.*, 1977).

Dada la complejidad de la organización del tálamo de los amniotas y, en particular, de los reptiles, el primer objetivo de este estudio fue identificar y delimitar los distintos núcleos del tálamo de la lagartija ibérica *Podarcis hispanica*. Para ello estudiamos cortes seriados del tálamo de esta especie procesados con técnicas tradicionales (e.g., tinción de Nissl) y con técnicas inmunocitoquímicas para la detección de distintas proteínas ligantes de calcio que están siendo ampliamente utilizadas para identificar poblaciones neuronales (revisado en Baimbridge *et al.*, 1992).

5.1.5. Proyecciones tálamo-telencefálicas en reptiles

El tálamo dorsal es la principal “puerta de entrada” de información sensorial no olfativa al telencéfalo. El grado de desarrollo y complejidad del tálamo dorsal se correlaciona con el desarrollo y complejidad del telencéfalo y, particularmente, del pallium dorsal. Esto ha llevado a algunos autores, que basan las hipótesis de homología en datos hodológicos, a considerar que la comprensión de la organización del tálamo y de sus conexiones con el telencéfalo es una pieza clave para entender la evolución del telencéfalo (Butler, 1994b). Como hemos descrito anteriormente, la información sensorial llega al tálamo dorsal a través de dos rutas: directamente desde sistemas sensoriales lemniscales (retina, medula espinal, núcleos de la columna dorsal, núcleo trigeminal y parabraquial) e indirectamente por medio de relevos en el techo del mesencéfalo. Probablemente, el tálamo dorsal no actúa como un simple relevo de información al telencéfalo y puede tener un papel importante en el procesamiento de la información sensorial que recibe. En amniotas, los núcleos del lemnótalamo reciben aferencias lemniscales y proyectan al telencéfalo, principalmente al pallium; en ocasiones esta proyección al telencéfalo es bilateral. En cambio, los núcleos del

colotálamo reciben aferencias desde el techo mesencefálico y proyectan ipsilateralmente al estriado y al pallium.

El núcleo geniculado lateral dorsal (GLd) es el núcleo del lemnotalamo cuyas conexiones han sido objeto de un mayor número de estudios en reptiles. Este núcleo es el relevo talámico de la vía visual lemniscal: recibe aferencias desde las neuronas ganglionares de la retina principalmente contralateral y proyecta al telencéfalo ipsilateral (revisado en Reperant *et al.*, 1992; Shimizu y Karten, 1991). Las proyecciones ascendentes al telencéfalo desde el GLd han sido estudiadas con mucho detalle en varias especies de tortugas y se ha demostrado que las neuronas del GLd proyectan a la parte lateral del cortex dorsal y a una zona lateral del telencéfalo anterior denominada engrosamiento palial (Cosans y Ulinski, 1990; Hall y Ebner, 1970a,b; Hall *et al.*, 1977; Heller y Ulinski, 1987; Kenigfest *et al.*, 1995; Ulinski, 1986). Aunque no existen estudios comparables en lagartos, se han observado neuronas retrogradamente marcadas en el GLd tras inyecciones de trazadores que afectan al engrosamiento palial en algunas especies de lagartos (Bruce y Butler, 1984a; Kenigfest *et al.*, 1997). No se conoce si esta aferencia, además del engrosamiento palial, alcanza el cortex dorsal como ocurre en tortugas. Las conexiones de los otros núcleos del lemnotalamo de reptiles han sido poco estudiadas y sus posibles homologías con núcleos talámicos de aves o mamíferos no están claras. En aves y mamíferos existen núcleos lemnotalámicos somatosensoriales bien definidos que hasta el momento no han sido descritos en reptiles (Butler, 1994a). Un estudio hodológico de los núcleos del tálamo anterior en reptiles podría ayudar a clarificar la evolución de la complejidad del lemnotalamo en aves y mamíferos.

En este estudio, es especialmente interesante caracterizar las aferencias sensoriales al núcleo dorsolateral anterior talámico (Dla) ya que este núcleo proyecta masivamente al cortex. De hecho, el Dla es la principal aferencia desde el tálamo dorsal al cortex y es, por tanto, la principal fuente de información sensorial (no olfativa) a esta área telencefálica. La proyección del Dla al cortex es bilateral y ha sido descrita en tortugas (Hall *et al.*, 1977) y lagartos (Belekhova y Kenigfest, 1983; Bruce y Butler, 1984a; Lohman y van Woerden-Verkley, 1978; Martínez-García y Lorente, 1990). Estudios de trazado retrogrado en tortugas han puesto de manifiesto la existencia de aferencias al cortex dorsal desde otro núcleo talámico situado en una zona ventral y lateral al núcleo rotundo, denominado núcleo ventralis (Hall *et al.*, 1977). Esta proyección no ha sido descrita en ningún otro reptil.

Experimentos de electrofisiología combinada con lesiones han demostrado que el DLa transmite información multisensorial (visual, somática y audiovibratoria) al cortex medial (hipocampo) en el lagarto *Ophisaurus apodus* a través del fascículo prosencefálico medial (*medial forebrain bundle*, mfb) (Belekhova, 1979; Belekhova y Nemova, 1983). Los pocos estudios sobre las conexiones de los núcleos del tálamo anterior o lemnótalamo de reptiles han sugerido la existencia de diferentes aferencias sensoriales a estos núcleos: visual desde la retina que, además del Gld, alcanza el DLa (Butler y Northcutt, 1978; Kenigfest *et al.*, 1986; Reperant *et al.*, 1992) y somatosensorial desde la medula espinal, los núcleos de la columna dorsal y el núcleo laminaris del torus semicircularis (Ebesson, 1967, 1978; Hoogland, 1981, 1982). Por otra parte, algunos estudios han puesto de manifiesto las interrelaciones entre los núcleos del tálamo anterior y distintas estructuras "límbicas" como el hipotálamo, hipocampo y septum (Belekhova y Nemova, 1987; Nemova *et al.*, 1987). La mayoría de estos estudios no han encontrado diferencias entre las aferencias al DLa y al núcleo dorsomedial anterior talámico (Dma) probablemente debido a la dificultad para realizar inyecciones restringidas que afecten sólo a uno de los dos núcleos.

Los distintos núcleos del colotálamo de reptiles proyectan ipsilateralmente a zonas restringidas del estriado (Str) y de la cresta ventricular dorsal anterior (ADVR). En tortugas y caimanes, las áreas de terminación en el ADVR de las aferencias desde los núcleos colotalámicos han sido bien delimitadas mediante estudios del marcaje anterógrado producido por inyecciones de trazadores en el tálamo (Balaban y Ulinski, 1981a, b; Pritz, 1974b y 1975; Pritz y Northcutt, 1980; Pritz y Stritzel, 1992, 1994). Con la excepción del trabajo de González y colaboradores (1990) sobre las proyecciones de distintos núcleos talámicos al estriado del lagarto *Gekko gecko*, los datos de conexiones tálamo-telencefálicas en los reptiles escamosos se basan en estudios de marcaje retrógrado tras inyecciones de trazadores en zonas restringidas del telencéfalo. Este tipo de estudios tiene el inconveniente de que no permiten delimitar con exactitud las áreas de terminación de las aferencias de cada núcleo.

En todos los reptiles estudiados, el núcleo rotundo recibe aferencias visuales desde el optic tectum (Braford, 1972; Butler, 1978; Butler y Northcutt, 1971; Foster y Hall, 1975; Hall y Ebner, 1970b; Rainey y Ulinski, 1982; Ulinski, 1977) y proyecta a una zona anterior y lateral del ADVR (cocodrilos, Pritz y Stritzel, 1975; tortugas, Balaban y Ulinski, 1981b, Hall y Ebner, 1970b; serpientes, Dacey y Ulinski, 1983; lagartos, Lohman y van Woerden-Verkley, 1978, Bruce y Butler, 1984b, González *et al.*, 1990). Una proyección desde el área auditiva del techo mesencefálico, el torus semicircularis,

a un núcleo colotalámico situado ventromedial al núcleo rotundo ha sido documentada en lagartos (Foster y Hall, 1978), tortugas (Belekhova *et al.*, 1985) y cocodrilos (Pritz, 1974a). Este núcleo auditivo talámico denominado núcleo medialis anterior en lagartos y núcleo reuniens en tortugas y cocodrilos proyecta ipsilateralmente a una zona medial del ADVR y al estriado (Balaban y Ulinski, 1981a; Belekhova *et al.*, 1985; Bruce y Butler, 1984b; Foster y Hall, 1978; González *et al.*, 1990; Pritz, 1974b). En comparación, las aferencias somatosensoriales al telencéfalo de reptiles han sido poco estudiadas. Se ha identificado un área somatosensorial en el techo mesencefálico de algunos reptiles que recibe proyecciones desde la médula espinal y desde los núcleos de la columna dorsal en lagartos (Ebbesson, 1967, 1969, 1978), tortugas (Ebbesson, 1969; Künzle y Woodson, 1982; Peterson, 1973; Siemen y Künzle, 1994) y cocodrilos (Ebbesson y Goodman, 1981; Pritz y Strietzel, 1989). Las proyecciones desde este área mesencefálica al tálamo sólo se han estudiado en un reptil, el cocodrilo *Caiman crocodilus* (Pritz y Strietzel, 1990). En esta especie el núcleo talámico que recibe aferencias somatosensoriales del techo mesencefálico está situado entre los núcleos rotundo y reuniens, y se denomina complejo medialis. En *Caiman*, este núcleo también recibe aferencias lemniscales desde la médula espinal y desde los núcleos de la columna dorsal (Ebbesson y Goodman, 1981; Northcutt y Pritz, 1978; Pritz y Northcutt, 1980). Las neuronas del complejo medialis proyectan ipsilateralmente al estriado y a una zona del ADVR intermedia entre la zona visual que recibe aferencias del rotundo y la zona auditiva que recibe aferencias del reuniens (Pritz y Northcutt, 1980; Pritz y Strietzel, 1994). En tortugas y lagartos existe un núcleo topográficamente similar al complejo medialis, situado entre el núcleo rotundo y el núcleo reuniens o medialis, cuyas aferencias no se han estudiado y que proyecta a una zona intermedia del ADVR (Balaban y Ulinski, 1981; Bruce y Butler, 1984b; González *et al.*, 1990). Estudios electrofisiológicos en tortugas y en el lagarto *Ophisaurus apodus* han demostrado la presencia de un área ventral al núcleo rotundo que responde predominantemente a estímulos somatosensoriales (Belekhova y Kosareva, 1971). Los límites de este núcleo no están claros. De hecho, más que un núcleo es un área de contornos poco definidos que distintos autores han nombrado, delimitado y subdividido de forma diferente (lagartos: núcleo medialis posterior, núcleo posterocentralis, área ventromedial, cocodrilos: complejo medial; tortugas: núcleo ventralis, núcleo reuniens zona difusa, núcleo centralis). Las aferencias de esta área no se han estudiado en ningún otro reptil.

La revisión de los estudios sobre las proyecciones tálamo-telencefálicas en reptiles pone de relieve la escasez de trabajos en los que se hayan realizado inyecciones de trazadores en los distintos núcleos talámicos. El excelente trabajo de González y colaboradores (1990) es el único que estudia las proyecciones tálamo-telencefálicas por medio de inyecciones restringidas en la mayor parte de los núcleos del tálamo dorsal en un reptil escamoso, el lagarto gecónido *Gekko gecko*. El objetivo de este trabajo era estudiar las aferencias del striatum y el núcleo accumbens, pero en sus figuras está representado el marcaje anterógrado de gran parte del telencéfalo. Los autores utilizaron para las inyecciones talámicas un trazador anterógrado por lo que no obtienen información sobre las aferencias que reciben los distintos núcleos del tálamo. Por otra parte, Díaz (1991) estudió las conexiones de algunos núcleos talámicos en el lacértido *Gallotia gallotia* mediante transporte de trazadores "in vitro". En este trabajo se realizaron depósitos de trazadores en distintas partes del tálamo de cerebros de lagarto mantenidos vivos en un medio de cultivo. El objetivo de este estudio era investigar las relaciones entre la segmentación neuromérica del cerebro y la conectividad nerviosa, interesándose más por el curso de los distintos haces de fibras que por las áreas de terminación de las eferencias al telencéfalo.

El segundo objetivo del presente estudio fue delimitar las áreas de terminación de las aferencias sensoriales no olfativas al telencéfalo de la lagartija ibérica (*Podarcis hispanica*) y caracterizar posibles áreas de integración de distintas modalidades sensoriales. Por ello nos propusimos investigar detalladamente las conexiones aferentes y eferentes de los núcleos del tálamo dorsal mediante inyecciones restringidas de trazadores axonales en los distintos núcleos talámicos. Además, realizamos inyecciones en varias áreas telencefálicas para estudiar el marcaje retrógrado en el tálamo y delimitar la localización de las neuronas talámicas responsables de las aferencias a cada área del telencéfalo.

5.2. Materiales y métodos

Se utilizaron un total de 61 lagartijas adultas de la especie *Podarcis hispanica*, algunas de las cuales habían sido utilizadas en los experimentos de comportamiento. Los animales se mantuvieron en el laboratorio como hemos descrito en el capítulo 2.

Inmunohistoquímica

Para el estudio citoarquitectónico del tálamo utilizamos secciones transversales de 10 μm de grosor teñidas con azul de Toluidina al 1% de los cerebros de dos lagartijas que habían sido incluidos en parafina (tinción de Nissl). Para estudiar la distribución en los distintos grupos del tálamo de proteínas ligadoras de calcio y neuropéptido Y utilizamos 4 lagartijas (2 machos y dos hembras). Los animales fueron inyectados intramuscularmente con una sobredosis del anestésico hidrocloreuro de ketamina (1000 mg/kg de peso corporal). Una vez anestesiados, los perfundimos a través del ventrículo cardiaco con 3-4 ml de solución salina con heparina, seguida de 5-10 ml de solución fijadora conteniendo paraformaldehído al 4% en tampón fosfato (phosphate buffer, PB, 0.1 M a pH 7.4). Finalizada la perfusión y tras un tiempo de espera de 1-24 h extrajimos el cerebro y la médula espinal cervical y lo sumergimos en la misma solución fijadora a 4°C durante 12-18 horas. Después, lavamos los cerebros con PB y los metimos en una solución crioprotectora de sacarosa al 30% en PB. Una vez que los cerebros se hundieron totalmente en la solución procedimos a cortarlos en secciones transversales de 40 μm de grosor utilizando un microtomo de congelación (Microm HM 340 E). La médula espinal y los bulbos olfativos fueron cortados sagitalmente. De cada cerebro se obtuvieron tres series paralelas. Cada una de las tres series se procesó con un anticuerpo diferente. En total procesamos cuatro series para detectar NPY y otras tres para las diferentes proteínas ligadoras de calcio. Las otras series se conservaron en el congelador para su posterior utilización en otros experimentos. El procesado inmunocitoquímico se realizó mediante la técnica de inmunoperoxidasa indirecta complejo-avidina-biotina (ABC) en cortes flotantes. En primer lugar se procedió al bloqueo de la actividad peroxidasa endógena con peróxido de hidrógeno al 0.3% en tampón durante 15-30 minutos. A continuación incubamos las secciones en el anticuerpo primario a 4°C durante un periodo de tiempo mínimo de 12 horas y máximo de 60 horas. Posteriormente, las incubamos en el anticuerpo secundario biotinilado (diluido 1:200) durante 2 horas a temperatura ambiente, y, seguidamente, se incubaron durante otras 2 horas en ABC (Vectastain ABC Elite kit, Vector). La reacción de la peroxidasa se visualizó con 3,3' diaminobenzidina (DAB, Sigma) al 0,05% con peróxido de hidrógeno al 0,01%. Entre cada incubación realizamos varios lavados con solución tampón. Para las diluciones y los lavados utilizamos tampón fosfato (PB) en ocasiones con cloruro sódico al 0,9%. Finalmente,



los cortes fueron colocados sobre portaobjetos gelatinizados, deshidratados, aclarados con xileno y montados con Permount (Fisher).

Trazado de conexiones

En la mayoría de los casos utilizamos como trazador dextran amina biotilada (BDA, m.w. 10.000, Molecular Probes). Este trazador tiene la ventaja de que difunde muy poco en torno al lugar de inyección y permite realizar inyecciones pequeñas con suficiente concentración de trazador para obtener un excelente marcaje anterógrado y retrogrado (Veeman *et al.*, 1992). En algunos casos, además de BDA utilizamos peroxidasa de rábano (HRP tipo VI de Sigma, 30% en saponina al 5%, Merck), leucoaglutinina de *Phaseolus vulgaris* (PHAL, Molecular Probes) o trazadores fluorescentes (dextran tetrametilrodamina, RDA, m.w. 10.000, y dextran fluoresceína, FDA, m.w. 10.000, Molecular Probes). En estos casos, dos o tres trazadores diferentes fueron inyectados en distintos sitios del cerebro del animal.

Las lagartijas fueron preanestesiadas con vapores de Halotane (Aldrich) y a continuación se les indujo una anestesia profunda con una dosis de 325 mg/kg de hidrocloreuro de ketamina inyectado intramuscularmente (Ketolar, Parke-Davis) (Font y Schwartz, 1989). Una vez anestesiadas las sujetamos en un aparato estereotáxico para pequeños animales (Stoelting) y les inyectamos por iontoforesis BDA (5-10% en PB), RDA o FDA (5% en PB), HRP (10% en tampón tris, TB) o PHAL (2.5% en TB) en diferentes núcleos del tálamo dorsal o áreas telencefálicas. Las coordenadas estereotáxicas fueron medidas utilizando como referencia el centro del ojo pineal y, ocasionalmente, el vértice del extremo anterior de la escama interparietal. Las inyecciones se realizaron aplicando pulsos de 7 s on/ 7 s off de una corriente positiva de 2-5 μ A a la solución de trazador contenida en una micropipeta de cristal (diámetro interior en la punta de la pipeta 7-20 μ m). El tiempo de inyección osciló entre 5 y 20 minutos. Los anexos 5.1 y 5.2 contienen una descripción de todas las inyecciones realizadas en el tálamo y en el telencéfalo respectivamente e incluyen datos acerca de los animales, las coordenadas estereotáxicas y los núcleos afectados por la inyección.

Tras un tiempo de supervivencia de entre 7 y 15 días, las lagartijas fueron perfundidas y sus cerebros cortados con un microtomo de congelación como hemos descrito en el apartado anterior. De cada cerebro obtuvimos 3 series paralelas que fueron procesadas de distinta manera dependiendo del trazador o trazadores empleados en cada caso. En aquellos casos en que se utilizaron trazadores

fluorescentes montamos una de las series con medio de montaje para fluorescencia (mowiol) y la conservamos en el congelador. Para detectar la peroxidasa utilizamos diaminobenzidina con sulfato de níquel-amonio y peróxido de hidrógeno al 0.1%. Para revelar el BDA, las secciones se incubaron durante dos horas en el complejo avidina-biotina-peroxidasa (Vectastain ABC Elite kit, Vector) y, posteriormente, la actividad peroxidásica se detectó como en el caso anterior. En los animales inyectados con PHAL además de con BDA, primero se revelaron las series para detectar el BDA y a continuación se reveló el PHAL con técnicas de inmunodetección similares a las descritas en el apartado anterior. Montamos las secciones seriadas en un portaobjetos gelatinizado, las teñimos con azul de Toluidina al 1% y, a continuación, las deshidratamos y montamos con Permount.

Nomenclatura

En este trabajo hemos utilizado la nomenclatura de Medina y colaboradores (1992) y Smeets y colaboradores (1986). Para las áreas corticales hemos seguido la nomenclatura de Ulinski (1990), para algunos núcleos de la amígdala a Bruce y Neary (1995a, b) y para el tronco del encéfalo la utilizada por ten Donkelaar y colaboradores (1987).

5.3. Resultados

5.3.1. Descripción anatómica del tálamo de *Podarcis hispanica*

Esta sección resume distintos aspectos de la anatomía del tálamo dorsal de *Podarcis hispanica* tal como se observa en cortes transversales teñidos con el método de Nissl. Puesto que el BDA proporciona imágenes muy completas de la morfología de las neuronas marcadas retrogradamente, incluimos comentarios sobre la tipología de algunas de las neuronas que componen los distintos núcleos. Además, aportamos información sobre la distribución de neuropéptido Y (NPY) y de tres proteínas ligadoras de calcio: parvalbúmina (PV), calbindina-D28k (CB) y calretinina (CR).

En el tálamo dorsal anterior de *Podarcis hispanica* se distinguen los principales núcleos lemnotalámicos descritos para otras especies de reptiles Squamata (Butler, 1994a): el núcleo dorsomedialis anterior (Dma), el núcleo dorsolateralis anterior (Dla), el núcleo geniculado lateral dorsal (Gld) y el cinturón peri-rotundo (pRot) (Fig. 5.1). La

Tabla 5.2. Distribución de neuronas inmunoreactivas para marcadores de distintas proteínas ligadoras de calcio.

Marcador	Núcleos del tálamo dorsal							
	Dma	Dla	Gld	pRot	Rot	Mt	Mp	Pc
Parvoalbúmina	-	-	+	-	-	-	-	+
Calbindina D28-k	+	+	+	-	+	+	+	+
Calretinina	+	+	+	+	+	-	+	+

distribución de neuropéptido Y y de proteínas ligadoras de calcio define subpoblaciones neuronales dentro de estos núcleos (Fig 5.2). En el tálamo posterior de *P. hispanica* se distinguen cuatro núcleos colotalámicos: el núcleo rotundo (Rot), el núcleo medialis anterior (Mt), el núcleo medialis posterior (Mp) y el núcleo posterocentralis (Pc) (Fig. 5.1).

El núcleo dorsomedialis anterior (Dma) es el componente más rostral del tálamo dorsal de las lagartijas, aparece a nivel de la comisura palial posterior y se extiende caudalmente hasta el nivel de la comisura habenular. Por tanto, se observa en cortes transversales a lo largo de casi toda la amplitud rostro-caudal del tálamo dorsal situado en una posición dorsomedial. A nivel rostral, forma un núcleo ovalado separado del ventrículo. A niveles más caudales aparecen en una posición lateral el núcleo dorsolateralis anterior y más tarde el núcleo rotundo y el Dma se convierte en una estrecha franja periventricular algo ensanchada dorsal y ventralmente. A nivel de la comisura habenular el Dma tiene forma triangular y ocupa todo el aspecto dorsal del núcleo rotundo. El Dma está formado por células pequeñas, a menudo de morfología bipolar y muy basófilas. Las neuronas del Dma presentan un marcaje intenso con anticuerpos para la calretinina, un marcaje más débil con anticuerpos para la calbindina y son parvoalbumina negativas (Fig. 5.2).

El núcleo dorsolateralis anterior (Dla) en su aspecto más rostral se observa como un núcleo ovalado situado lateral al Dma. Está rodeado dorsal, lateral y ventralmente por zonas de neuropilo sin neuronas. Más caudalmente, el núcleo es atravesado en su mitad ventral por las fibras del lfb que forman una especie de cápsula en el polo rostral del Rot. El núcleo Rot aparece inmediatamente caudal a las fibras del lfb y a ese nivel el Dla tiene un aspecto triangular y recubre dorsalmente al Rot. Como en otros lagartos se distinguen dos subdivisiones en este grupo: una subdivisión dorsomedial y una subdivisión ventrolateral. La subdivisión dorsomedial es magnocelular y la subdivisión ventrolateral parvocelular. La subdivisión dorsomedial está formada por neuronas multipolares de gran tamaño cuyas dendritas se extienden a gran distancia del cuerpo celular; a niveles rostrales se sitúa en posición dorsomedial

y a niveles caudales ocupa la mayor parte del DLa. La subdivisión ventrolateral esta formada por neuronas de pequeño y mediano tamaño; a nivel rostral se sitúan en la parte ventral y lateral del núcleo y a nivel caudal forman una estrecha franja en el límite ventrolateral del DLa.

En la subdivisión ventrolateral observamos algunas neuronas bipolares de soma fusiforme que se sitúan paralelas al límite del núcleo. Estas dos subdivisiones se marcan de forma diferente con anticuerpos para calbindina (CB). La subdivisión ventrolateral presenta una intensa inmunoreactividad a la CB, mientras que la subdivisión dorsolateral apenas se marca con este anticuerpo. Sin embargo, ambas subdivisiones contienen neuronas inmunoreactivas a la calretinina.

El núcleo geniculado lateral dorsal (Gld) ocupa una posición lateral al DLa y dorsal al núcleo geniculado lateral ventral (Glv) de los que se encuentra separado por una estrecha franja libre de células y en algunos puntos por las neuronas NPY positivas del cinturón peri-rotundo. Está constituido por una zona interna de células agrupadas y una zona más externa con una relativamente baja densidad de células dispersas aunque en algunos niveles observamos agrupaciones de neuronas en la parte dorsolateral del tálamo adyacentes al tracto óptico. A niveles más caudales las neuronas de la parte más medial del Gld se sitúa adyacentes a la parte dorsolateral del núcleo rotundo y los límites de este núcleo con el cinturón peri-rotundo no resultan evidentes. Tanto los anticuerpos para la PV como los de la CB marcan algunas poblaciones de neuronas en el Gld. La PV marca claramente dos poblaciones: una interna próxima al Rot y otra externa cerca del tracto óptico.

El cinturón peri-rotundo (pRot) más que un núcleo es un área de límites poco definidos que rodea al núcleo rotundo dorsal y lateralmente y que parece contener poblaciones neuronales heterogéneas. Algunas de las neuronas situadas en la periferia del Rot son NPY-positivas. A nivel rostral las neuronas que contienen NPY forman una franja que se sitúa entre el DLa y el Gld. A nivel más caudal estas neuronas NPY positivas se localizan más ventralmente en la región peritúndica entre el Rot y el Glv, y además forman una banda que separa el Gld y el Glv. Algunos autores han propuesto una homología entre las neuronas NPY-positivas del tálamo dorsal de reptiles y de aves con la lámina intergeniculada de mamíferos (Medina *et al.*, 1992; Kenigfest *et al.*, 1997). La CR marca una subpoblación de neuronas en esta área diferente de las neurona NPY-positivas.

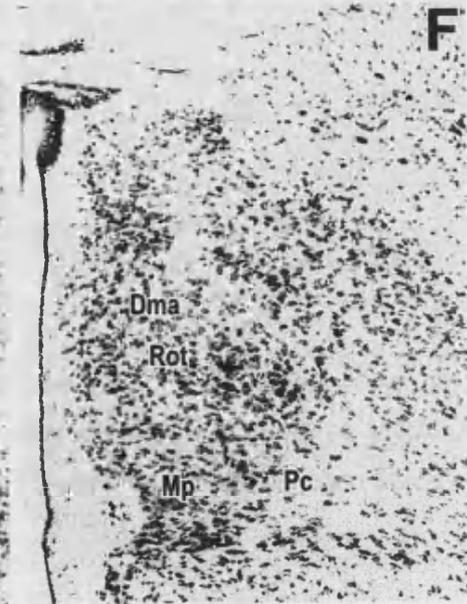
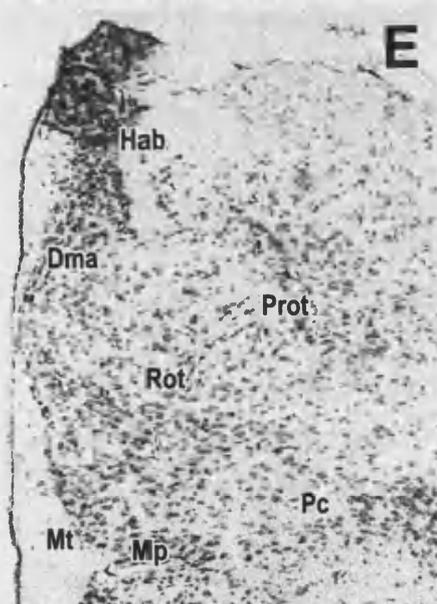
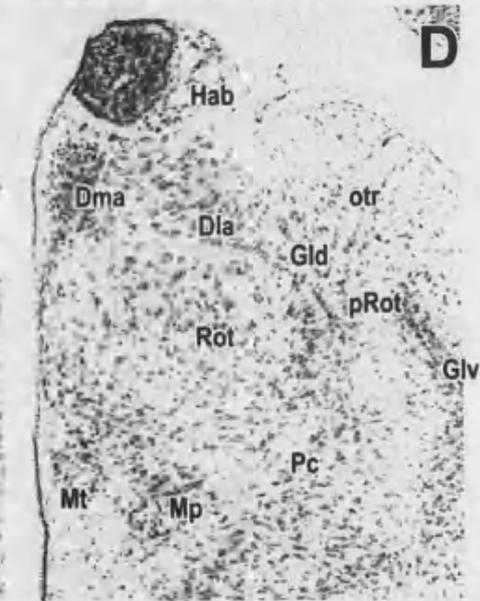
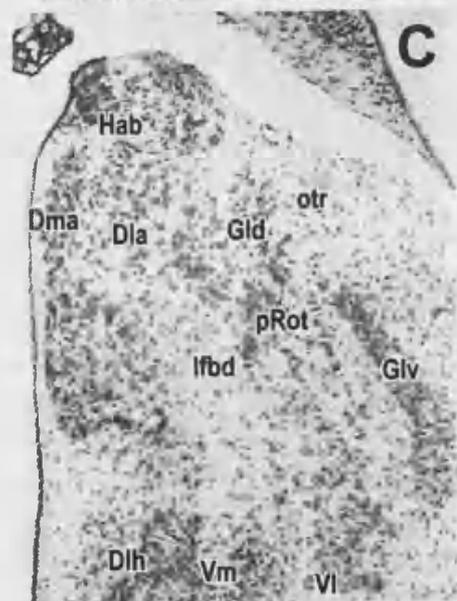
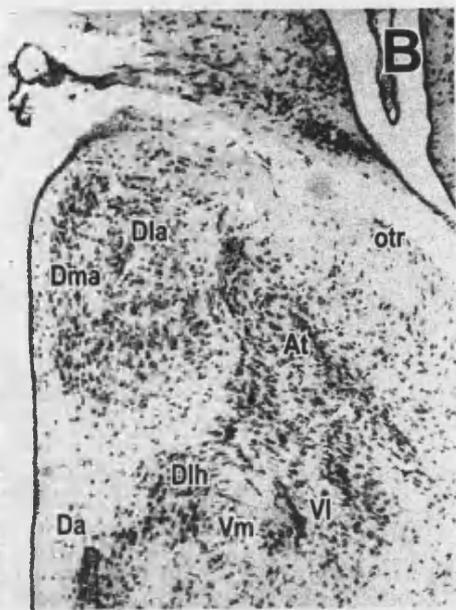
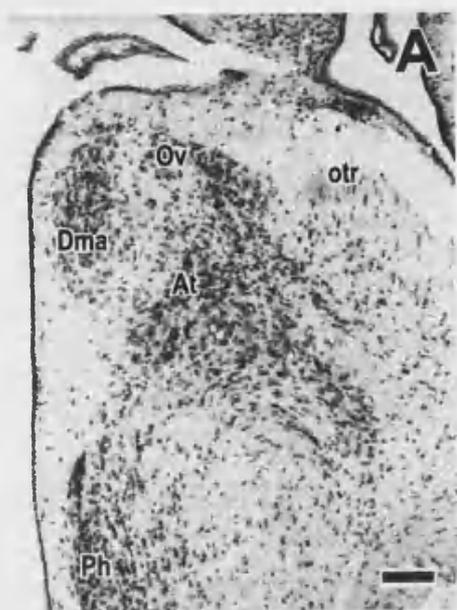


Fig. 5.1. Microfotografías de secciones transversales seriadas teñidas con azul de Toluidina de distintos niveles del tálamo dorsal de *Podarcis hispanica*. Los cortes están ordenados de rostral (A) a caudal (F). Barra de escala = 100 μ

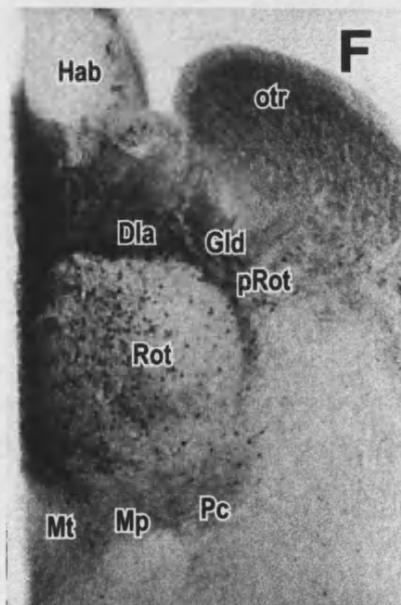
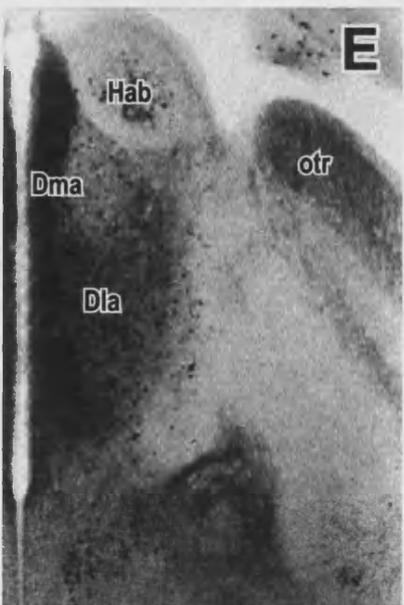
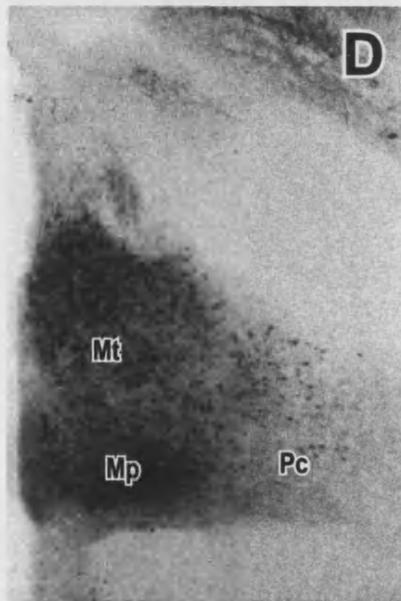
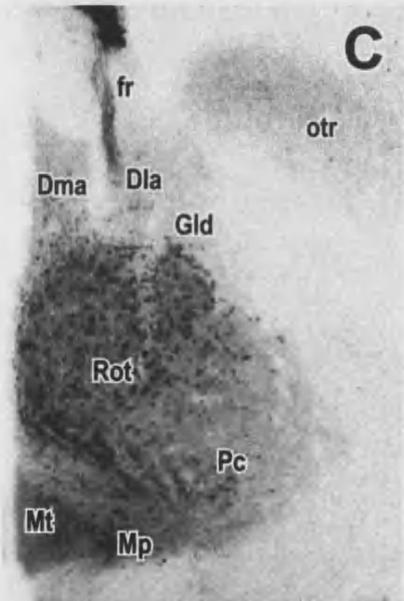
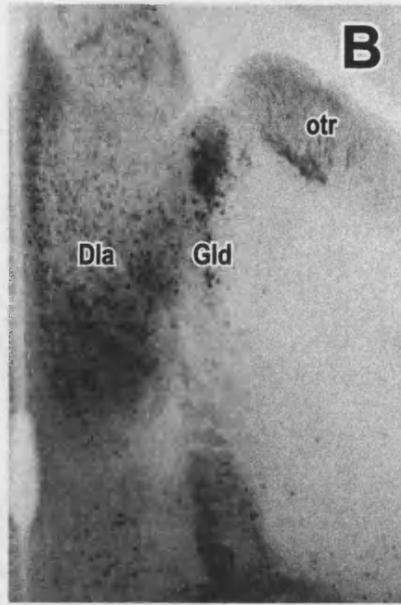
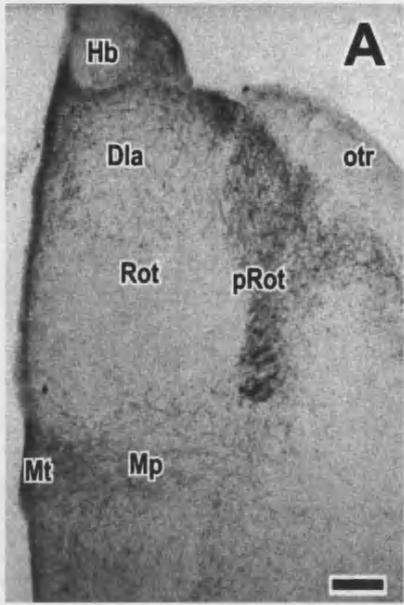


Fig. 5.2. Secciones transversales del tálamo dorsal de *Podarcis hispanica* teñidas con anticuerpos para: A) NPY; B), C) y D) CB; y E) y F) CR. Barra de escala = 100 μ .

El núcleo rotundo (Rot) es el núcleo de mayor tamaño del tálamo de *Podarcis hispanica*. Tiene forma esférica y se va achatando dorsoventralmente a niveles caudales. El núcleo rotundo se extiende desde la porción caudal del fascículo anterior del lfb hasta la comisura posterior. En su aspecto rostral el Rot es un núcleo de límites bien definidos formado por neuronas dispersas de tamaño mediano que restringen sus dendritas al interior del propio núcleo. A niveles posteriores las fibras procedentes del tectum penetran por la parte lateral del núcleo. A este nivel se pueden distinguir dos zonas en el Rot, una parte ventromedial formada por neuronas multipolares similares a las que se encuentran en niveles rostrales y una parte dorsolateral en la que hay una menor densidad de neuronas y algunas de ellas extienden sus dendritas fuera del contorno del núcleo, situándose paralelas a las fibras del tracto tecto-rotundo. Las neuronas del Rot presentan una intensa inmunoreactividad para la CB y en menor grado para la CR, excepto las de la zona dorsolateral que no son reactivas a la CR. Además, observamos muchas fibras inmunoreactivas a la PV, pero no neuronas.

En *Podarcis hispanica*, la nomenclatura de los núcleos medialis anterior (Mt) y medialis posterior (Mp) resulta un poco confusa debido a que el Mp aparece a niveles más rostrales que el Mt, aunque se extiende hasta niveles más caudales. El núcleo medialis anterior (Mt) es un núcleo de pequeño tamaño (unas 100 μm de diámetro), muy compacto, situado en una posición ventromedial al Rot y próximo al epéndimo. En su aspecto más rostral se encuentra rodeado de zonas de neuropilo libre de células. Caudalmente es continuo en su porción lateral con el núcleo medialis posterior. La práctica totalidad de las neuronas de este núcleo tienen sus dendritas formando un penacho en el neuropilo que separa al núcleo del epéndimo. Los anticuerpos para la CR y PV no marcan ni fibras ni neuronas en este núcleo. Sin embargo, se marcan terminales y neuronas con anticuerpos para la CB.

El núcleo medialis posterior (Mp) está situado en posición ventral al Rot y lateral respecto del Mt. Está limitado lateralmente por las fibras del tracto tectotalámico y el núcleo posterocentralis. A niveles rostrales una zona libre de células lo separa del Mt; esta separación desaparece a niveles caudales. En estos niveles caudales, los límites entre Mt y Mp no están bien definidos, de hecho a este nivel las dendritas de las neuronas de cada núcleo se introducen en el otro. Las neuronas de este núcleo son intensamente reactivas a la CB y sólo unas pocas presentan una leve inmunoreactividad a la CR. Ambos anticuerpos marcan terminales en este núcleo. Sin embargo, las neuronas de este núcleo son PV-negativas.

El núcleo posterocentralis (Pc) se extiende desde el nivel en que penetra el tracto tectotalámico en el Rot hasta el límite más caudal del tálamo. Está situado en posición lateroventral al Rot y lateral respecto del Mp. A niveles caudales se extiende lateralmente hasta casi alcanzar el margen del cerebro. Las neuronas de este núcleo son de tamaño relativamente grande y de morfología bipolar y se encuentran dispersas entre las fibras del tracto tecto-rotundo. A nivel rostral algunas de sus neuronas son inmunoreactivas a la PV (núcleo lateralis de Díaz, 1991) y a nivel caudal a la CB y CR.

5.3.2 Inyecciones en tálamo

Se realizaron 39 inyecciones de trazadores en el tálamo dorsal de *Podarcis hispanica* (Anexo 8.1). El BDA fue el trazador más utilizado (30 inyecciones) y nos dio un excelente marcaje tanto anterógrado como retrogrado en todos los casos. Once inyecciones se localizaron en núcleos del tálamo anterior o lemnótalamo, 9 inyecciones en núcleos del tálamo posterior o colotálamo y 7 inyecciones afectaron a núcleos de ambas subdivisiones talámicas. Asimismo, estudiamos el marcaje producido después de algunas inyecciones localizadas en epitálamo, tálamo ventral, hipotálamo y pretegmentum para contrastar los resultados. A continuación describimos las aferencias de los distintos núcleos del lemnótalamo y colotálamo, así como sus eferencias al telencéfalo. Los resultados se refieren principalmente a las inyecciones con BDA, porque proporcionaron un marcaje más extenso y, por tanto, una imagen más completa de las conexiones de los distintos núcleos. Las inyecciones de HRP y PHAL dieron lugar a un marcaje, tanto retrogrado como anterógrado, más restringido. Los trazadores fluorescentes (RDA y FDA) no aportaron información adicional a la proporcionada por los otros trazadores y difundieron mucho haciendo difícil la identificación del área de inyección.

5.3.2.1 Conexiones del lemnótalamo

Un total de 18 inyecciones implicaron núcleos del lemnótalamo. La mayoría de estas inyecciones afectaron a más de un núcleo. Sin embargo, en el caso 204 la inyección sólo afectó a una zona ventral y anterior del Dla y el caso 193 fue una inyección bilateral restringida al Dma (Fig. 5.3). Estos dos casos han sido muy útiles para identificar diferencias entre las conexiones del Dla y el Dma y para interpretar

otros casos en los que la inyección afectó a más de un núcleo. Los casos 180, 181, 186 y 188 afectaron en mayor o menor medida al DLa junto con el Rot, peri-rotundo (pRot) o núcleo geniculado lateral dorsal (Gld), pero no afectaron al Dma. En otros casos (205, 209, 211, 224, 215) la inyección fue más medial y afectó al DLa, Dma, y al área dorsal hipotalámica (DA) o Rot. El caso 210 fue una inyección de BDA muy restringida situada entre el Rot y el núcleo geniculado lateral ventral (Glv), y en los casos 148 (PHAL) y 191 (FDA) las inyecciones afectaron al Gld y Glv.

Aferencias: Marcaje retrogrado

Telencéfalo (pallium, striatum, septum). En todas las inyecciones que afectaron al DLa observamos numerosas neuronas marcadas retrógradamente en el cortex dorsal ipsilateral y en menor medida en el contralateral. La localización de estas neuronas fue diferente dependiendo del nivel rostro-caudal del cortex dorsal. A niveles precomisurales, las neuronas se localizaron en la parte más medial del cortex dorsal. Sin embargo, a niveles caudales a la comisura palial se localizaron más lateralmente, en una zona intermedia del cortex dorsal. El mayor número de neuronas marcadas retrógradamente se observó a nivel comisural. La mayoría de estas neuronas tenían el soma situado en el estrato celular de este área cortical y mostraban la morfología típica de las neuronas bipiramidales con dos arborizaciones dendríticas bien desarrolladas (Fig. 5.3). Observamos también algunas neuronas marcadas en el septum dorsal y en el estriado ventral en inyecciones grandes que afectaron al DLa y Dma. En la inyección restringida al Dma (caso 193) observamos numerosas neuronas marcadas retrógradamente en el septum y algunas en el estriado caudal. En varios casos observamos neuronas en el núcleo septal impar. Puesto que este núcleo proyecta masivamente a la habénula y la habénula se había visto afectada en esas inyecciones, es probable que el marcaje en este núcleo se deba a esta proyección. Otros núcleos telencefálicos en los que observamos algunas neuronas marcadas tras inyecciones en el DLa y el Dma fueron el núcleo de la banda diagonal de Broca, área estriatoamigdalar (núcleo centralis amigdalae, Medina *et al.*, 1992), núcleo amigdalino ventral anterior (Bruce y Neary, 1995a, b) y núcleo amigdalino ventrolateral.

Hipotálamo. En general, las inyecciones en el lemnótalamo dieron lugar a abundante marcaje retrogrado en muchos núcleos del hipotálamo. El núcleo periventricular hipotalámico (Ph) contenía muchas células marcadas a través de toda

su extensión rostro-caudal en inyecciones localizadas en DLa, Dma o pRot. Este marcaje fue principalmente ipsilateral pero también observamos algunas neuronas en el Ph contralateral. Un gran número de neuronas se marcaron bilateralmente a nivel del órgano paraventricular, particularmente en inyecciones que incluían pRot. Estas neuronas son de morfología bipolar, poseen una dendrita que penetra en el órgano paraventricular y presenta expansiones dentro del estrato ventricular (Fig. 5.3). En las inyecciones en DLa observamos unas pocas neuronas marcadas ipsilateralmente en el área preóptica lateralis (Apol) y núcleo suprachiasmaticus (Sch), y bilateralmente en el área lateralis hypothalami (Alh) y en los cuerpos mamilares (Cm). En la inyección restringida en el Dma (caso 193) se marcaron numerosas neuronas en la parte caudal del Alh y en menor número en el área preoptica medialis y lateralis, núcleo supraopticus, núcleo ventromedialis hypothalami (Vmh), cuerpos mamilares (Cm) y estrato periventricular del infundibulum. Por último, las inyecciones que incluyeron al pRot marcaron gran número de neuronas en el centro (*core*) del Vmh.

Diencefalo (epitálamo, tálamo dorsal, tálamo ventral, pretectum, tubérculo posterior). Pequeñas inyecciones restringidas al DLa o Dma marcan neuronas en varios núcleos del tálamo ventral: el área triangularis (At), el núcleo geniculado lateral ventral (Glv), el núcleo ventromedialis thalami (Vm), el núcleo ventrolateralis thalami (VI) y el núcleo dorsolateralis hypothalami (DIh). El DIh ha sido considerado clásicamente como parte del hipotálamo, de ahí su nombre, pero estudios recientes sugieren que este núcleo sería parte del tálamo ventral, concretamente del complejo reticular talámico (Díaz *et al.*, 1994). El DIh tiene conexiones recíprocas con el DLa, y además algunas dendritas de las neuronas multipolares de la parte ventral del DLa penetran en el DIh (Fig. 5.3). El marcaje retrogrado en el núcleo Vm fue muy similar tanto en las inyecciones situadas en el DLa como en el Dma. En ambos casos se marcaron ipsilateralmente numerosas neuronas tanto en la parte ventral como en la parte dorsal del Vm. Sin embargo, sólo observamos neuronas en el At en inyecciones que implicaron al Dma y en los núcleos VI y Glv tras inyecciones en DLa. Además, la proyección desde los núcleos VI y Glv fue bilateral. Las inyecciones en el DLa también produjeron marcaje retrogrado en dos núcleos del tálamo dorsal: el pRot ipsilateral y en menor medida el DLa contralateral.

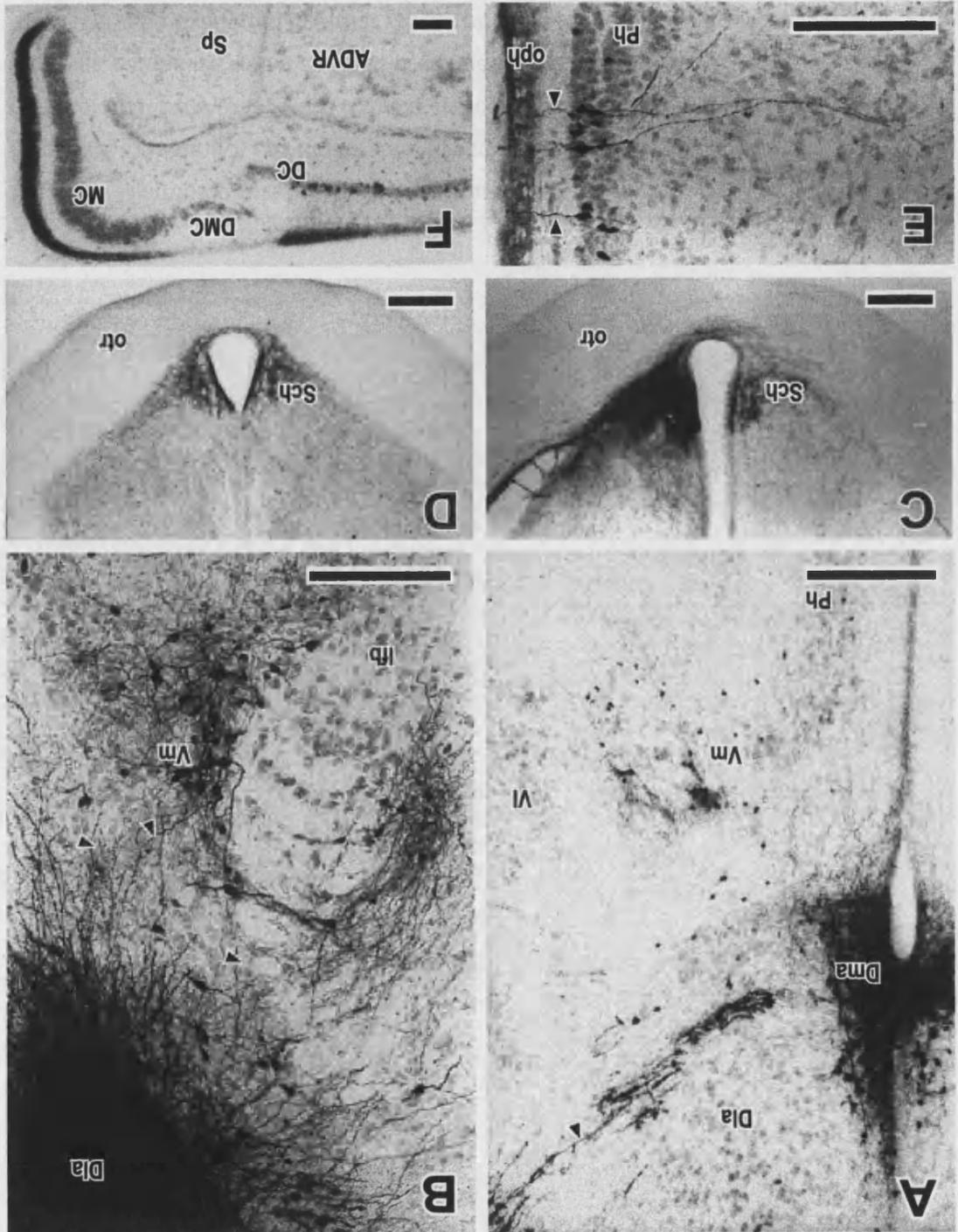


Fig. 5.3. Microfotografías de secciones transversales del cerebro de *Podarcis hispanica* mostrando: Los lugares de inyección de **A)** una inyección restringida al Dma (caso 193), **B)** una inyección restringida en el Dla (caso 204), las puntas de flecha señalan prolongaciones dendríticas de neuronas del Dla que se extienden hasta el Dlh y Vm, **C)** marcaje anterógrado en el núcleo supraquiasmático tras una inyección que afectó al pRot (caso 186), **D)** terminales NPY-positivos en el núcleo supraquiasmático, **E)** neuronas marcadas retrógradamente después de una inyección en pRot (caso 186), las cabezas de flecha señalan prolongaciones dendríticas que se introducen en el órgano paraventricular, **F)** marcaje anterógrado en el cortex tras una inyección en el Dla (caso 188). Barras de escala = 100 μ

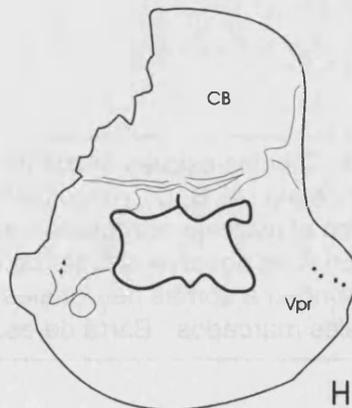
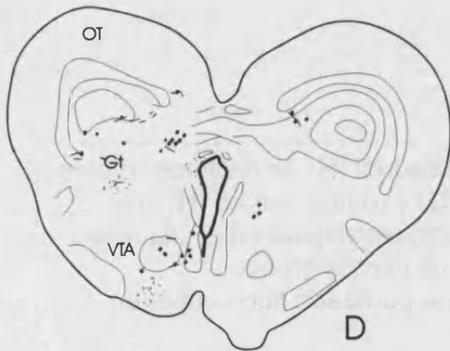
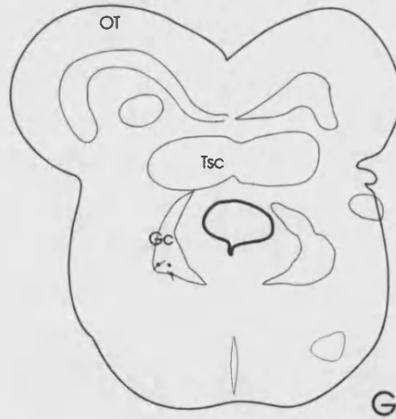
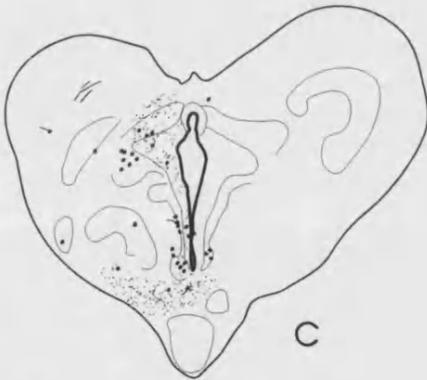
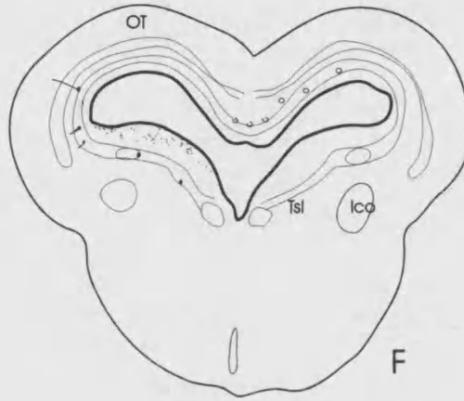
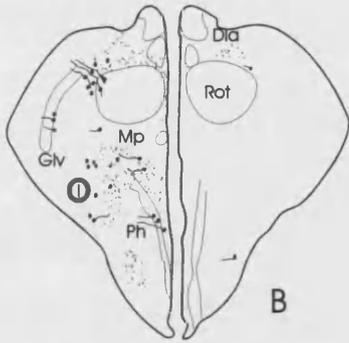
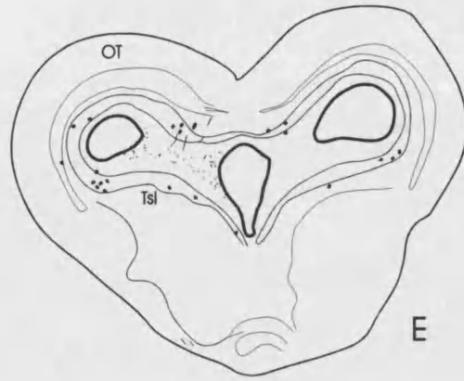
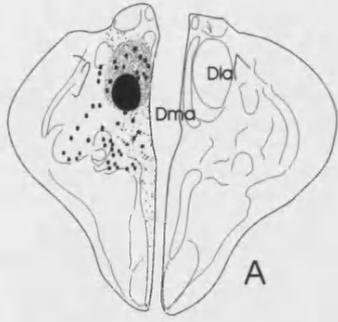


Fig. 5.4. Dibujos esquemáticos de rostral (A) a caudal (H) de distintos niveles del diencefalo (A, B, C), mesencefalo (D, E, F, G) y rombencefalo (H) que muestran el marcaje retrogrado tras una inyección restringida en el D1a (caso 204). En A se observa el lugar de inyección. Los puntos gruesos corresponden a somas neuronales y las áreas de punteado fino contienen terminales marcados. Barra de escala = 300 μ .

El marcaje retrogrado en núcleos pretectales fue diferente dependiendo del lugar de inyección. En la inyección restringida al Dma sólo se marcaron unas pocas neuronas en el núcleo lentiformis thalami pars plicata (Ltp) y el núcleo geniculado pretectal (geniculatus pretectalis) (Gpt). Tras inyecciones en el Dia observamos neuronas marcadas retrogradamente en varios núcleos pretectales: el núcleo de la comisura posterior (Ncp) (núcleo yuxtacommissuralis medialis, Jm), en las partes plicata y extensa (Lp y Le) del núcleo lentiformis thalami, griseum tectalis (Gt) y núcleo lentiformis mesencephali (Lm). Las inyecciones que implicaron el pRot dieron como resultado neuronas marcadas retrogradamente en los mismos núcleos pretectales que las inyecciones en Dia, más el núcleo Gpt y el núcleo posterodorsalis (Pd).

Mesencéfalo (tectum, tegmentum, isthmus). En el techo óptico (OT), aparecieron neuronas retrogradamente marcadas en el stratum griseum periventriculare (sgp) tras inyecciones en el Dia. En estos casos observamos dos tipos de neuronas con morfología claramente diferente: neuronas radiales con dendritas que ascienden hasta estratos superficiales y neuronas multipolares con dendritas que se extienden dentro del stratum periventricular. Las neuronas multipolares se localizaron bilateralmente en la parte medial y anterior del OT en un área por la que en otros lagartos se ha descrito que cursa el tracto espinotalámico dorsal (Ebbesson, 1978). Las neuronas radiales se observaron espaciadas en toda la extensión del tectum ipsilateral pero fueron más frecuentes en las zonas laterales cerca de la transición con el torus semicircularis (TS). También se marcaron unas pocas neuronas radiales en la parte interna del stratum griseum centralis (sgc) que podrían corresponder a las neuronas tectogeniculadas descritas por Ulinski (). En el núcleo laminaris del torus semicircularis (TSI) observamos unas pocas neuronas marcadas bilateralmente. La inyección restringida al Dma dió lugar a un mayor número de neuronas en el TSI y a unas pocas neuronas bipolares en el OT. En ambos tipos de inyecciones se marcaron algunas neuronas ipsilateralmente en la parte ventral del griseum centrale (Gc), el área ventral tegmental (VTA), el núcleo intercollicularis (Ico) y el núcleo raphe superior (Ras). Inyecciones en el pRot y Gld dieron como resultado un gran número de neuronas en varios estratos del OT ipsilateral, en Vta y en el núcleo lemnisci lateralis (LI), y en menor grado en el TSI y el Ico. No se marcaron neuronas en el núcleo raphe en estos casos. Todas las inyecciones en núcleos del lemnótalamo produjeron marcaje retrogrado en el griseum

centralis (Gc). La localización de estas neuronas fue diferente dependiendo del lugar de la inyección lo que podría denotar una cierta topografía.

Rombencéfalo. Todas las inyecciones que implicaron al D1a o pRot marcaron neuronas ipsilateralmente en el locus coeruleus y en el núcleo vestibularis dorsolateralis, contralateralmente en los núcleos de la columna dorsal y bilateralmente en los núcleos sensoriales del trigémino, principal (Vpr) y descendens (Vds). Estas proyecciones trigémino-talámicas no se habían descrito previamente en ningún reptil y sugieren una vía por la que la información somatosensorial de la cabeza podría alcanzar el cortex. Por ello, realizamos un estudio más detallado de la localización y tipología de las neuronas sensoriales del trigémino que proyectan a distintos núcleos talámicos y particularmente a los núcleos del tálamo dorsal que puedan actuar como relevos de la información somatosensorial de la cabeza al telencéfalo. La tabla 5.3 resume la ubicación de neuronas marcadas retrogradamente en el Vpr y Vds tras inyecciones en distintos núcleos talámicos. Inyecciones en el pRot marcaron unas pocas neuronas en el núcleo tractus solitarii contralateral. Finalmente, tras inyecciones en Dma únicamente observamos unas pocas células marcadas en la región parabrachial.

Tabla 5.3. Extensión de marcaje retrógrado en el núcleo sensorial principal del trigémino (Vpr) y en el núcleo del tracto descendiente del trigémino tras inyecciones de BDA en diferentes núcleos talámicos. Cada asterisco representa hasta cinco neuronas marcadas retrógradamente (los recuentos se hicieron a partir de una única serie revelada para el BDA).

Ejemplar	Sitio de inyección	Ipsilateral		Contralateral	
		Vpr	Vds	Vpr	Vds
159	Ena Alh VI		*	*	*
166	Lt Ncp			**	*
180	Vm Dlh	*	*	*	**
181	Rot			*	
186	Gld pRot			**	**
188	Dla Rot pRot	**	**	****	*****
192	VI Vm	*	*	*****	**
193	Dma				
197	Glv				
204	Dla	*		*	
205	Dla Rot			*	**
207	Mp Mt Rot				
209	Dla Da		*	*	*
210	pRot	*	*	**	**
211	Dla Dma	*	*	**	**
213	Mp Rot				
221	Mp			*	
224	Dla Rot	*		*	*
236	Rot Dma				
250	Mt Mp				
251	Rot Dma Dla Hb			*	*
252	Rot Hb				
257	Dla Dma pRot Gld			*	***

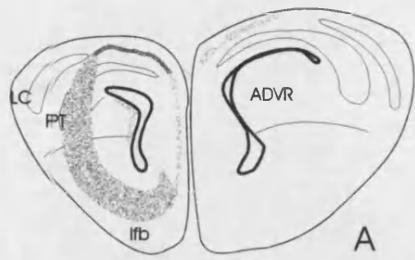
Médula espinal. Pequeñas inyecciones restringidas al Dla (caso 204) o Dma (caso 193) no produjeron marcaje retrogrado en la médula espinal, pero observamos algunas neuronas en inyecciones más grandes abarcando Dla, Rot y pRot (caso 188) y algunas inyecciones restringidas que incluían Dla y Dma (caso 211).

Eferencias: Marcaje anterógrado

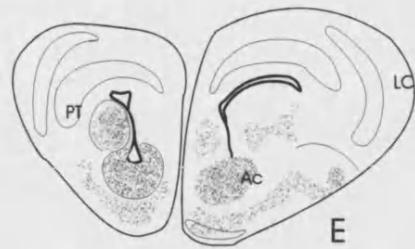
Todas las inyecciones que afectaron al Dla produjeron intenso marcaje terminal en la capa plexiforme externa (opl) del cortex. Las proyecciones del Dla al telencéfalo cursan a través de los dos tractos del cerebro anterior, el fascículo prosencefálico lateral (*lateral forebrain bundle, lfb*) y el fascículo prosencefálico medial (*medial forebrain bundle, mfb*). En el caso 204 (una pequeña inyección restringida a la parte ventral y anterior del Dla) numerosos axones de las neuronas del Dla penetran en el

pedúnculo dorsal del lfb, cursan rostralmente por la parte más medial del lfb y ascienden a través del engrosamiento palial ipsilateral (PT) hasta alcanzar el cortex (Fig. 5.5). En este caso se observa un marcaje terminal denso en el tercio superior del opl del cortex dorsal (DC), el tercio intermedio del opl del cortex medial (CM) y la capa plexiforme interna y el estrato celular de la parte dorsal del cortex lateral (LC). El marcaje en la opl del cortex dorsomedial (DMC) fue muy escaso y consistió principalmente en fibras sin varicosidades. En cambio, en el PT y en la parte lateral y central del striatum rostral (St) observamos algunas fibras con varicosidades y marcaje terminal, además de fibras lisas.

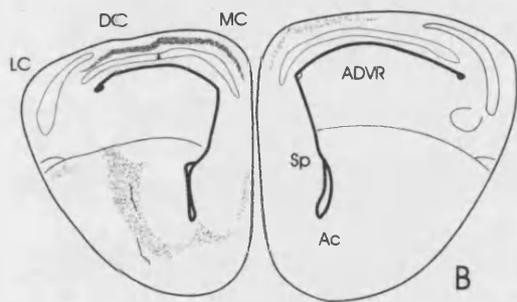
Por otra parte, algunos axones de las neuronas del Dla cursan por el mfb, cruzan la comisura anterior (ca) y ascienden junto a las fibras de la comisura palial anterior (cpa) a áreas corticales contralaterales. Algunas fibras no cruzan al hemisferio contralateral sino que ascienden junto al tracto de la comisura palial anterior y alcanzan el cortex ipsilateral. También observamos algunas fibras en la propia comisura palial anterior que conectan las áreas corticales de los dos hemisferios telencefálicos. Estas fibras podrían ser una fuente adicional de aferencias del Dla al cortex contralateral que cursarían vía el lfb. El marcaje anterógrado contralateral fue más intenso en la opl del CM, aunque también alcanza el DC (sobre todo a niveles comisurales) y en mucha menor extensión el DMC y LC. Observamos algunos terminales marcados en otras áreas del telencéfalo ipsilateral: el núcleo olfactorius anterior, parte más medial del septum (Sp), núcleo accumbens (Ac), parte medial del striatum caudal, *bed* nucleus del mfb, striato-amigdalal área, núcleo ventralis amigdalae (Bruce y Neary, 1995a,b), núcleo ventrolateralis amigdalae (VLT), núcleo centralis amigdalae (Amc) (Medina *et al.*, 1992), *bed* nucleus de la stria terminalis (Bst), cresta ventricular dorsal posterior (PDVR), parte perifascicular del núcleo del tractus olfactorius lateralis (Ntol) (ExA, Bruce y Neary, 1995a,b). La mayoría de las inyecciones que afectaron al Dla produjeron marcaje anterógrado en estas áreas telencefálicas, pero en algunas áreas el marcaje terminal fue más intenso en la inyección restringida al Dma (caso 193) o en inyecciones que incluyeron Dla más Dma.



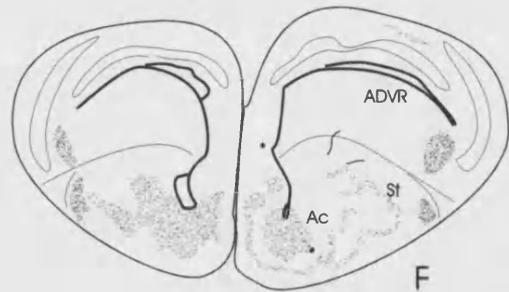
A



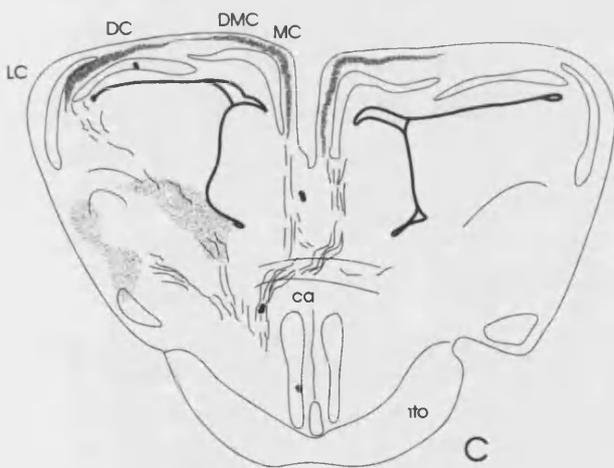
E



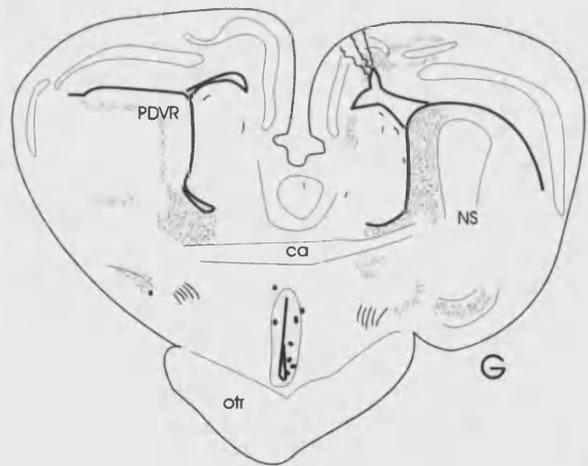
B



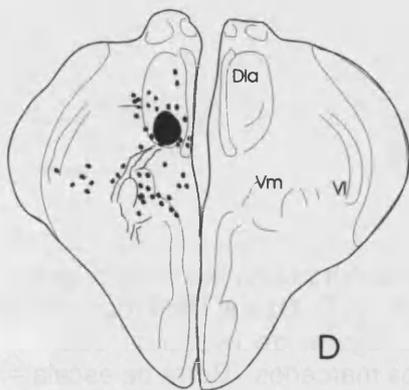
F



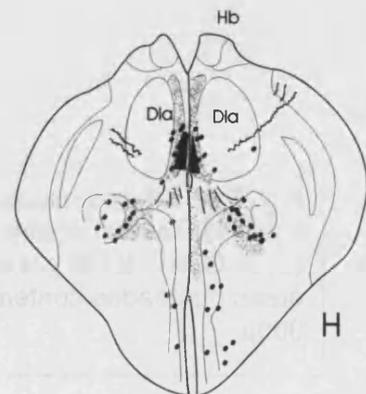
C



G



D



H



Fig. 5.5. Dibujos esquemáticos del marcaje anterógrado en telencéfalo tras inyecciones restringidas en el D1a (caso 204) (A, B, C, D) y el Dma (caso 193) (E, F, G, H). En D y H están representados los lugares de inyección. Las áreas punteadas contenían terminales axónicos marcados. Barra de escala = 300 μ

En la inyección restringida al Dma (caso 193, Fig. 5.5) se observó marcaje anterógrado en varias áreas telencefálicas: Noa, Sp rostral, St medial, Ac, parte medial del striatum caudal, NdB, parte perifascicular del Ntol (ExA, Bruce y Neary, 1995a, b), y PDVR. En el PDVR observamos fibras y terminales marcados rostralmente en la zona lateral (capas profundas del cortex lateral, LCpr) y caudalmente en las zonas medial y central. Otras eferencias del Dma terminan de forma difusa en el tuberculum olfactorium, nivel rostral de la cresta ventricular dorsal anterior (ADVR), *bed* nucleus de la stria terminalis (Bst), núcleo dorsolateralis amigdalae (DLA) y capa plexiforme del núcleo sphericus (Nsph). En este caso no observamos fibras en ningún área cortical, excepto cerca del lugar por el que penetró la pipeta donde se marcaron unas pocas neuronas y terminales.

En el caso 257 (una inyección en la parte más caudal del Dma, Dia y pRot) se observa un intenso marcaje terminal en el ADVR rostral y en el striatum dorsolateral y comparativamente poco en el PT. Las fibras cursan a través del mfb y la parte más externa del lfb (entre el lfb y el tracto óptico). Tanto en esta inyección como en las inyecciones en el pRot observamos fibras con varicosidades en los bulbos olfatorios principal y accesorio.

Las inyecciones que incluyeron parte del pRot (casos 210 y 186) dieron como resultado marcaje de fibras y terminales en el telencéfalo similar al de las inyecciones en Dia más Dma, excepto que el marcaje terminal en el núcleo supraquiasmático en estos dos casos fue muy intenso (especialmente en el caso 186, Fig. 5.3), mientras que en los núcleos amigdalinos y Ac fue muy débil. El marcaje en corteza fue más intenso a niveles precomisurales y las fibras probablemente cursan por el lfb. Observamos fibras y terminales en las zonas lateral y central del ADVR y St (pero no en la zona medial). En el caso 186 se observó un intenso marcaje terminal rostralmente en la parte medial del núcleo accumbens. Algunas de estas eferencias del pRot coinciden con zonas reactivas para NPY.

5.3.2.2. Conexiones del colotálamo

En 16 casos las inyecciones afectaron a núcleos colotalámicos. En cuatro casos las inyecciones se localizaron fundamentalmente en uno de los núcleos: tres en el núcleo rotundo (casos 236, 251 y 252) y una en el núcleo medialis posterior (caso 221). Las otras inyecciones implicaron en mayor o menor medida a varios núcleos. En el caso 97 la inyección se localizó fundamentalmente en la parte más caudal del Rot,

aunque también afectó parcialmente al núcleo posterocentralis. El pequeño tamaño del núcleo medialis anterior de *Podarcis hispanica* impidió la obtención de inyecciones restringidas a este núcleo pero en el caso 250 la inyección se localizó en el Mt y el Mp, y en 5 casos la inyección incluyó este núcleo además del Rot y/o Mp (casos 129, 171, 207, 208 y 228). Puesto que disponemos de inyecciones restringidas en Rot y Mp podemos inferir las conexiones del núcleo medialis anterior. El resto de inyecciones afectaron al Rot y al pRot o al Dia o a ambos (181, 186, 188, 210).

Aferencias: Marcaje retrógrado

Diencefalo. Las inyecciones restringidas al núcleo rotundo produjeron marcaje retrógrado en áreas del diencefalo ipsilateral, principalmente en núcleos del tálamo ventral y pretectales. En el diencefalo, a niveles rostrales observamos neuronas marcadas retrógradamente entre las fibras del lfb en lo que se correspondería con el núcleo entopeduncular de Smeets *et al.* (1986). Algo más caudalmente, observamos numerosas neuronas y terminales en la parte dorsal del núcleo ventromedialis thalami (Vm) y alguna neurona aislada en las proximidades del tracto tecto-talámico (nucleus anterior de la comisura supraoptica ventralis, Ncsva, Medina *et al.*, 1992) y en el cinturón peri-rotundo (pRot). A niveles caudales se observa marcaje en el Pc de neuronas bipolares grandes situadas entre las fibras tectales en el punto en que estas penetran en el Rot y un grupo de neuronas multipolares situadas más lateralmente en lo que podría corresponder al núcleo posterior de la comisura supraóptica ventral (Pscv, Díaz, 1991). En pretectum observamos numerosas neuronas y terminales en el núcleo pretectalis (Fig. 5.6). En todas las inyecciones en Rot se observa marcaje de fibras y terminales en el Rot contralateral, situado en zonas del Rot simétricas al lugar de inyección (Fig. 5.6). Este marcaje terminal contralateral no procede de las neuronas del propio Rot, puesto que en ningún caso observamos neuronas retrogradamente marcadas en el Rot contralateral a la inyección y podría deberse a colaterales de algunas de las neuronas que proyectan bilateralmente al Rot, probablemente de las neuronas del sgc del tectum. Esto sugiere que esas neuronas tectales proyectan a las mismas zonas de los núcleos Rot ipsi y contralateral.

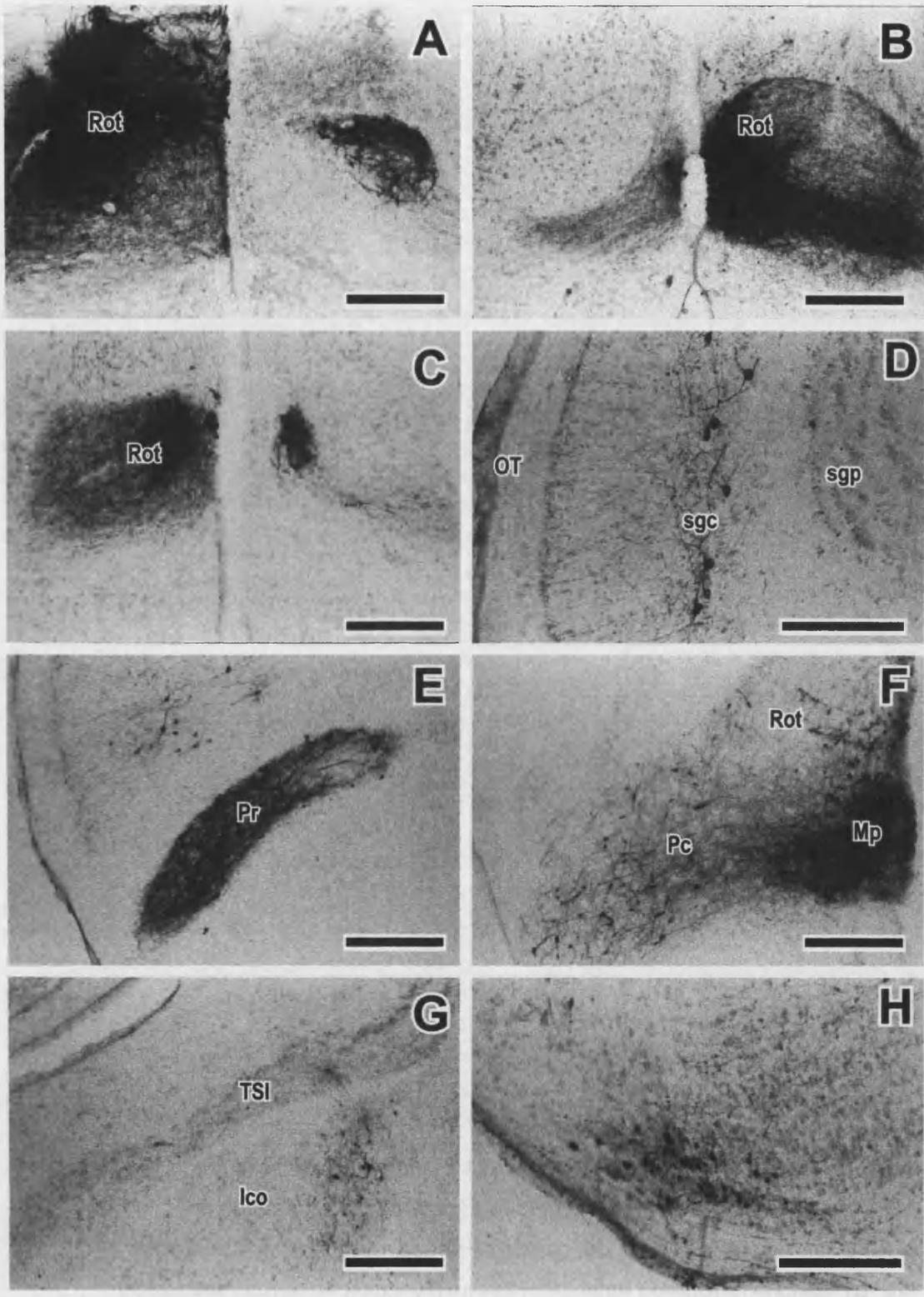


Fig. 5.6. Microfotografías de secciones del tálamo y mesencéfalo de lagartijas con inyecciones en el núcleo Rot (casos 188, 236, 252) y en el Mp (caso 221). **A), B) y C)** lugar de inyección de tres inyecciones diferentes en el Rot; **D)** marcaje retrógrado en el OT tras una inyección en el Rot (caso 236); **E)** marcaje en el Pr tras una inyección en el Rot; **F)** lugar de inyección en el Mp; **G)** marcaje retrógrado en el lco y **H)** marcaje retrógrado adyacente al tracto espinal en el caso 221. Barra de escala = 100 μ



Las inyecciones en el núcleo medialis posterior produjeron marcaje retrogrado y anterogrado en la parte ventral del Vm. Estas neuronas parecen ser una población de neuronas diferente a la de las que proyectan al Rot, ya que ambos marcajes se complementan. Como en las inyecciones en Rot, se marcaron algunas neuronas en el pRot y a niveles más caudales en el Pc a nivel del tracto de fibras que penetran en el Mp (ventral a las neuronas que proyectan a Rot, núcleo lateroventral y Z de Díaz, 1991). En pretectum observamos neuronas y terminales en dos núcleos, el núcleo posterodorsalis (Pd) situado en posición dorsomedial y el núcleo pretectalis ventralis (Prv) situado en posición ventrolateral.

Mesencéfalo. Todas las inyecciones que afectaron al Rot produjeron marcaje retrogrado en el stratum griseum centrale (sgc) del tectum optico (OT). Aunque el marcaje fue bilateral, se observa un claro predominio ipsilateral. Las neuronas tienen un soma grande redondeado y de 2 a 4 dendritas con una parte proximal gruesa y paralela a la superficie del tectum que a una cierta distancia del soma (a veces más de 100 μm) forman un angulo de 90°, se hacen más finas y ascienden hasta el estrato plexiforme externo del tectum donde se ramifican formando un plexo (capa 11 de Quiroga, 1978) (Fig. 5.6). Estas neuronas observamos a lo largo de toda la extensión rostro-caudal y latero-medial del tectum, a veces en grupos de 3 o 4. Aquellas inyecciones que además de al Rot afectaron en mayor o menor medida al cinturón pRot o al Mp (casos 181, 188, 205, 207, 208, 209, 224, 228 y 236) produjeron marcaje retrogrado en distintos estratos celulares del OT y en una zona situada entre el núcleo laminaris del torus semicircularis (TSnl) y el sgc del OT.

Tras inyecciones en Mp observamos neuronas marcadas retrogradamente en el núcleo laminaris del torus semicircularis (TSnl) y en una zona ventral al núcleo centralis del TS denominada por algunos autores núcleo profundus mesencephali (Prmc, Medina *et al.*, 1992, ten Donkelaar *et al.*, 1987) o área intercollicular (Belekhova *et al.*, 1985). Estas neuronas son bipolares o multipolares y algunas de ellas poseen dendritas que se extienden y se ramifican en el núcleo centralis del TS. También observamos algunas neuronas aisladas en la parte medial del stratum griseum periventricular (sgp) del tectum (griseum tectalis, GT, Díaz, 1991), en el núcleo posterodorsalis (Pd) y en la subdivisión ventral del núcleo pretectalis (Prv), y numerosas neuronas de pequeño tamaño en un núcleo situado en una zona ventrolateral del tegmentum adyacente a los haces de fibras del lemnisco espinal que cursan a ese nivel por la periferia del cerebro. Las dendritas de estas neuronas se

introducen en el tracto de fibras adyacente que podría corresponder al lemnisco espinal (Fig. 5.6). En el rombencéfalo, observamos algunas neuronas aisladas adyacentes al tracto del lemnisco espinal. En los casos 171, 205, 221 y 228 que afectaron al Mt observamos neuronas de pequeño tamaño en el núcleo centralis del TS.

Eferencias: Marcaje anterogrado

Las inyecciones restringidas en el núcleo rotundo (casos 236, 251 y 252) produjeron intenso marcaje terminal en una zona rostralateral del ADVR y en el engrosamiento palial (Fig. 5.7). Las fibras originadas en las neuronas del Rot penetran en el pedúnculo dorsal del lfb y discurren por la parte lateral de dicho tracto hasta alcanzar niveles telencéfalicos rostrales. Las fibras abandonan el lfb y ascienden por el estriado lateral, en el que observamos numerosos terminales, hasta alcanzar el ADVR donde se ramifican profusamente. Además de este intenso marcaje lateral, las inyecciones en Rot produjeron un marcaje terminal más difuso en una zona central del ADVR. Este marcaje en la zona central se extiende hasta niveles más caudales que el correspondiente a la zona lateral, y fue más intenso en inyecciones localizadas en la parte lateral del Rot (caso 181). A nivel de la comisura anterior las aferencias rotundas terminan en la zona más medial del PDVR.

En el caso 97, una inyección de HRP localizada en la parte más caudal y lateral del Rot y que afectó a parte del núcleo Pc, el marcaje terminal se localizó preferentemente en la zona central del ADVR y prácticamente no hubo marcaje en la zona rostralateral de este área. En este caso las fibras ascienden a niveles algo más caudales que en los casos anteriores y atraviesan la parte central del estriado donde también se observa marcaje terminal.

Inyecciones restringidas en el Mp (caso 221) dan lugar a un intenso marcaje terminal en forma de abanico que se localiza en una zona dorsomedial del ADVR. Esta zona de marcaje intenso está rodeada ventromedial y lateralmente por zonas de marcaje difuso. Las fibras cursan por la parte ventromedial del lfb y ascienden al ADVR por la zona central del estriado. En el estriado observamos terminales en la parte central y medial.

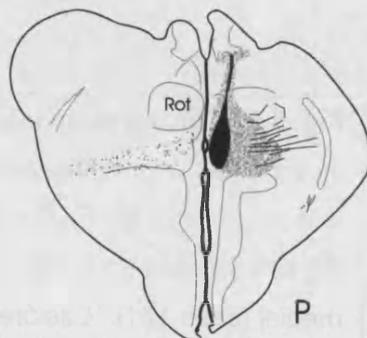
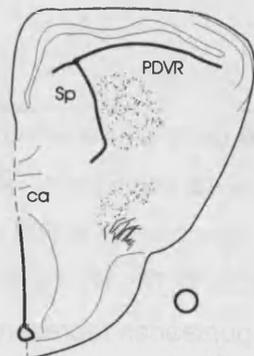
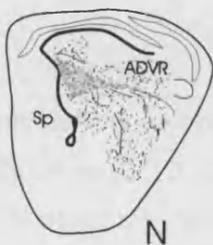
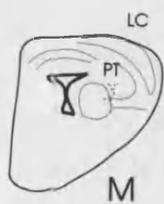
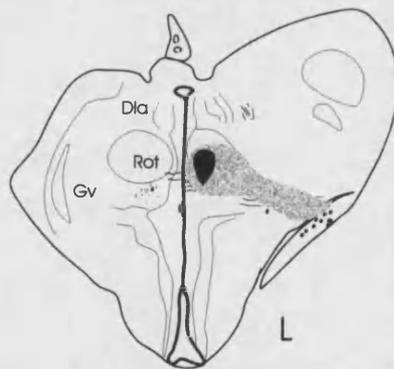
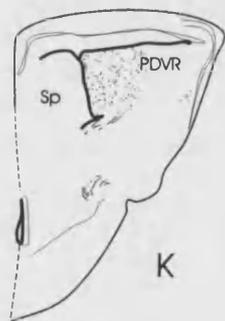
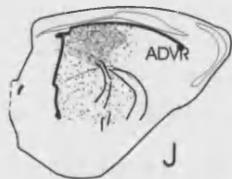
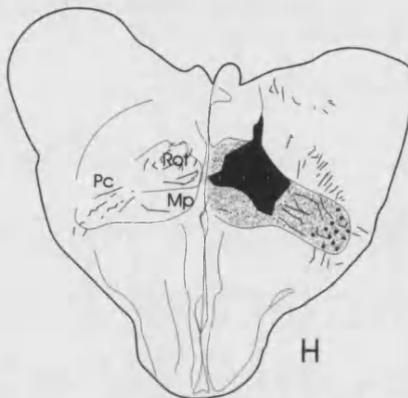
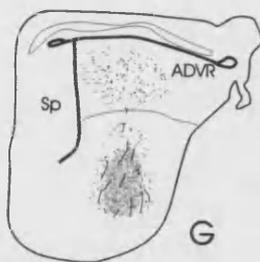
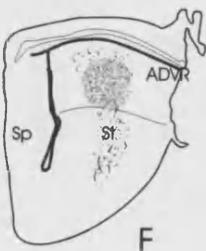
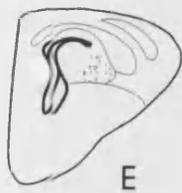
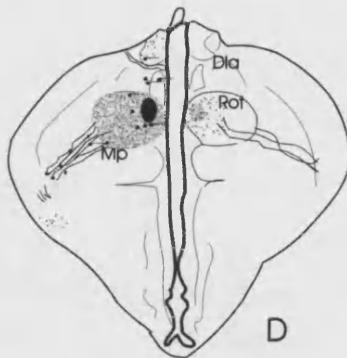
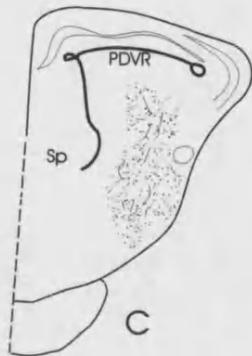
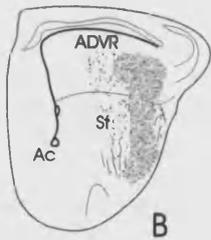


FIG. 1. Larval head capsule of *Leptocryptus* sp. n. (A-P). A, B, C, E, F, G, I, J, K, M, N, O, lateral views; D, H, L, P, dorsal views. LC, lateral chamber; PT, posterior tentorial process; Ac, anterior chamber; ADVR, anterior dorsal ventral region; St, stomodaeum; Sp, spiracle; PDVR, posterior dorsal ventral region; ca, caudal process; Dla, dorsal lacinia; Rot, rostrum; Mp, mandible; Pc, posterior chamber; Gv, gnathopod.

Fig. 5.7. Dibujos esquemáticos del marcaje anterógrado en telencéfalo tras inyecciones en distintos núcleos del colotálamo. **A), B), C), D)** inyección en el Rot (caso 252); **E), F), G), H)** inyección en el Rot caudal y Pc (caso 97); **I), J), K), L)** inyección en el Mp (caso 221); **M), N), O), P)**, inyección en el Mt y Rot medial (caso 171). Las áreas punteadas representan marcaje de terminales. Barra de escala = 300 μ

En algunas de las inyecciones que incluyeron parte del Mt (casos 171, 250) observamos numerosos terminales en la parte más medial del ADVR junto al ventrículo lateral (Fig. 5.7). El marcaje tiene forma de cuña estrechándose en su porción más dorsal. En el caso 171 se observa un marcaje de terminales más difuso en la zona lateral y central del ADVR. Puesto que esta inyección también afectó al Rot el marcaje en la zona lateral podría deberse a aferencias de neuronas de este núcleo. En el caso 250, en que la inyección se localizó fundamentalmente en el Mp aunque implicando levemente al Mt, el marcaje en ADVR fue similar al del caso 221, pero en algunos niveles observamos abundantes terminales en la zona ventromedial del ADVR.

5.3.3. Inyecciones en telencéfalo

Para confirmar los resultados de las inyecciones en tálamo y caracterizar las poblaciones neuronales talámicas que proyectan a distintas subdivisiones del telencéfalo realizamos inyecciones de trazadores en varias áreas telencéfalicas (anexo 8).2). Las inyecciones se situaron en el cortex medial y/o dorsomedial (5 casos), cortex dorsal (3 casos), engrosamiento palial (2 casos), cresta ventricular dorsal anterior (6 casos), y cresta ventricular dorsal posterior (6 casos). No realizamos inyecciones en septum o striatum porque las conexiones aferentes a estas áreas han sido bien caracterizadas en dos estudios recientes con lagartos (Font *et al.*, 1997; González *et al.*, 1990). Sin embargo, dos de las inyecciones en el cortex medial afectaron también al septum dorsal y tres de las inyecciones en el dorsal ventricular ridge incluyeron parte del striatum dorsal.

Todas las inyecciones que implicaron áreas corticales produjeron marcaje retrogrado en el Dla. El marcaje fue diferente dependiendo del lugar de inyección. Inyecciones en niveles rostrales del cortex dorsal (caso 185) y en el engrosamiento palial (casos 190, 191, 9434) marcaron de numerosas fibras en el lfb y neuronas en la parte ventrolateral rostral y caudal del Dla ipsilateral y en la parte interna del Gld (parte dorsolateral del pRot). Inyecciones a nivel de la comisura anterior en el cortex dorsal y DCM (casos 151, 198, 94-1) dieron lugar a marcaje de fibras en lfb y mfb, y a neuronas marcadas retrogradamente no sólo en la parte ventrolateral sino también en la parte dorsomedial del Dla ipsilateral y en niveles caudales del Dla contralateral. Inyecciones en el cortex medial a niveles comisurales y postcomisurales (casos 218,

226) dieron lugar a numerosas fibras marcadas bilateralmente en el mfb. En estos casos observamos neuronas marcadas ipsilateralmente en la porción dorsomedial del DLa rostral y en la parte dorsolateral del DLa caudal en ambos hemisferios. En inyecciones que afectaron al MC rostral se observó marcaje de fibras principalmente en el mfb ipsilateral y algunas fibras marcadas en el lfb, el marcaje en tálamo fue similar al de las inyecciones en el DC rostral.

En todos los casos en que la inyección afectó al ADVR observamos neuronas en niveles medios y caudales del Dma mientras que prácticamente no hay marcaje en los niveles más rostrales de este núcleo. Inyecciones en el ADVR rostralateral y PT dieron lugar a un gran número de neuronas marcadas retrogradamente en el Rot ipsilateral (Fig. 5.8). Estas neuronas fueron más abundantes a niveles rostrales del núcleo y en la porción medial de los niveles caudales. También observamos algunas neuronas en el Pc, muy escasas en las inyecciones en la parte más rostral de ADVR (190 y 9434) y más abundantes en inyecciones más caudales (191). Inyecciones en la parte central del ADVR dieron lugar a marcaje retrogrado en todos los núcleos del colotálamo. En el Rot el marcaje fue más abundante a niveles caudales y en la porción lateral del núcleo (caso 195, Fig. 5.8). En toda la extensión de los núcleos Mp y Pc observamos numerosas neuronas marcadas y unas pocas neuronas en el Mt. Sin embargo, inyecciones en la zona más medial del ADVR, adyacente al ventrículo, dieron lugar a abundantes neuronas retrogradamente marcadas en el Mt y en menor medida en el Mp y Pc. Por último, inyecciones en la zona lateral del PDVR produjeron marcaje retrogrado en el Dma, Mp y Pc y, en menor medida, en el DLa. Además, en algunos de estos casos observamos unas pocas neuronas en Rot y Mt. En los casos con inyecciones en la zona medial del PDVR se observa marcaje en Dma, Mt, Mp y Pc, y muy escaso en Rot.

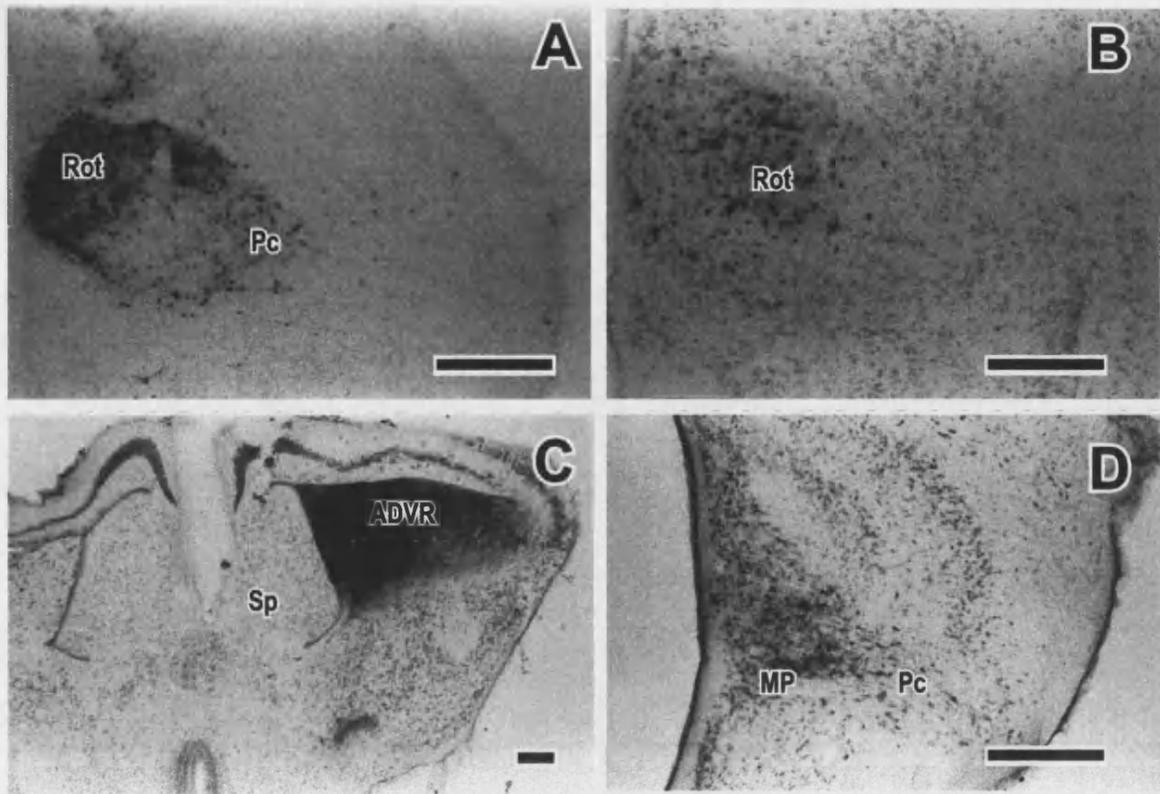


Fig. 8. Immunohistochemical localization of secretory phospholipase A₂ in the rat brain. In all panels, the dark brown color indicates the presence of secretory phospholipase A₂ immunoreactivity. A: Immunohistochemical localization of secretory phospholipase A₂ in the rostral part of the ADVR. B: Immunohistochemical localization of secretory phospholipase A₂ in the rostral part of the ADVR. C: Immunohistochemical localization of secretory phospholipase A₂ in the central part of the ADVR. D: Immunohistochemical localization of secretory phospholipase A₂ in the medial part of the ADVR. Scale bars: A, B, 100 μm; C, D, 50 μm.

Fig. 5.8. Microfotografías de secciones transversales del tálamo de *Podarcis hispanica* en las que se observa los resultados de inyecciones en distintas zonas del ADVR. **A)** Marcaje retrógrado en el Rot y Pc tras una inyección en el PT y ADVR rostral (caso 191). **B)** Marcaje retrógrado en el Rot caudal tras una inyección en la parte central del ADVR (caso 195). **C)** Lugar de inyección en la zona medial del ADVR caudal (caso 9449). **D)** Marcaje retrógrado en el Mp y Pc en el caso 9449. Barras de escala = 100 μ

5.4. Discusión

5.4.1. Comentarios metodológicos

Los anticuerpos para proteínas de unión al calcio utilizados en este estudio han demostrado ser una herramienta eficaz para definir distintos grupos neuronales en el tálamo de *Podarcis hispanica*. Las proteínas ligadoras de calcio son proteínas citosólicas capaces de unir iones de calcio con una alta afinidad. Aunque su función exacta no se conoce, la presencia selectiva de estas proteínas en distintos grupos neuronales ha hecho posible la utilización de anticuerpos contra estas proteínas como marcadores específicos de tipos neuronales diferentes. Los anticuerpos contra la parvoalbúmina, la calbindina-D28K y la calretinina se utilizan desde hace tiempo para distinguir subpoblaciones de neuronas en muchas regiones del cerebro de mamíferos (revisado en Baimbridge *et al.*, 1992). En reptiles han sido utilizados para identificar subpoblaciones de interneuronas en la corteza cerebral de lagartos (Martínez-Guijarro y Freud, 1992; Martínez-Guijarro *et al.*, 1991; Dávila *et al.*, 1993) y en el tálamo ventral de *Caiman* (Pritz y Stritzel, 1991). Nuestros resultados sobre la distribución de estas proteínas sugieren que podrían ser útiles no sólo para definir núcleos sino para delimitar subdivisiones en algunos núcleos del tálamo dorsal de reptiles.

De los trazadores que hemos utilizado en este estudio, la dextran amina biotinilada (BDA) es la que ha proporcionado un marcaje tanto anterógrado como retrogrado más completo, incluso en aquellos casos en que hemos inyectado cantidades muy pequeñas de este trazador. Por ello, la BDA resulta un trazador especialmente adecuado para estudios de conexiones en núcleos particularmente pequeños como los que constituyen el tálamo dorsal de *Podarcis hispanica* y nos ha permitido obtener inyecciones restringidas en la mayoría de los núcleos talámicos. Los trazadores fluorescentes (RDA y FDA) dieron lugar a un marcaje, tanto retrógrado como anterógrado, más reducido y difundieron mucho alrededor del lugar de inyección, dificultando la identificación de los núcleos afectados por la inyección. Tal vez este problema podría evitarse realizando inyecciones más restringidas pero con concentraciones más elevadas del trazador. No obstante, el estudio de los resultados obtenidos con trazadores fluorescentes resulta más complejo al no poder observar simultáneamente el trazador y la morfología del tejido nervioso.

Puesto que el BDA produce un excelente marcaje retrógrado, las colaterales de los axones de las neuronas marcadas por transporte retrógrado podrían marcarse (y

de hecho se marcan) dificultando la interpretación del marcaje anterógrado. Este problema es común a la mayoría de los trazadores que dan como resultado algún marcaje retrógrado. En principio, el marcaje de colaterales podría ser menor en comparación con el marcaje anterógrado pero no necesariamente. En cualquier caso, hay que interpretar con precaución los resultados de marcaje anterógrado cuando se utiliza el BDA como trazador (Veenman *et al.*, 1992). En el presente estudio, las inyecciones en algunos núcleos del tálamo dieron lugar a marcaje anterógrado en el tálamo contralateral. Si este marcaje fuera debido a interconexión entre ambos hemisferios talámicos sería de esperar que se marcaran retrogradamente algunas de las neuronas que proyectan interhemisféricamente. Únicamente observamos neuronas marcadas retrogradamente en el tálamo contralateral en inyecciones que afectaron al Gld, pRot y D1a caudal; la ausencia de marcaje retrogrado en los otros casos sugiere que el marcaje anterógrado contralateral es debido a colaterales de neuronas que proyectan al lugar de inyección. No obstante en nuestro estudio, las áreas de terminación de las proyecciones tálamo-telencefálicas han sido confirmadas por los resultados del marcaje retrógrado tras inyecciones restringidas en distintas áreas del telencéfalo.

5.5.2. Conexiones del lemnótalamo.

Este trabajo es el estudio más completo realizado hasta el momento de las aferencias y eferencias de los distintos núcleos del tálamo dorsal en un lagarto. Aunque en líneas generales nuestros resultados coinciden con los descritos en otras especies de reptiles, en algunos casos hemos observado unas conexiones más amplias que las descritas en trabajos anteriores.

Los núcleos del lemnótalamo reciben proyecciones de multitud de áreas y núcleos distribuidos a lo largo de todo el encéfalo, desde el rombencéfalo al telencéfalo y proyectan, a su vez, a varias áreas telencefálicas. Todos los núcleos lemnotalámicos reciben importantes aferencias lemniscales, pero también telencefálicas, hipotalámicas y mesencefálicas. De hecho, una característica que distingue a los núcleos del lemnótalamo de los del colotálamo en reptiles es precisamente la profusión de conexiones de los primeros que contrasta con la circunscripción de las conexiones de los segundos. Esto sugiere que la denominación lemnótalamo y colotálamo utilizada por Butler (1994a) para designar a estas dos subdivisiones talámicas podría no ser la más adecuada. Pero en cualquier caso, la

terminología tradicional que subdivide el tálamo en tálamo anterior y tálamo posterior también se presta a confusión, ya que algunos de los núcleos del tálamo anterior, como el Dma y Dla, se extienden desde los niveles más rostrales del tálamo hasta niveles muy caudales.

Los resultados de estudios anteriores sobre las conexiones del lemnótalo en reptiles se basan normalmente en inyecciones de trazadores que afectaron tanto al Dla como al Dma, por lo que durante mucho tiempo se ha considerado que ambos núcleos tienen conexiones idénticas. Las conexiones de otros núcleos del lemnótalo como el Gld y el pRot no han sido investigadas con técnicas de trazado anterógrado en ningún lagarto. Sin embargo, las proyecciones ascendentes desde el Gld han sido objeto de estudios detallados en varias especies de tortugas (Hall *et al.*, 1977; Ulinski, 1986). En nuestro estudio hemos realizado inyecciones restringidas en el Dla y el Dma que ponen de manifiesto que aunque parte de las conexiones son comunes a los dos núcleos, hay algunas que son características de cada núcleo. Las principales diferencias en las conexiones de los dos núcleos observamos en las áreas de terminación de sus proyecciones al telencéfalo y en las aferencias desde algunas áreas del telencéfalo, tálamo, pretectum y rombencéfalo.

El Dla tiene conexiones recíprocas con el cortex dorsal (DC) y proyecta a todas las áreas corticales excepto al cortex dorsomedial (CDM). Tras inyecciones en Dla observamos fibras en la parte más superficial de la capa plexiforme externa de esta área, pero parecen ser fibras de paso lisas, sin varicosidades. Además de al DC, el Dla proyecta masivamente al cortex medial (MC) y en menor medida al engrosamiento palial (PT), la parte dorsal del cortex lateral (LC), y al estriado lateral (St). Todas estas proyecciones son bilaterales excepto las aferencias a PT y St que son ipsilaterales. El grueso de la proyección contralateral cursa por el mfb y la mayoría de las fibras cruzan al hemisferio contralateral a nivel de la comisura anterior. La proyección ipsilateral al PT, el St y la parte rostral del DC y LC cursa por el lfb. La proyección ipsilateral al MC y al DC caudal asciende por ambos fascículos. Los estudios tanto de trazado de conexiones como de electrofisiología realizados en otras especies de reptiles coinciden en que el Dla es la principal fuente de aferencias tálamo-corticales (Belekhova, 1979; Belekhova y Kenigfest, 1983; Belekhova y Nemova, 1987; Bruce y Butler, 1984a; Hall *et al.*, 1977; Lohman y van Woerden-Verkley, 1978; Martínez-García y Lorente, 1990). La mayoría de estos trabajos no incluyen el PT y el St como dianas de estas aferencias del Dla por que no observan marcaje terminal en estas áreas sino únicamente fibras de paso. Sin embargo, nosotros hemos observado tanto

fibras lisas como varicosas, e incluso marcaje de terminales en estas áreas tras inyecciones restringidas a la porción ventral del DLa. Estas discrepancias podrían deberse a una mayor resolución en nuestros experimentos debido a la calidad del marcaje terminal obtenido utilizando el BDA como trazador.

Por otra parte, las inyecciones en distintas áreas corticales han puesto de manifiesto que las dos zonas en que se divide citoarquitectónicamente el DLa proyectan a distintas partes del cortex: la parte ventrolateral del DLa proyecta principalmente a áreas corticales rostrales (PT, LC, DC y MC) del hemisferio ipsilateral, a través del lfb y en menor medida del mfb; la parte dorsomedial del DLa proyecta bilateralmente a áreas corticales más caudales y las fibras cursan tanto por el lfb como por el mfb. Diferencias similares en las conexiones del DLa han sido descritas en otros estudios con lagartos (Bruce y Butler, 1984a; Lohman y van Woerden-Verkley, 1978).

Estudios de trazado retrogrado en tortugas describen una aferencia al cortex dorsal desde un núcleo talámico situado en una zona ventral y lateral al núcleo rotundo, denominado núcleo ventralis (Hall *et al.*, 1977). Nosotros no hemos observado una proyección similar en *Podarcis hispanica*, aunque inyecciones que afectan al PT y al ADVR rostral marcan neuronas en todo el pRot incluyendo una zona ventrolateral al Rot que podría corresponder al núcleo ventralis de tortugas.

A diferencia del DLa, el Dma presenta proyecciones telencefálicas muy extensas que incluyen al septum (Sp), ADVR rostral, PDVR, núcleo del tracto olfatorio lateral (Nlot), núcleo amigdalino central (Amc), núcleo de la comisura anterior (Nca), núcleo olfatorio anterior (Noa), núcleo sphericus (NS), núcleo accumbens (Acc) y estriado (St), pero no proyecta a ninguna área cortical. Estudios de trazado retrogrado sobre las aferencias al Sp, al Acc y al St coinciden en líneas generales con nuestros resultados (Font *et al.*, 1997; González *et al.*, 1990). Algunas de estas conexiones han sido descritas en otros trabajos como eferencias del complejo DLa-Dma.

En *Podarcis hispanica* (y probablemente en otras especies de lagartos) resulta especialmente difícil estudiar mediante trazado anterógrado las conexiones de los otros núcleos lemnotalámicos, y en particular del Gld. La proximidad de las neuronas del Gld, que proyectan al telencéfalo, con el DLa, Rot y pRot hace impracticable una inyección restringida en esta parte del geniculado. Obtener una inyección restringida es especialmente crucial en este caso debido a que los núcleos adyacentes (DLa, Rot y pRot) también proyectan al PT. Cualquier inyección en esta zona que afecte al DLa produce intenso marcaje terminal en el cortex y en menor medida en el PT, que

enmascara la proyección del Gld. Sin embargo, los experimentos de marcaje retrogrado nos han permitido obtener información acerca de algunas de las aferencias telencefálicas del Gld. Tras inyecciones en el engrosamiento palial observamos neuronas en el Dla, Rot, pRot y en la zona más interna del Gld, contigua con estos núcleos. Esto coincide con los resultados de otros estudios con lagartos en los que se describe una proyección ascendente al PT desde un grupo de neuronas de la parte interna del Gld que las autoras denominan núcleo óptico intercalatus (Bruce y Butler, 1984a). En nuestros experimentos, inyecciones en niveles rostrales del cortex dorsal dan lugar a marcaje retrogrado de unas pocas neuronas en el Gld. Por tanto, las aferencias del Gld podrían alcanzar al menos la parte más rostral del DC, además del PT. Esto sugiere que las diferencias clásicas entre lagartos y tortugas respecto a las áreas de terminación de la proyección geniculo-cortical podrían ser únicamente de grado (Hall *et al.*, 1977; Lohman y van Woerden-Verkley, 1978; Northcutt, 1981). Las áreas de terminación de dicha aferencia serían las mismas en ambos grupos de reptiles, pero en tortugas la proyección a cortex dorsal sería más extensa que en lagartos.

Belekhova e Ivazov (1983) demostraron mediante experimentos de electrofisiología combinada con lesiones del mfb y el lfb que el cortex medial del lagarto *Ophisaurus apodus* recibe información multisensorial (visual, somática y audiovibratoria) a través del mfb. Nuestros resultados coinciden con los de otros autores en señalar al Dla como el principal responsable del relevo de información sensorial al cortex (Belekhova y Kenigfest, 1983; Bruce y Butler, 1984a; Lohman y van Woerden-Verkley, 1978; ten Donkelaar y de Boer-van Huizen, 1988; Pritz y Stritzel, 1987). Por otra parte, los resultados acerca de las aferencias al Dla apoyan el carácter multisensorial de este núcleo. En *Podarcis hispanica*, como en otros lagartos, se ha descrito una aferencia visual al Dla directamente desde la retina (Butler y Northcutt, 1978; Cruce y Cruce, 1975; Kenigfest *et al.*, 1986,1997; Reperant *et al.*, 1992). En nuestro estudio hemos observado que el Dla recibe aferencias visuales desde áreas que reciben proyecciones retinales como el núcleo lentiformis mesencefali, núcleo pretectalis ventralis, el optic tectum y el núcleo geniculado lateral ventral (Reperant *et al.*, 1992). Estas aferencias no habían sido descritas previamente en ningún reptil, con la excepción de la aferencia tectal que había sido descrita por Pritz y Stritzel (1990). Estos autores realizan inyecciones de HRP en el tectum de *Caiman crocodilus* y observan marcaje anterógrado en la parte ventral del Dla y Dma. La posición y morfología de las neuronas tectales que proyectan al Dla en *P. hispanica*

sugiere que podrían ser una subpoblación de las neuronas que proyectan al complejo geniculado (Martínez-Marcos *et al.*, 1998; Reiner, 1994).

Además de las aferencias visuales, varios autores han descrito aferencias somatosensoriales lemniscales al DLa desde la médula espinal y los núcleos de la columna dorsal (Ebbesson, 1967, 1978; Hoogland, 1981, 1982; Künzle y Woodson, 1982). Nuestros resultados confirman la presencia de estas proyecciones en *P. hispanica* y ponen de manifiesto la existencia de otras aferencias somatosensoriales no descritas anteriormente. Concretamente, hemos observado proyecciones ascendentes al DLa desde los núcleos sensoriales del trigémino. Esta proyección tiene un gran interés porque sugiere una ruta por la que la información somatosensorial de la cabeza podría alcanzar el cortex en este grupo de vertebrados. Hasta el momento las proyecciones trigémino-talámicas descritas en reptiles terminaban en núcleos del tálamo ventral (Hoogland, 1982) que no proyectan al pallium y en el núcleo medialis posterior (Díaz, 1991) que proyecta al ADVR. Otras posibles aferencias somatosensoriales al DLa son las procedentes de áreas mesencefálicas que reciben proyecciones ascendentes desde la medula espinal y los núcleos de la columna dorsal (Ebbesson, 1967, 1978; Ebbesson y Goodman, 1981; Künzle y Woodson, 1982). Entre estas se incluyen: la parte medial del tectum (considerada parte del griseum tectalis por Díaz, 1991), el núcleo laminaris del torus semicircularis, el núcleo intercollicularis y el griseum centralis. De estas conexiones sólo la aferencia desde el TSI había sido descrita anteriormente en reptiles (Hoogland, 1982; Nemova *et al.*, 1987). Este núcleo podría aportar al DLa información auditiva además de somatosensorial. Nuestros resultados demuestran que el DLa también recibe proyecciones vestibulares desde el núcleo vestibular dorsolateral. Además, las aferencias desde el locus coeruleus, el griseum centralis y el hipotálamo podrían proporcionar información de tipo visceral al DLa. Por tanto, en el DLa converge información multisensorial somática y visceral. Es posible que algunas de estas aferencias terminen en zonas discretas dentro del DLa, de forma que las áreas de proyección de las distintas modalidades sensoriales no lleguen a solaparse en el núcleo. Künzle y Schnyder (1983) han demostrado que las proyecciones retinales y espinales terminan en zonas adyacentes dentro de algunos núcleos del tálamo de tortugas, sin que se observe solapamiento. Sin embargo, es probable que en las neuronas del DLa converja información de varias modalidades sensoriales dada la gran extensión de su árbol dendrítico (Martínez-García y Lorente, 1990). Por tanto, la

información sensorial que el DLa envía al cortex ha sido procesada e integrada por las neuronas de este núcleo.

5.5.3. Conexiones del colotálamo

En comparación con el lemnótalamo, los núcleos del colotálamo tienen conexiones más restringidas que son características de cada núcleo. En general, las conexiones de los núcleos colotalámicos de *Podarcis hispanica* son similares a las descritas en otras especies de reptiles. Los resultados del presente estudio demuestran que el núcleo rotundo recibe aferencias bilaterales procedentes de las neuronas ganglionares del stratum griseum centralis del optic tectum (OT). Estos resultados coinciden plenamente con los descritos por Martínez-Marcos *et al.* (1998) que han investigado, con técnicas de trazado anterógrado y retrógrado, las proyecciones ascendentes del OT en esta especie. El núcleo Rot recibe aferencias desde el OT en todos los reptiles estudiados (Braford, 1972; Butler y Northcutt, 1971; Dacey y Ulinski, 1983; Díaz, 1991; Foster y Hall, 1975; Hall y Ebner, 1970) y proyecta al ADVR (Balaban y Ulinski, 1981a; Bruce y Butler, 1984b; Dacey y Ulinski, 1983; Díaz, 1991; Hall y Ebner, 1970a; Kosareva, 1974; Pritz, 1975; Lohman y van Woerden-Verkleey, 1978). Nuestros resultados coinciden con los de otros autores en la ausencia de una organización topográfica en la proyección tecto-rotundal (Dacey y Ulinski, 1983; Díaz, 1991; Foster y Hall, 1975). Sin embargo, el patrón de marcaje anterógrado en el Rot contralateral, debido probablemente a colaterales de las neuronas tectales que proyectan a este área, sugiere que distintas subpoblaciones de neuronas tectales proyectarían a zonas restringidas del Rot. En cualquier caso, la distribución de estas neuronas por toda la extensión del stratum griseum centrale indica que no existe una representación retinotópica en la información transmitida por el tectum. Por otra parte, inyecciones en distintas zonas del ADVR marcan neuronas en distintas subdivisiones del Rot. Inyecciones en la parte rostralateral del ADVR marcan más neuronas en el Rot rostromedial. Sin embargo, inyecciones localizadas la parte central del ADVR marcan neuronas en el Rot caudolateral. González y colaboradores (1990) obtienen un resultado similar estudiando el marcaje anterógrado de dos inyecciones en distintas zonas del Rot.

Además de la aferencia tectal, hemos observado una proyección al núcleo Rot desde el núcleo pretectalis (Pr). Esta proyección parece ser recíproca ya que en el Pr observamos, además de las neuronas marcadas retrogradamente, abundantes fibras y

terminales axónicos. Este núcleo pretectal recibe proyecciones visuales desde la retina (Reperant *et al.*, 1992) y en su porción dorsal (núcleo pretectalis dorsalis, Prd) contiene un rico plexo de fibras y terminales serotoninérgicos (Petko e Ihionvien, 1989; Bennis *et al.*, 1990; Pierre *et al.*, 1990). Conexiones similares entre el Rot y el Pr han sido descritas en *Caiman crocodilus* (Pritz y Stritzel, 1992). El Rot posee conexiones con varias poblaciones talámicas. El patrón de las conexiones entre el tálamo ventral y el Rot observado en nuestros experimentos coincide plenamente con el descrito en el lacértido *Gallotia galloti* (Díaz *et al.*, 1994) y en *Caiman crocodilus* (Pritz y Stritzel, 1990b). En *Podarcis hispanica* hemos observado aferencias al Rot desde dos núcleos del tálamo dorsal: el pRot y el núcleo posterocentralis (Pc). Estas aferencias han sido descritas previamente en el lagarto *Gallotia galloti* (Díaz, 1991), aunque la autora subdivide el tálamo de forma diferente. El núcleo que hemos denominado Pc correspondería a los núcleos lateral y lateroventral de *Gallotia*. Por último, el núcleo posterior de la comisura supraóptica ventral (Pcsv) que Díaz (1991) incluye en la placa alar del parencéfalo posterior también proyecta aunque en menor medida al Rot. Esta conexión no ha sido descrita en trabajos previos.

Las aferencias de los núcleos colotalámicos somatosensoriales apenas se han estudiado en reptiles. La información de que disponemos procede de unos pocos estudios con tortugas (*Emys orbicularis* y *Testudo horsfieldi*, Belekhova *et al.*, 1985), *Caiman crocodilus* (Pritz y Stritzel, 1990a) y *Gallotia galloti* (Díaz, 1991). Estos trabajos coinciden en señalar una aferencia al complejo medialis (que incluye varios núcleos nombrados de distinta forma por distintos autores) desde un área del techo mesencefálico que recibe aferencias somatosensoriales lemniscales. Este área somatosensorial mesencefálica está situada inmediatamente ventral al núcleo laminaris del torus semicircularis, entre el torus y el tectum, y distintos autores han empleado distintas denominaciones para referirse a esta área (área intercolicular, Belekhova *et al.*, 1985, Díaz, 1991, Ebbesson, 1967, Ebbesson y Goodman, 1981; núcleo profundus mesencefali, Medina *et al.*, 1992; ten Donkelaar *et al.*, 1987). Nosotros hemos observado neuronas marcadas retrogradamente en este área en todas las inyecciones que afectaron al Mp o al Pc.

Además de esta aferencia mesencefálica, algunos estudios describen aferencias al complejo medialis desde la médula espinal (Bruce y Butler, 1984b; Pritz y Northcutt, 1980) y desde los núcleos sensoriales del trigémino (Díaz, 1991; Lanuza *et al.*, 1998). En nuestro estudio, ni las inyecciones restringidas en el Mp, ni las inyecciones más grandes que afectaron tanto al Rot como al Mp, produjeron marcaje

retrogrado en la médula espinal o en los núcleos sensoriales del trigémino. Sin embargo, inyecciones de pequeño tamaño localizadas en el DLa o pRot marcan numerosas neuronas en estas áreas. Las discrepancias entre nuestros resultados y los obtenidos en otros estudios podrían deberse a diferencias en los campos terminales de estas aferencias en distintas especies de reptiles o a que sus inyecciones implicaron parte del DLa o pRot, además del Mp. De hecho, los resultados de Lanuza *et al.* (1998) están basados en una única inyección en el Mp que con seguridad afectó al DLa, ya que se observa marcaje terminal en las áreas corticales que reciben aferencias del DLa. Dado que no existe consenso sobre la definición citoarquitectónica de los núcleos del complejo medialis, las diferencias entre especies en la conectividad de estos núcleos podría deberse sencillamente a que distintos autores delimitan sus contornos de forma diferente.

En nuestro estudio hemos detectado otras fuentes de aferencias somatosensoriales al Mp desde el pretectum (núcleo posterodorsalis) y desde el techo mesencefálico (parte medial del OT y núcleo laminaris del torus semicircularis) (Ebbesson, 1967; Ebbesson y Goodman, 1981). Además, hemos observado una aferencia al Mp desde un núcleo situado ventrolateralmente en el tegmentum adyacente a los haces de fibras del tracto espinal y en el núcleo rombencefálico del lemnisco espinal que podrían ser una fuente adicional de información de tipo somatosensorial.

Como en el caso del Rot, el Mp recibe proyecciones desde varios núcleos del tálamo ventral y dorsal que habían sido descritas previamente en el lagarto *G. galloti* (Díaz, 1991; Díaz *et al.*, 1994). El Mp está interconectado con una parte del núcleo ventromedialis distinta de la que proyecta al Rot y recibe proyecciones del pRot, Pc y Pcsv. Finalmente, el Mp proyecta a una zona del ADVR situada medialmente respecto a la proyección del Rot. Esta proyección desde un área somatosensorial al ADVR ha sido descrita previamente en tortugas (Balaban y Ulinski, 1981) lagartos (*Iguana* y *Gekko*, Bruce y Butler, 1984b), y *Caiman* (Pritz y Strietzel, 1994).

Respecto al núcleo colotalámico auditivo, en el presente estudio no hemos podido obtener una inyección restringida en el núcleo medialis anterior, pero podemos deducir parte de sus aferencias y eferencias comparando los resultados de inyecciones que afectaron al Mt con otras en áreas adyacentes que no implicaron a este núcleo. Un análisis de este tipo confirma que, como en otras especies de reptiles (Belekhova *et al.*, 1985; Foster y Hall, 1978; Pritz, 1974b), el Mt de *P. hispanica* recibe aferencias desde el núcleo centralis del torus semicircularis y probablemente también

desde el núcleo lateral. La proyección ascendente al telencéfalo termina en la zona ventrolateral del ADVR como se ha descrito en lagartos (Bruce y Butler, 1984b, Foster y Hall, 1978), en tortugas (Balaban y Ulinski, 1981; Belekhova *et al.*, 1985) y en *Caiman* (Pritz, 1974b). En *Caiman* y en tortugas se han descrito dos proyecciones tálamo-telencefálicas auditivas que se originan respectivamente en la parte central y difusa del núcleo reuniens y terminan en zonas adyacentes del ADVR medial (Pritz y Strietzel, 1992). En nuestro caso los experimentos de transporte retrógrado tras inyecciones en el ADVR sugieren que en *P. hispanica* podrían existir subdivisiones similares en el núcleo auditivo talámico, ya que inyecciones en la parte más medial del ADVR marcan neuronas en el Mt y en una zona adyacente al Mt. Las neuronas de esta zona próxima al Mt parecen estar más relacionadas con el Mt que con el Mp, ya que muchas de ellas introducen sus dendritas en la parte compacta del Mt. Este grupo de neuronas podría corresponder a la parte difusa del reuniens descrita en otros reptiles (Belekhova, 1994; Pritz y Strietzel, 1992).

En *P. hispanica* hemos observado que las eferencias colotalámicas no sólo terminan en el ADVR, sino que alcanzan distintas zonas del PDVR. La aferencia desde el Mp a la parte medial del PDVR ya había sido descrita en esta especie (Lanuza *et al.*, 1998). En el PDVR la segregación de las aferencias de las distintas modalidades sensoriales no es tan clara. Aferencias somatosensoriales y auditivas al PDVR han sido descritas en otros reptiles (Belekhova y Chkheidze, 1992; Belekhova, 1994).

5.5.4. Áreas sensoriales telencefálicas. Convergencia de información de distintas modalidades sensoriales.

En base a las aferencias desde el tálamo dorsal podemos diferenciar en el telencéfalo de reptiles tres subdivisiones con distintas características sensoriales. Por una parte, las áreas corticales reciben información multisensorial de un único núcleo del tálamo dorsal, el D1a. Como hemos visto, es probable que sobre una misma neurona del D1a converja información de varias modalidades sensoriales procedente además de distintas vías (lemniscas, coliculares). Esto sugiere que en el D1a se producen fenómenos de integración sensorial y, por tanto, la información que transmite al cortex está muy elaborada. Esto coincide con los resultados de experimentos de electrofisiología en los que se detectan potenciales en la superficie cortical evocados por estímulos visuales, somatosensoriales y acústicos (revisados en Belekhova, 1979).

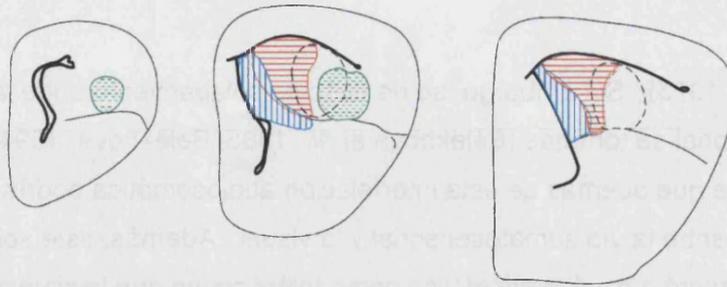


Fig. 5.9. Dibujo esquemático que representa en distintos colores las áreas de terminación de las distintas aferencias sensoriales en el ADVR de *Podarcis hispanica*. Verde = visual, Rojo = somatosensorial, Azul = auditiva, Punteado = visual/somatosensorial?

En cambio, el ADVR recibe proyecciones de núcleos sensoriales específicos del colotálamo que terminan en subzonas discretas dentro de esta área telencefálica. En nuestro estudio hemos identificado cuatro aferencias distintas al ADVR que tienen su origen en distintos núcleos del colotálamo. El núcleo rotundo recibe aferencias visuales tectales y proyecta a la parte rostralateral del ADVR. El núcleo posterocentralis, y probablemente la parte caudal del Rot, proyectan a una zona intermedia del ADVR inmediatamente medial y algo caudal a la proyección rotundal. En esta aferencia podría converger información de al menos dos modalidades sensoriales: somatosensorial y visual. La aferencia desde el núcleo Mp se extiende en forma de abanico en la parte intermedia y dorsomedial del ADVR. Por último, las aferencias desde el núcleo medialis anterior terminan en forma de cuña en la parte ventromedial del ADVR. En nuestro estudio hemos detectado cierto grado de solapamiento, que afecta sobre todo a la zona intermedia del ADVR donde podría converger información de las tres modalidades sensoriales. En la Fig. 5.9 están representadas las áreas de terminación de las distintas aferencias sensoriales talámicas en el ADVR de *Podarcis hispanica*. En esta especie el área de terminación de la proyección del núcleo posterocentralis coincide con la zona somatosensorial del ADVR descrita en otros reptiles (Bruce y Butler, 1984b), mientras que la zona de terminación de las eferencias del medialis posterior es similar a la proyección desde la parte difusa del núcleo reuniens de tortugas y cocodrilos (Belekhova, 1994; Pritz y Stritzel, 1992). Puesto que nuestras inyecciones afectaron a la parte más medial del núcleo medialis posterior, adyacente al núcleo medialis anterior, la zona de terminación de esta aferencia podría contener el área de terminación de la vía auditiva procedente de neuronas en la periferia del núcleo medialis anterior.

Otros estudios sobre las conexiones sensoriales en reptiles han sugerido que las vías visuales y auditivas ascendentes al ADVR permanecen separadas anatómicamente en el mesencéfalo, tálamo y telencéfalo (Balaban y Ulinski, 1981a;

Pritz 1974a,b, 1975). Sin embargo, se ha descrito solapamiento entre las vías auditiva y somatosensorial de tortugas (Belekhova *et al.*, 1985; Belekhova, 1994). Nuestro estudio sugiere que además de esta interrelación audiosomática podría haber solapamiento entre la vía somatosensorial y la visual. Además, este solapamiento podría ocurrir tanto a nivel telencefálico como talámico, ya que la situación del núcleo posterocentralis en el trayecto de las aferencias visuales al rotundo y somatosensoriales al Mp sugiere que en él podría converger información de ambas modalidades.

Por último, el engrosamiento palial (PT) y el PDVR reciben información de varias modalidades sensoriales tanto desde núcleos talámicos multisensoriales (i.e., D1a) como unimodales (núcleos G1d y Rot en el caso del PT y Mp, Pc y Mt en el caso del PDVR). Otras aferencias sensoriales al PDVR son las procedentes de neuronas localizadas en las distintas áreas sensoriales del ADVR rostral. Neuronas localizadas a lo largo de toda la extensión del ADVR proyectan a la zona medial del PDVR (o ADVR caudal según distintos autores) (Andreu *et al.*, 1996; Chkheidze y Belekhova, 1992; Lanuza *et al.*, 1998; Voneida y Sligar, 1979).

Toda la evidencia acumulada sobre las aferencias sensoriales al telencéfalo indica que el ADVR se subdivide en una serie de áreas cada una de las cuales recibe aferencias talámicas correspondientes a una modalidad sensorial específica. La información sensorial que llega a estas áreas parece estar altamente procesada. Las propiedades electrofisiológicas de las neuronas de estas áreas difieren de las propiedades de las neuronas sensoriales primarias correspondientes a cada modalidad sensorial. Registros electrofisiológicos en la zona visual del ADVR muestran que las neuronas de esta zona tienen campos receptivos muy grandes en comparación con las células ganglionares de la retina (Dünser *et al.*, 1981). Ulinski (1983) propuso basándose en las conexiones del ADVR que éste podría actuar como enlace entre las fuentes de información sensorial y las estructuras que modulan el comportamiento de forma similar al isocortex de mamíferos. Este autor resaltaba ya en 1983 la necesidad de investigar las semejanzas entre las funciones del isocortex y del ADVR mediante estudios neuroetológicos del papel del ADVR en comportamientos naturales de reptiles y aves. Durante los años que han transcurrido desde entonces han proliferado los estudios sobre anatomía comparada del ADVR de reptiles y aves. Sin embargo, la investigación de las posibles funciones de esta estructura telencefálica en los reptiles ha avanzado muy poco. Muchos de los estudios en los que se realizaban lesiones de esta área no observaban ningún efecto sobre el

comportamiento de los animales (Bass *et al.*, 1973; Greenberg, 1977; Greenberg *et al.*, 1979; Northcutt, 1967). Los pocos estudios que obtienen resultados positivos implican al ADVR visual en la discriminación de patrones visuales (Cranney y Powers, 1983; Ivazov, 1982). Los resultados de estos experimentos de lesiones, por su enfoque "neuropsicológico", son difíciles de interpretar. Como sugería Ulinski (1983), la investigación de la función del ADVR en el contexto del comportamiento natural de los lagartos podría aportar datos relevantes para la comprensión de algunos aspectos del diseño de los sistemas de integración sensorial ("sensory linkages").

Referencias

- Albin, R.L., Young, A.B., & Penney, J.B. (1989). The functional anatomy of basal ganglia disorders, *Trends in Neurosciences*, **12**, 366-375.
- Andreu, M.J., Dávila, J.C., Real, M.A., & Guirado, S. (1996). Intrinsic connections in the anterior dorsal ventricular ridge of the lizard *Psammotromus algirus*. *Journal of Comparative Neurology*, **372**, 49-58.
- Ariens Kappers, C.U., Huber, C.G., & Crosby, E.C. (1936). *Comparative Anatomy of the Nervous System of Vertebrates, Including Man*. New York: Haffner.
- Baimbridge, K.G., Celio, M.R., & Rogers, J.H. (1992). Calcium-binding proteins in the nervous system. *Trends in neurosciences*, **8**, 303-308.
- Balaban, C.D., & Ulinski, P.S. (1981a). Organization of thalamic afferents to anterior dorsal ventricular ridge in turtles. I. Projections of thalamic nuclei. *Journal of Comparative Neurology*, **200**, 95-129.
- Balaban, C.D., & Ulinski, P.S. (1981b). Organization of thalamic afferents to anterior dorsal ventricular ridge in turtles. II. Properties of the rotundo-dorsal map. *Journal of Comparative Neurology*, **200**, 131-150.
- Bass, A.H., Pritz, M.B., & Northcutt, R.G. (1973). Effects of telencephalic and tectal ablations on visual behavior in the side-necked turtle, *Podocnemis unifilis*. *Brain Research*, **55**, 455-460.
- Belekhova, M.G. (1979). Neurophysiology of the forebrain. En C.G. Gans, R.G. Northcutt & P.S. Ulinski (Eds.) *Biology of the Reptilia*, vol. 10 (pp. 287-359). London: Academic Press.
- Belekhova, M.G., & Chkheidze, D.D. (1991). Afferent and efferent connections of the amygdaloid complex with the anterior dorsal ventricular ridge of the telencephalon of the turtle *Emys orbicularis*: Peroxidase study. *Zh. Evol. Biokhim. Fiziol.* **27**, 757-767.
- Belekhova, M.G., & Chkheidze, D.D. (1992). Connections of amygdaloid complex with basotelencephalic, diencephalic, mesencephalic, and brainstem structures in turtles: HRP-study. *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*, **28**, 469-478.
- Belekhova, M.G., & Ivazov, N.I. (1983). Analysis of conduction of visual, somatic and audiovibratory sensory information to the hippocampal cortex in lizard. *Neirofiziologiya*, **15**, 153-160.

- Belekhova, M.G., & Kenigfest, N.B. (1983). A study of the hippocampal mediodorsal cortex connections in lizards by means of horseradish peroxidase axonal transport. *Neirofiziologiya*, **15**, 145-152.
- Belekhova, M.G., & Kosareva, A.A. (1971). Organization of the turtle thalamus: Visual, somatic y tectal zones. *Brain, Behavior and Evolution*, **4**, 337-375.
- Belekhova, M.G., & Nemova, G.V. (1987). Study of connection of supposed limbic diencephalic nuclei in lizards using the axonic HRP transport. *Neirofiziologiya*, **19**, 110-120.
- Belekhova, M.G., Ivazov, N.I., & Safarov, K.M. (1983). New data on sensory representation in the telencephalon of the lizard *Ophisaurus apodus*. *Zh. Evol. Biokhim. Fiziol.*, **19**, 478-485.
- Belekhova, M.G., Zharskaja, V.D., Khachunts, A.S., Gaidaenko, G.V., & Tumanova, N.L. (1985). Connections of the mesencephalic, thalamic and telencephalic auditory centers in turtles: Some structural bases for audiosomatic interrelations. *J. Hirnforsch.* **26**, 127-152.
- Bennis, M., Gamrani, H., Geffard, M., Calas, A., & Kah, O. (1990). The distribution of 5-HT immunoreactive systems in the brain of a saurian, the chameleon. *J. Hirnforsch.*, **31**, 563-574.
- Bradford, M.R. (1972). Ascending efferent tectal projections in the South American spectacled caiman. *Anatomical Record*, **172**, 275-276
- Bruce, L.L., & Butler, A.B. (1984a). Telencephalic connections in lizards. I. Projections to cortex. *Journal of Comparative Neurology*, **229**, 585-601.
- Bruce, L.L., & Butler, A.B. (1984b). Telencephalic connections in lizards. II. Projections to anterior dorsal ventricular ridge. *Journal of Comparative Neurology*, **229**, 602-615.
- Bruce, L.L., & Neary, T.J. (1995a). Afferent projections to the ventromedial hypothalamic nucleus in a lizard, *Gekko gekko*. *Brain, Behavior and Evolution*, **46**, 14-29.
- Bruce, L.L., & Neary, T.J. (1995b). Afferent projections to the lateral and dorsomedial hypothalamus in a lizard, *Gekko gekko*. *Brain, Behavior and Evolution*, **46**, 30-42.
- Bruce, L.L., & Neary, T.J. (1995c). The limbic system of tetrapods: A comparative analysis of cortical and amygdalar populations. *Brain, Behavior and Evolution*, **46**, 224-234.
- Burghardt, G.M. (1970). Chemical perception in reptiles. En J.W. Johnston, Jr., D.G. Moulton & A. Turk (Eds.), *Communication by Chemical Signals* (pp. 241-308). New York: Appleton-Century-Crofts.
- Butler, A.B. (1978). Organization of ascending tectal projections in the lizard *Gekko gekko*: A new pattern of tectorotundal inputs. *Brain Research*, **147**, 353-361.
- Butler, A.B. (1994a). The evolution of the dorsal thalamus of jawed vertebrates, including mammals: Cladistic analysis and a new hypothesis. *Brain Research Reviews*, **19**, 29-65.
- Butler, A.B. (1994b). The evolution of the dorsal pallium in the telencephalon of amniotes: Cladistic analysis and a new hypothesis. *Brain Research Reviews*, **19**, 66-101.

- Butler, A.B., & Hodos, W. (1996). *Comparative Vertebrate Neuroanatomy: Evolution and Adaptation*. New York: Wiley-Liss.
- Butler, A.B., & Northcutt, R.G. (1971). Ascending tectal efferent projections in the lizard *Iguana iguana*. *Brain Research*, **35**, 597-601.
- Butler, A.B., & Northcutt, R.G. (1973). Architectonic studies of the diencephalon of *Iguana iguana* (Linnaeus). *Journal of Comparative Neurology*, **149**, 439-462.
- Butler, A.B., & Northcutt, R.G. (1978). New thalamic visual nuclei in lizards. *Brain Research*, **149**, 469-476.
- Chevalier, G., & Deniau, J.M. (1990). Disinhibition as a basic process in the expression of striatal functions. *Trends in Neurosciences*, **13**, 277-280.
- Chkheidze, D.D., & Belekova, M.G. (1992). Afferent and efferent communications of amygdaloid complex with telencephalic cortical formations and the olfactory bulb in turtles: Research with peroxidase technique. *Zh. Evol. Biokhim. Fiziol.*, **28**, 481-491.
- Cosans, C.E., & Ulinski, P.S. (1990). Spatial organization of axons in turtle visual cortex: Intralamellar and interlamellar projections. *Journal of Comparative Neurology*, **296**, 548-558.
- Cranney, J., & Powers, A.S. (1983). The effects of core nucleus and cortical lesions in turtles on reversal and dimensional shifting. *Physiological Psychology*, **11**, 103-111.
- Cruce, J.A.F. (1974). A cytoarchitectonic study of the diencephalon of the Tegu lizard, *Tupinambis nigropunctatus*. *Journal of Comparative Neurology*, **153**, 215-238.
- Cruce, W.L.R., & Cruce, J.A.F. (1975). Projections from the retina to the lateral geniculate nucleus and mesencephalic tectum in a reptile (*Tupinambis nigropunctatus*): A comparison of anterograde transport and anterograde degeneration. *Brain Research*, **85**, 221-228.
- Dacey, D.M., & Ulinski, P.S. (1983). Nucleus rotundus in a snake, *Thamnophis sirtalis*: An analysis of a nonretinotopic projection. *Journal of Comparative Neurology*, **216**, 175-191.
- Dávila, J.C., Megías, M., de la Calle, A., & Guirado, S. (1993). Subpopulations of GABA neurons containing somatostatin, neuropeptide-Y, and parvalbumin in the dorsomedial cortex of the lizard *Psammmodromus algirus*. *Journal of Comparative Neurology*, **336**, 161-173.
- de la Calle, A., Dávila, J.C., Guirado, S., & Marín Giron, F. (1986). Retinal projections in the lizard *Podarcis hispanica*. *J. Hirnforsch.*, **27**, 707-713.
- Díaz, C. (1991). Contribución al estudio de la conectividad intersegmental diencefálica: Algunas poblaciones del parencéfalo posterior en *Gallotia gallotia*. Tesis doctoral, Universidad de La Laguna, Tenerife (Islas Canarias).
- Díaz, C., Yanes, C., Trujillo, C., & Puelles, L. (1994). The lacertidian reticular thalamic nucleus projects topographically upon the dorsal thalamus: Experimental study in *Gallotia galloti*. *Journal of Comparative Neurology*, **343**, 193-208.
- Dubbeldam, J.L., Brauch, C.S.M., & Don, A. (1981). Studies on the somatotopy of the trigeminal system in the mallard, *Anas platyrhynchos* L. III. Afferents and organization of the nucleus basalis. *Journal of Comparative Neurology*, **196**, 391-405.

- Dünser, K.R., Maxwell, J.H., & Granda, A.M. (1981). Visual properties of cells in anterior dorsal ventricular ridge of turtle. *Neuroscience Letters*, **25**, 281-285.
- Ebbesson, S.O.E. (1967). Ascending axon degeneration following hemisection of the spinal cord in the tegu lizard (*Tupinambis nigropunctatus*). *Brain Research*, **5**, 178-206.
- Ebbesson, S.O.E. (1978). Somatosensory pathways in lizards: The identification of the medial lemniscus and related structures. En N. Greenberg & P.D. MacLean (Eds), *Behavior and Neurology of Lizards* (pp. 91-104). Rockville, Maryland: National Institute of Mental Health.
- Ebbesson, S.O.E., & Goodman, D.C. (1981). Organization of ascending spinal projections in *Caiman crocodilus*. *Cell Tissue Research*, **215**, 383-395.
- Edinger, L. (1899). Untersuchungen über die Vergleichende Anatomie des Gehirns. IV. Studien über das Zwischenhirn der Reptilien. *Abh. Senckeneb. Naturforsch. Ges.*, **20**, 161-202.
- Edinger, L. (1908). *Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane des Menschen und der Tiere*, vol. 2. Leipzig: Vogel.
- Elliot-Smith, G. (1910). Some problems related to the evolution of the brain. *Lancet*, **1**, 1-6, 147-153, 221-227.
- Elliot-Smith, G. (1919). A preliminary note in the morphology of the corpus striatum and the origin of the neopallium. *Journal of Anatomy, London*, **53**, 271-291.
- Endler, J.A. (1992). Signals, signal conditions, and the direction of evolution. *American Naturalist*, **139**, S125-S153.
- Fleishman, L.J. (1992). The influence of the sensory system and the environment on motion patterns in the visual displays of anoline lizards and other vertebrates. *American Naturalist*, **139**, S36-S61.
- Figdor, M.C., & Stern, C.D. (1993). Segmental organization of the embryonic diencephalon. *Nature*, **363**, 630-634.
- Font, E. (1996). Los sentidos químicos de los reptiles: Un enfoque etológico. En F. Colmenares (Ed.), *Etología, Psicología Comparada y Comportamiento Animal* (pp. 197-259). Madrid: Editorial Síntesis.
- Font, C., Martínez-Marcos, A., Lanuza, E., Hoogland, P.V., & Martínez-García, F. (1997). Septal complex of the telencephalon of the lizard *Podarcis hispanica*. II. Afferent connections. *Journal of Comparative Neurology*, **383**, 489-511.
- Font, E., & Schwartz, J.M. (1989). Ketamine as an anesthetic for some squamate reptiles. *Copeia*, **1989**, 484-486.
- Foster, R.E., & Hall, W.C. (1975). The connections and laminar organization of the optic tectum in a reptile (*Iguana iguana*). *Journal of Comparative Neurology*, **163**, 397-426.
- Foster, R.E., & Hall, W.C. (1978). The organization of central auditory pathways in a reptile, *Iguana iguana*. *Journal of Comparative Neurology*, **178**, 783-832.
- González, A., Russchen, F.T., & Lohman, A.H.M. (1990). Afferent connections of the striatum and the nucleus accumbens in the lizard *Gekko gecko*. *Brain, Behavior and Evolution*, **36**, 39-58.

- Graybiel, A.M., Aosaki, T., Flaherty, A.W., & Kimura, M. (1994). The basal ganglia and adaptive motor control. *Science*, **265**, 1826-1831.
- Graziadei, P.P.C. (1977). Functional anatomy of the mammalian chemoreceptor system. En D. Müller-Schwarze & M.M. Mozell (Eds.), *Chemical Signals in Vertebrates*, vol. 1 (pp. 435-454). New York: Plenum Press.
- Greenberg, N. (1977). A neuroethological study of display behavior in the lizard *Anolis carolinensis* (Reptilia, Lacertilia, Iguanidae). *American Zoologist*, **17**, 191-201.
- Greenberg, N., MacLean, P.D., & Ferguson, J.L. (1979). Role of the paleostriatum in species-typical display behavior of the lizard (*Anolis carolinensis*). *Brain Research*, **172**, 229-241.
- Hall, W.C., & Ebner, F.F. (1970a). Parallels in the visual afferent projections of the thalamus in the hedgehog (*Paraechinus hypomelas*) and the turtle (*Pseudemys scripta*). *Brain, Behavior and Evolution*, **3**, 135-154.
- Hall, W.C., & Ebner, F.F. (1970b). Thalamotelencephalic projections in the turtle (*Pseudemys scripta*). *Journal of Comparative Neurology*, **140**, 101-122.
- Hall, J.A., Foster, R.E., Ebner, F.F., & Hall, W.C. (1977). Visual cortex in a reptile, the turtle (*Pseudemys scripta* and *Chrysemys picta*). *Brain Research*, **130**, 197-216.
- Halpern, M. (1987). The organization and function of the vomeronasal system. *Trends in Neurosciences*, **10**, 325-362.
- Halpern, M. (1992). Nasal chemical senses in reptiles: Structure and function. En C. Gans & D. Crews (Eds.), *Biology of the Reptilia*, vol. 18: *Hormones, Brain, and Behavior* (pp. 423-523). Chicago: The University of Chicago Press.
- Heller, S.B., & Ulinski, P.S. (1987). Morphology of geniculocortical axons in turtles of the genera *Pseudemys* and *Chrysemys*. *Anatomy and Embryology*, **175**, 505-515.
- Herrick, C.J. (1910). The morphology of the forebrain in Amphibia and Reptilia. *Journal of Comparative Neurology*, **20**, 413-547.
- Hodos, W., & Butler, A.B. (1997). Evolution of sensory pathways in vertebrates. *Brain, Behavior and Evolution*, **50**, 189-197.
- Holmgren, N. (1925). Points of view concerning forebrain morphology in higher vertebrates. *Acta Zool.*, **6**, 413-477.
- Hoogland, P.V. (1981). Spinothalamic projections in a lizard, *Varanus exanthematicus*: An HRP study. *Journal of Comparative Neurology*, **198**, 7-12.
- Hoogland, P.V. (1982). Brainstem afferents to the thalamus in a lizard, *Varanus exanthematicus*. *Journal of Comparative Neurology*, **210**, 152-162.
- Ivazov, N.I. (1982). The role of the hippocampal cortex and the dorsal ventricular ridge in conditioned activity of lizards *Ophisaurus apodus*. *Zh. Vyssh. Nerv. Deiat.*, **32**, 86-93.
- Jonhston, J.B. (1916). Evidence of a motor pallium in the forebrain of reptiles. *Journal of Comparative Neurology*, **26**, 475-480.
- Karten, H.J. (1969). The organization of the avian telencephalon and some speculations on the phylogeny of the amniote telencephalon. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, **167**, 164-179.

- Kenigfest, N.B., Repérant, J., & Vesselkin, N.P. (1986). Retinal projections in the lizard *Ophisaurus apodus*, revealed by autoradiographic and peroxidase methods. *Zh. Evol. Biokhim. Fiziol.*, **22**, 181-186.
- Kenigfest, N., Martínez-Marcos, A., Belekova, M., Font, C., Lanuza, E., Desfilis, E., & Martínez-García, F. (1997). A lacertilian dorsal retinorecipient thalamus: A re-investigation in the old-world lizard *Podarcis hispanica*. *Brain, Behavior and Evolution*, **50**, 313-334.
- Kosareva, A.A. (1974). Afferent and efferent connections of the nucleus rotundus in the tortoise *Emys orbicularis*. *Zh. Evol. Biokhim.*, **10**, 395-399.
- Künzle, H., & Schnyder, H. (1983). Do retinal and spinal projections overlap within the turtle thalamus? *Neuroscience*, **10**, 161-168.
- Künzle, H., & Woodson, W. (1982). Meso-diencephalic and other target regions of ascending spinal projections in the turtle, *Pseudemys scripta elegans*. *Journal of Comparative Neurology*, **212**, 349-364.
- Lanuza, E., & Halpern, M. (1997). Afferent and efferent connections of the nucleus sphericus in the snake *Thamnophis sirtalis*: Convergence of olfactory and vomeronasal information in the lateral cortex and the amygdala. *Journal of Comparative Neurology*, **385**, 627-640.
- Lanuza, E., Font, C., Martínez-Marcos, A., & Martínez-García, F. (1997). Amygdalo-hypothalamic projections in the lizard *Podarcis hispanica*: A combined anterograde and retrograde tracing study. *Journal of Comparative Neurology*, **384**, 537-555.
- Lanuza, E., Belekova, M., Martínez-Marcos, A., Font, C., & Martínez-García, F. (1998). Identification of the reptilian basolateral amygdala: An anatomical investigation of the afferents to the posterior dorsal ventricular ridge of the lizard *Podarcis hispanica*. *European Journal of Neuroscience*, **10**, 3519-3534.
- Lohman, A.H.M., & Smeets, W.J.A.J. (1990). The dorsal ventricular ridge and cortex of reptiles in historical and phylogenetic perspective. En B.L. Finlay (Ed.), *The Neocortex* (pp. 59-74). New York: Plenum Press.
- Lohman, A.H.M., & Smeets, W.J.A.J. (1993). Overview of the main and accessory olfactory bulb projections in reptiles. *Brain, Behavior and Evolution*, **41**, 147-155.
- Lohman, A.H.M., & van Woerden-Verkley, I. (1978). Ascending connections to the forebrain in the Tegu lizard. *Journal of Comparative Neurology*, **182**, 555-594.
- Marín, O., Smeets, W.J.A.J., & González, A. (1998). Evolution of the basal ganglia in tetrapods: A new perspective based on recent studies in amphibians. *Trends in Neurosciences*, **21**, 487-494.
- Martínez-García, F., & Lorente, M.J. (1990). Thalamo-cortical projections in the lizard *Podarcis hispanica*. En W.K. Schwerdtfeger & P. Germroth (Eds.), *The Forebrain in Nonmammals: New Aspects of Structure and Development* (pp. 93-102). New York: Springer.
- Martínez-García, F., Olucha, F.E., Teruel, V., Lorente, M.J., & Schwerdtfeger, W.K. (1991). Afferent and efferent connections of the olfactory bulbs in the lizard *Podarcis hispanica*. *Journal of Comparative Neurology*, **305**, 337-347.

- Martínez-Guijarro, F.J., & Freund, T.F. (1992). Distribution of GABAergic interneurons immunoreactive for calretinin, calbindin D28K and parvalbumin in the cerebral cortex of the lizard *Podarcis hispanica*. *Journal of Comparative Neurology*, **322**, 449-460.
- Martínez-Guijarro, F.J., Soriano, E., del Rio, J.A., & López-García, C. (1991). Parvalbumin-immunoreactive neurons in the cerebral cortex of the lizard *Podarcis hispanica*. *Brain Research*, **547**, 339-343.
- Martínez-Marcos, A., Font, C., Lanuza, E., & Martínez-García, F. (1998). Ascending projections from the optic tectum in the lizard *Podarcis hispanica*. *Visual Neuroscience*, **15**, 459-475.
- Medina, L., & Reiner, A. (1995). Neurotransmitter organization and connectivity of the basal ganglia in vertebrates: Implications for the evolution of basal ganglia. *Brain, Behavior and Evolution*, **46**, 235-258.
- Medina, L., & Smeets, W.J.A.J. (1991). Comparative aspects of the basal ganglia-tectal pathways in reptiles. *Journal of Comparative Neurology*, **308**, 614-629.
- Medina, L., Veenman, C.L., & Reiner, A. (1997). Evidence for a possible avian dorsal thalamic region comparable to the mammalian ventral anterior, ventral lateral, and oral ventroposterolateral nuclei. *Journal of Comparative Neurology*, **384**, 86-108.
- Medina, L., Martí, E., Artero, C., Fasolo, A., & Puelles, L. (1992). Distribution of neuropeptide Y-like immunoreactivity in the brain of the lizard *Gallotia galloti*. *Journal of Comparative Neurology*, **319**, 387-405.
- Nemova, G.V., Belekhova, M.G., & Vesselkin, N.P. (1987). Connections of anterothalamic nuclei in turtles (after the peroxidase method data). *Arkh. Anat. Gistol. Embriol.*, **93**, 46-54.
- Northcutt, R.G. (1967). Architectonic studies of the telencephalon of *Iguana iguana*. *Journal of Comparative Neurology*, **130**, 109-148.
- Northcutt, R.G. (1981). Evolution of the telencephalon in nonmammals. *Trends in Neurosciences*, **4**, 301-350.
- Northcutt, R.G., & Pritz, M.D. (1978). A spinothalamic pathway to the dorsal ventricular ridge in the spectacled caiman, *Caiman crocodilus*. *Anat. Rec.*, **190**, 618-619.
- Parent, A., & Hazrati, L.N. (1995). Functional anatomy of the basal ganglia. I. The cortico-basal ganglia-thalamo-cortical loop. *Brain Research Reviews*, **20**, 91-127.
- Pedersen, R. (1973). Ascending spinal projections in three species of side-necked turtle: *Podocnemis unifilis*, *Pelusios subniger*, and *Pelomedusa subrufa*. *Anatomical Record*, **175**, 409.
- Petko, M., & Ihionvien, M. (1989). Distribution of substance P, vasoactive intestinal polypeptide and serotonin immunoreactive structures in the central nervous system of the lizard, *Lacerta agilis*. *J. Hirnforsch.*, **30**, 415-423.
- Pierre, J., Repérant, J., Belekhova, M., Nemova, L., Vesselkin, N., & Miceli, D. (1990). Analyse immunohistochimique du système sérotoninergique dans l'encéphale du lézard *Ophisaurus apodus*. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **311**, 43-49.
- Powers, A.S. (1990). Brain mechanisms of learning in reptiles. En R.P. Kesner & D.S. Olton (Eds.), *Neurobiology of Comparative Cognition* (pp. 157-177). Hillsdale, New Jersey: Erlbaum Press.

- Pritz, M.B. (1974a). Ascending connections of a midbrain auditory area in a crocodile, *Caiman crocodilus*. *Journal of Comparative Neurology*, **153**, 179-198.
- Pritz, M.B. (1974b). Ascending connections of a thalamic auditory area in a crocodile, *Caiman crocodilus*. *Journal of Comparative Neurology*, **153**, 199-214.
- Pritz, M.B. (1975). Anatomical identification of a telencephalic visual area in crocodiles: Ascending connections of nucleus rotundus in *Caiman crocodilus*. *Journal of Comparative Neurology*, **164**, 323-338.
- Pritz, M.B., & Northcutt, R.G. (1980). Anatomical evidence for an ascending somatosensory pathway to the telencephalon in crocodiles, *Caiman crocodilus*. *Experimental Brain Research*, **40**, 342-345.
- Pritz, M.B., & Stritzel, M.E. (1987). Percentage of intrinsic and relay cells in a thalamic nucleus projecting to general cortex in reptiles, *Caiman crocodilus*. *Brain Research*, **409**, 146-150.
- Pritz, M.B., & Stritzel, M.E. (1990a). Thalamic projections from a midbrain somatosensory area in a reptile, *Caiman crocodilus*. *Brain, Behavior and Evolution*, **36**, 1-13.
- Pritz, M.B., & Stritzel, M.E. (1990b). A different type of vertebrate thalamic organization. *Brain Research*, **525**, 330-334.
- Pritz, M.B., & Stritzel, M.E. (1991). Calcium binding protein immunoreactivity in a reptilian thalamic reticular nucleus. *Brain Research*, **554**, 325-328.
- Pritz, M.B., & Stritzel, M.E. (1992). A second auditory area in the non-cortical telencephalon of a reptile. *Brain Research*, **569**, 146-151.
- Pritz, M.B., & Stritzel, M.E. (1994). Anatomical identification of a telencephalic somatosensory area in a reptile, *Caiman crocodilus*. *Brain, Behavior and Evolution*, **43**, 107-127.
- Puelles, L. (1995). A segmental morphological paradigm for understanding vertebrate forebrains. *Brain, Behavior and Evolution*, **46**, 319-337.
- Puelles, L., & Rubenstein, J.L.R. (1993). Expression patterns of homeobox and other putative regulatory genes in the embryonic mouse forebrain suggest a neuromeric organization. *Trends in Neurosciences*, **16**, 472-479.
- Puelles, L., Amat, J.A., & Martínez-de-la-Torre, M. (1987). Segment-related, mosaic neurogenetic pattern in the forebrain and mesencephalon of early chick embryos. I. Topography of AChE-positive neuroblasts up to stage HH18. *Journal of Comparative Neurology*, **266**, 47-268.
- Quiroga, J.C. (1979). The cell masses in the diencephalon of *Amphisbaena darwini heterozonata* Burmeister (Amphisbaenia, Squamata, Reptilia). *Acta Anat.*, **104**, 198-210.
- Rainey, W.T., & Ulinski, P.S. (1982). Organization of nucleus rotundus, a tectofugal thalamic nucleus in turtles. III. The tectorotundal projection. *Journal of Comparative Neurology*, **209**, 208-223.
- Reiner, A. (1994). Laminal distribution of the cells of origin of ascending and descending tectofugal pathways in turtles: Implications for the evolution of tectal lamination. *Brain, Behavior and Evolution*, **43**, 254-292.

- Reiner, A. (1996). Levels of organization and the evolution of isocortex. *Trends in Neurosciences*, **19**, 89-91.
- Reiner, A., Brauth, S.E., & Karten, H.J. (1984). Evolution of the amniote basal ganglia. *Trends in Neurosciences*, **7**, 320-325.
- Reiner, A., Brauth, S.E., Kitt, C.A., & Karten, H.J. (1980). Basal ganglionic pathways to the tectum: Studies in reptiles. *Journal of Comparative Neurology*, **193**, 565-589.
- Repérant, J., Rio, J.-P., Ward, R., Hergueta, S., Miceli, D., & Lemire, M. (1992). Comparative analysis of the primary visual system of reptiles. En C. Gans & P.S. Ulinski (Eds.), *Biology of the Reptilia*, vol. 17, *Neurology C: Sensorimotor Integration* (pp. 175-240). Chicago: The University of Chicago Press.
- Russchen, F.T. & Jonker, A.J. (1988). Efferent connections of the striatum and the nucleus accumbens in the lizard *Gekko gekko*. *Journal of Comparative Neurology*, **276**, 61-80.
- Ryan, M.J., & Wilczynski, W. (1988). Coevolution of sender and receiver: Effect on local mate preference in cricket frogs. *Science*, **240**, 1786-1788.
- Senn, D.G. (1968). Bau und Ontogenese von Zwischen- und Mittelhirn bei *Lacerta sicula*. *Acta Anat., Suppl.*, **71**, 1-150.
- Senn, D.G., & Northcutt, R.G. (1973). The forebrain and midbrain of some squamates and their bearing on the origin of snakes. *Journal of Morphology*, **140**, 135-152.
- Siemen, M., & Künzle, H. (1994). Connections of the basal telencephalic areas c and d in the turtle brain. *Anatomy and Embryology*, **189**, 339-359.
- Shimizu, T., & Karten, H.J. (1991). Central visual pathways in reptiles and birds: Evolution of the visual system. En R. Gregory & J.R. Cronly-Dillon (Eds.), *Vision and Visual Dysfunction*, vol. 2: *Evolution of the Eye and Visual System* (pp. 421-441). London: Macmillan Press.
- Smeets, W.J.A.J. (1992). Comparative aspects of basal forebrain organization in vertebrates. *European Journal of Morphology*, **30**, 23-36.
- Smeets, W.J.A.J., & González, A. (1994). Sensorimotor integration in the brain of reptiles. *European Journal of Morphology*, **32**, 299-302.
- Smeets, W.J.A.J., & Medina, L. (1995). The efferent connections of the nucleus accumbens in the lizard *Gekko gekko*: A combined tract-tracing/transmitter-immunohistochemical study. *Anatomy and Embryology*, **191**, 73-81.
- Smeets, W.J.A.J., Hoogland, P.V., & Lohman, A.H.M. (1986). A forebrain atlas of the lizard *Gekko gekko*. *Journal of Comparative Neurology*, **254**, 1-19.
- Striedter, G.F. (1997). The telencephalon of tetrapods in evolution. *Brain, Behavior and Evolution*, **49**, 179-213.
- ten Donkelaar, H.J., & de Boer-van Huizen, R. (1981). Ascending projections of the brain stem reticular formation in a nonmammalian vertebrate (the lizard *Varanus exanthematicus*), with notes on the afferent connections of the forebrain. *Journal of Comparative Neurology*, **200**, 501-528.
- ten Donkelaar, H.J., & de Boer-van huizen, R. (1988). Brain stem afferents to the anterior dorsal ventricular ridge in a lizard (*Varanus exanthematicus*). *Anatomy and Embryology*, **177**, 465-475.

- ten Donkelaar, H.J., & Nieuwenhuys, R. (1979). The brainstem. En C. Gans, R.G. Northcutt & P. Ulinski (Eds.), *Biology of the Reptilia, vol. 10: Neurology B* (pp. 133-200). New York: Academic Press.
- ten Donkelaar, H.J., Bangma, G.C., Barbas-Henry, H.A., de Boer-van Huizen, R., & Wolters J.G. (1987). *The Brain Stem in a Lizard, Varanus exanthematicus*. Berlin: Springer-Verlag.
- Ulinski, P.S. (1977). Tectal efferents in the banded water snake, *Natrix sipedon*. *Journal of Comparative Neurology*, **173**, 251-274.
- Ulinski, P.S. (1978). Organization of anterior dorsal ventricular ridge in snakes. *Journal of Comparative Neurology*, **178**, 411-450.
- Ulinski, P.S. (1983). *Dorsal Ventricular Ridge: A Treatise on Forebrain Organization in Reptiles and Birds*. New York: John Wiley & Sons.
- Ulinski, P.S. (1986). Organization of corticogeniculate projections in the turtle, *Pseudemys scripta*. *Journal of Comparative Neurology*, **254**, 529-542.
- Ulinski, P.S. (1990). The cerebral cortex of reptiles. En E.G. Jones & A. Peters (Eds.), *Comparative Structure and Evolution of Cerebral Cortex, Part I* (pp. 139-215). New York: Plenum Press.
- Ulinski, P.S., & Margoliash, D. (1990). Neurobiology of the reptile-bird transition. En E.G. Jones & A. Peters (Eds.), *Comparative Structure and Evolution of Cerebral Cortex, Part I* (pp. 217-265). New York: Plenum Press.
- Veenman, C.L., Medina, L., & Reiner, A. (1997). Avian homologues of mammalian intralaminar, mediodorsal and midline thalamic nuclei: Immunohistochemical and hodological evidence. *Brain, Behavior and Evolution*, **49**, 78-98.
- Veenman, C.L., Reiner, A., & Honig, M.G. (1992). Biotinylated dextran amine as an anterograde tracer for single-and double-labeling studies. *Journal of Neuroscience Methods*, **41**, 239-254.
- Voneida, T.J., & Sligar, C.M. (1979). Efferent projections of the dorsal ventricular ridge and the striatum in the Tegu lizard, *Tupinambis nigropunctatus*. *Journal of Comparative Neurology*, **186**, 43-64.
- Wilczynski, W. (1984). Central neural systems subserving a homoplasous periphery. *American Zoologist*, **24**, 755-763.
- Wild, J.M., Arends, J.J.A., & Zeigler, H.P. (1984). A trigeminal sensorymotor circuit for pecking, grasping and feeding in the pigeon (*Columba livia*). *Brain Research*, **300**, 146-151.
- Wild, J.M., Arends, J.J.A., & Zeigler, H.P. (1985). Telencephalic connections of the trigeminal system in the pigeon (*Columba livia*): A trigeminal sensorimotor circuit. *Journal of Comparative Neurology*, **234**, 441-464.
- Yasui, Y., Itoh, K., & Mizuno, N. (1987). Direct projections from the caudal spinal trigeminal nucleus to the striatum in the cat. *Brain Research*, **408**, 334-338.
- Young, D. (1989). *Nerve Cells and Animal Behaviour*. Cambridge: Cambridge University Press.

6. NEUROETOLOGÍA DEL COMPORTAMIENTO DE PREDADOR DE *Podarcis hispanica*: EFECTOS DE LESIONES EN ÁREAS TELENCEFÁLICAS

6.1. Introducción

Los neuroetólogos utilizan principalmente cuatro técnicas experimentales para la investigación de las áreas cerebrales implicadas en un determinado comportamiento (Ewert, 1980). Estas técnicas son: 1) la ablación o lesión selectiva de zonas restringidas del sistema nervioso, 2) la estimulación eléctrica o química de áreas y tractos nerviosos, 3) el registro por métodos electrofisiológicos de la actividad del cerebro, de poblaciones neuronales discretas o de neuronas individuales, y 4) el mapeo de las áreas activas durante la ejecución de un comportamiento utilizando sustancias marcadoras como la 2-desoxi-D-glucosa. De todas ellas, la técnica de las lesiones restringidas es la más antigua y la que tradicionalmente más información ha proporcionado acerca de las relaciones entre cerebro y comportamiento (Izquierdo y Medina, 1998; Olton 1991). Su utilización permitió establecer claramente la relación entre, por ejemplo, la corteza occipital y la visión, entre el cerebelo y la actividad motora, o entre el hipotálamo y la ingesta de bebida y alimentos. De hecho, mucho de lo que sabemos acerca del control neural del comportamiento en nuestra especie procede del estudio detallado de pacientes con lesiones restringidas debidas a traumatismos o a diversas patologías que afectaban a su sistema nervioso. Los casos de Phineas Gage, que sufrió una grave lesión en la corteza frontal como resultado de un accidente laboral (Damasio *et al.*, 1994), o del paciente H.M. a quien se extirpó parte de los lóbulos temporales para el tratamiento de la epilepsia (Scoville y Milner, 1957) figuran entre los más conocidos.

Los primeros trabajos en los que se utilizó la técnica de las lesiones restringidas para estudiar la función cerebral en animales generalmente se atribuyen al francés Pierre Flourens (1794-1867) (Macphail, 1993; Thompson y Robinson, 1979). Posteriormente, esta técnica ha sido utilizada para el estudio de la organización funcional del cerebro en todo tipo de animales, tanto vertebrados como invertebrados. En estudios con reptiles, la técnica de las lesiones restringidas ha sido y sigue siendo utilizada con cierta frecuencia (e.g., Farragher y Crews, 1979; Greenberg, 1977; Greenberg *et al.*, 1979, 1984; Grisham y Powers, 1989, 1990; Kendrick *et al.*, 1995; Kingston y Crews, 1994; Moran *et al.*, 1998; Tarr, 1977; Wheeler y Crews, 1978).

Peterson (1980) y Macphail (1982) resumen los principales resultados obtenidos con esta técnica en trabajos con reptiles hasta principios de la década de 1980.

Existen varios procedimientos para la producción de lesiones restringidas en el sistema nervioso (Singh, 1975). Los primeros investigadores utilizaban principalmente cortes quirúrgicos ("*knife cuts*") y lesiones producidas por aspiración. La principal limitación de estos métodos es que generalmente sólo son útiles para lesionar zonas superficiales del cerebro, ya que para eliminar quirúrgicamente estructuras subcorticales se requiere eliminar también las estructuras que las recubren. A estos métodos pronto se sumó la utilización de corrientes eléctricas que permitía, en combinación con la cirugía estereotáxica, la producción de lesiones en zonas profundas del cerebro con daño mínimo de las áreas superficiales (King, 1991; Singh, 1975). Las lesiones eléctricas son fundamentalmente de dos tipos: electrolíticas y por radiofrecuencia. En las lesiones electrolíticas el investigador hace pasar una corriente continua a través de un fino electrodo recubierto de aislante en toda su longitud excepto en la punta, que se introduce hasta la región de interés por medio de un aparato estereotáxico. La lesión se produce debido a la liberación electrolítica de iones metálicos desde la punta del electrodo y a la formación de burbujas de oxígeno. En las lesiones por radiofrecuencia se hace pasar a través del electrodo una corriente alterna de alta frecuencia (radiofrecuencia). En este caso la lesión se produce por calentamiento del tejido que rodea a la punta del electrodo (electrocoagulación), ya que el tejido nervioso resulta dañado a temperaturas por encima de 43° C. Además de destruir el tejido nervioso, el calor inducido por las radiofrecuencias cauteriza los vasos sanguíneos, con lo cual se reduce el riesgo de hemorragias que pueden producirse con otros métodos de lesión (King, 1991).

Los métodos descritos anteriormente presentan el inconveniente de que lesionan tanto las neuronas presentes en la zona de lesión como los axones que la atraviesan en ruta hacia otras partes del cerebro. Para paliar este problema se han desarrollado métodos químicos de lesión que consisten en la inyección local, intraventricular o sistémica de sustancias neurotóxicas que lesionan de manera selectiva determinadas poblaciones neuronales. Dos de los neurotóxicos más utilizados actualmente para la producción de lesiones restringidas del sistema nervioso central son el ácido kaínico y el ácido iboténico (Jarrard, 1991). No obstante, el uso de neurotóxicos para lesionar el tejido nervioso presenta también problemas, como la aparición de lesiones en áreas distintas de las que se pretende lesionar o la

variabilidad inter- e intraespecífica en la vulnerabilidad frente a distintos neurotóxicos (Switzer).

El arsenal de técnicas disponibles para la producción de lesiones restringidas del sistema nervioso se ha visto recientemente incrementado por la introducción de nuevos métodos, entre los que cabe destacar el uso del láser. La irradiación del tejido nervioso con un haz láser focalizado provoca su calentamiento, llegando a vaporizar el tejido si se aplican potencias elevadas. La ablación por láser presenta claras ventajas frente a otros métodos más tradicionales de lesión ya que permite lesionar tanto zonas superficiales como zonas profundas del cerebro y proporciona una excelente hemostasis. Distintos tipos de láser vienen utilizándose desde hace más de 20 años en aplicaciones médicas y han demostrado su enorme utilidad en infinidad de aplicaciones como microcirugía ocular, dermatología y tratamiento de tumores (Goldman y Rockwell, 1971; Wolbarsht, 1974). A finales de los años 70, estas técnicas empezaron a aplicarse con éxito en neurocirugía (Jain, 1983; Perria *et al.*, 1979; Powers *et al.*, 1984; Saunders *et al.*, 1980). Sin embargo, en neurootología y en neurobiología experimental el láser apenas ha sido utilizado, quizás debido al elevado coste económico que supone la adquisición de un equipo de láser adecuado para este tipo de aplicaciones. Los pocos estudios sobre los efectos de la aplicación del láser al tejido nervioso se han llevado a cabo focalizando distintos tipos de láser (CO₂, argón, neodimium:yttrium-aluminum-garnet Nd:YAG) sobre la superficie del cerebro de ratas, ratones, gatos o conejos con el fin de investigar los cambios morfológicos que se producen tras la irradiación (Beck *et al.*, 1979; Boggan *et al.*, 1982; Eggert *et al.*, 1985; Stellar *et al.*, 1970). El principal objetivo de estos trabajos era evaluar la eficacia de distintos tipos de láser como instrumentos quirúrgicos en neurocirugía de pacientes humanos y se limitan a describir los cambios histológicos observados en el lugar de irradiación y en el tejido circundante (vaporización, necrosis por coagulación, edema...).

A pesar de sus indudables limitaciones, la técnica de las lesiones restringidas sigue siendo una de las principales herramientas de que disponemos para el estudio de las relaciones entre estructura y función en el sistema nervioso y proporciona información crítica que no puede obtenerse mediante ninguna otra estrategia experimental (Olton, 1991). Concretamente, la técnica de las lesiones es la única que permite determinar en qué medida la actividad de una estructura cerebral es necesaria para la realización de un comportamiento determinado (Grobstein, 1990). No obstante, la interpretación de los efectos de una lesión no está exenta de dificultades.

El principal objetivo de un experimento de lesión es relacionar estructura y función. Las funciones, sin embargo, no son directamente observables. El investigador infiere la función o funciones (e.g., reconocimiento social, memoria espacial, control de la agresión) en que puede estar implicada una área lesionada a partir de los efectos de la lesión sobre el comportamiento observable del animal. Por consiguiente en un experimento de lesión intervienen dos componentes (Olton, 1991). Un componente son los cambios que se producen en el comportamiento del animal como resultado de la lesión. El otro componente es la interpretación funcional que el investigador hace a partir del análisis de los cambios en el comportamiento. Los efectos de la lesión sobre el comportamiento del animal rara vez son controvertidos. La función que el investigador asigna al área lesionada, sin embargo, está sujeta a posibles errores de interpretación (Olton, 1991, Macphail, 1993).

Los efectos de la lesión de una única estructura cerebral sobre un comportamiento en particular rara vez son interpretables desde el punto de vista funcional. La misma lesión puede afectar también a otros comportamientos, y el comportamiento en cuestión puede verse afectado por distintos tipos de lesión. Por tanto, un único resultado empírico generalmente no permite llegar a conclusiones fiables acerca de la relación entre una estructura y su función. Para poder relacionar estructura y función en el sistema nervioso es necesario demostrar que un tipo de lesión afecta a determinados comportamientos pero no a otros y que estos últimos, a su vez, son afectados por un tipo distinto de lesión (Olton, 1991). Este procedimiento, conocido como “doble disociación”, es el que más eficazmente permite demostrar la especificidad de los efectos de las lesiones (Macphail, 1993).

En el presente estudio realizamos lesiones de estructuras telencefálicas implicadas en el procesamiento de información relativa a tres modalidades sensoriales distintas: visión, olfacción y vomerolfacción. Para ello, realizamos secciones del pedúnculo olfativo y lesiones con láser de la zona del ADVL que recibe aferencias visuales desde el tálamo dorsal (vease capítulo 5). Por medio de estas lesiones investigamos la implicación de estas estructuras telencefálicas en dos comportamientos distintos: el comportamiento depredador y el comportamiento de exploración. Los experimentos de comportamiento descritos en los capítulos 3 y 4 demuestran que los estímulos visuales son muy importantes en la detección y reconocimiento de las presas en *Podarcis hispanica*. Los estímulos químicos, por otra parte, parecen tener un papel secundario que podría estar relacionado con la detección de presas escondidas o inmóviles, o con la investigación de presas nuevas.

Respecto al comportamiento de exploración, experimentos con serpientes y lagartos han puesto de manifiesto que la introducción de los animales en un ambiente nuevo desencadena un incremento en la tasa de movimientos y de lengüetazos, y este comportamiento ha sido interpretado como exploración (Burghardt *et al.*, 1986; Gómez *et al.*, 1992; Greenberg, 1985). Experimentos de privación sensorial han demostrado la importancia de la quimiorrecepción en este comportamiento (Graves y Duvall, 1985; Graves y Halpern, 1990).

Los primeros estudios de lesiones del cerebro de reptiles se realizaron a finales de los años 1930 con varias especies de lagartos y consistían en grandes ablaciones telencefálicas (Diebschlag, 1938; Goldby, 1937; ten Cate, 1937). Los principales efectos de estas lesiones eran la ausencia de movimientos espontáneos y una persistente afagia. A partir de los años 1960 empezaron a realizarse experimentos de lesiones restringidas en distintas áreas telencefálicas, tectales y talámicas (revisados en Peterson, 1980 y Macphail, 1982). Los resultados de los estudios que llevan a cabo lesiones de las áreas visuales del telencéfalo de reptiles ofrecen un panorama bastante confuso en parte debido a la complejidad y escasa (nula) relevancia biológica de los experimentos de comportamiento que utilizan lo que dificulta la interpretación de los resultados. La mayoría de estos estudios se han llevado a cabo con tortugas de la familia Emydidae y estudian los efectos de las lesiones sobre la capacidad de los animales para discriminar entre diferentes patrones artificiales (i.e., franjas verticales vs. horizontales, triángulos vs. círculos), diferentes colores o intensidades de luz (Bass *et al.*, 1973; Blau y Powers, 1989; Cranney y Powers, 1983; Grisham y Powers, 1989, 1990; Hertzler y Hayes, 1967; Ivazov, 1982; Moran *et al.*, 1998; Peterson, 1980; Reiner y Powers, 1980, 1983). Algunos de estos trabajos demuestran que afectan la habilidad de los animales para aprender a discriminar entre distintos estímulos visuales se ve afectada por lesiones del cortex dorsal. En los primeros estudios, estos déficits se interpretaban como déficits de la función visual (Cranney y Powers, 1983; Hertzler y Hayes, 1967; Reiner y Powers, 1980). Más recientemente, estos resultados han sido reinterpretados como déficits en la capacidad de aprendizaje de los animales y se considera que el cortex dorsal está implicado en procesos de aprendizaje (habitación, adquisición, retención y/o inversión de una discriminación) (Blau y Powers, 1989; Grisham y Powers, 1989 y 1990; Moran *et al.*, 1998; Peterson, 1980).

En contraste con la relativa abundancia de estudios acerca de la función del cortex dorsal, son muy pocos los trabajos que han estudiado las posibles funciones del ADVR (Cranney y Powers, 1983; Ivazov, 1982). Los animales lesionados en el ADVR

muestran déficits en la adquisición e inversión de una tarea que requiere discriminación visual. Los resultados de estos estudios sugieren que la zona visual del ADVR estaría implicada en el reconocimiento de patrones visuales. Por otra parte, lesiones en el núcleo rotundo producen déficits similares a las lesiones en la zona visual del ADVR (Powers y Frank, 1983; Reiner y Powers, 1978).

En serpientes y en algún lagarto se han realizado experimentos de deaferenciación de los sistemas olfativo y vomerolfativo por medio de secciones de los nervios correspondientes o sutura de las fenestras vomeronasales (*Boa constrictor*, Stone y Holtzman, 1996; *Chalcides ocellatus*, Graves y Halpern, 1990; *Crotalus viridis*, Alving y Kardong, 1996, y Graves y Duvall, 1985; *Thamnophis sp.*, Burghardt y Pruitt, 1975; Halpern y Frumin, 1979). Estos experimentos demuestran que lesiones que afectan al sistema vomeronasal producen déficits importantes en el comportamiento depredador de los animales. Los animales avómicos atacan a las presas con menor frecuencia y generalmente no las ingieren.

6.2. Materiales y métodos

Ejemplares y condiciones de mantenimiento

Para estos experimentos utilizamos un total de 25 lagartijas adultas de la especie *Podarcis hispanica*. Los animales habían permanecido en el laboratorio entre 3 y 15 meses antes de los experimentos. Las condiciones de mantenimiento fueron similares a las descritas en el capítulo 2, pero el substrato de césped artificial se sustituyó por moqueta de fibra sintética para evitar que las presas pudieran esconderse en el césped. Durante su estancia en el laboratorio las lagartijas habían sido alimentadas con una dieta de larvas de *Tenebrio molitor* que se suplementaba con vitaminas A, E y D3 (Tabernil) añadidas al agua una vez cada 15 días. En ocasiones, las larvas se espolvorearon con un complejo de minerales y vitaminas para reptiles (Reptivite, Zoo Med). Las larvas se dejaban caer en el interior del terrario de la lagartija; si en un periodo de 5 min la lagartija no había ingerido la presa ésta se retiraba del terrario.

Experimentos de comportamiento: pre-lesión

Antes de lesionar a las lagartijas realizamos observaciones de su comportamiento depredador. Para ello observamos a las lagartijas, que habían permanecido 5 o 6 días sin comer, alimentándose de larvas de *Tenebrio molitor*. Una hora antes de cada observación se retiraba la piedra y el recipiente de agua del terrario de la lagartija. Las observaciones empezaban cuando el experimentador dejaba caer una larva en el interior del terrario del animal a una distancia de entre 10 y 20 cm delante de la lagartija. Registramos la latencia al ataque (tiempo transcurrido desde que dejábamos caer la presa hasta que la lagartija la mordía) en décimas de segundo y el número de lengüetazos que la lagartija dirigía a la presa antes de atacarla, si la lagartija soltaba o no la presa después del ataque, y si la presa era consumida. Le dimos a cada lagartija dos larvas de distinto tamaño: una pequeña de 15 a 16 mm y otra grande de 21 a 23 mm. La segunda larva se introducía en el terrario 5 min después de que la lagartija ingiriera la primera. Al día siguiente repetimos las observaciones invirtiendo el orden de presentación de las larvas. Tras estas observaciones los animales se mantuvieron cuatro días sin comer y al quinto día los lesionamos. Durante las observaciones la temperatura de la habitación se mantuvo entre 25°C y 27°C. Todas las observaciones se grabaron en vídeo con el fin de poder estudiar detenidamente algunos aspectos del comportamiento de ataque de los animales. Para ello utilizamos una cámara de vídeo S-VHS (Panasonic WV-F15HSE) conectada a un grabador reproductor portátil (Panasonic AG-7450) equipado con un generador de códigos de tiempo. Posteriormente, las grabaciones fueron reproducidas en un magnetoscopio (Panasonic AG-7330) con una resolución temporal de 50 campos/s.

Métodos de lesión y procesado histológico

Realizamos dos tipos de lesiones: secciones del pedúnculo olfativo (7 lagartijas) y lesiones con láser de la zona rostralateral del ADVR (15 lagartijas). Todas las lesiones fueron bilaterales. En todos los casos, los animales fueron pre-anestesiados con vapores de Halotane (Aldrich) (concentración 0.2 %) y a continuación se les indujo una anestesia profunda con una dosis de 325 mg/kg de hidrocloreuro de ketamina inyectado intramuscularmente (Ketolar, Parke-Davis) (Font y Schwartz, 1989). Una vez anestesiados se sujetaron en un aparato estereotáxico para

pequeños animales (Stoelting) y se procedió a realizar las lesiones. Para las secciones del pedúnculo olfativo, realizamos una trepanación en los huesos frontales entre los dos ojos, cortamos las meninges, levantamos cuidadosamente los dos pedúnculos olfativos con unas pinzas y los seccionamos utilizando la punta de un bisturí o una tijeras finas (Vannas). A continuación situamos un pedazo de Gelfoam™ separando los dos extremos seccionados y procedimos a tapar el orificio con una capa de cera de hueso recubierta con cemento dental. Para las lesiones con láser, utilizamos un láser de Argón multilínea (Coherent, mod. Innova 90-6) focalizado en una fibra óptica multimodo de 50 μm de core que introducíamos en la zona del cerebro a lesionar. Entre la salida del láser y la lente focalizadora situamos una cámara de fotos (Voigtlander) desprovista de lentes, que actuaba como obturador permitiéndonos ajustar el tiempo de exposición al láser del área a lesionar. Para producir la lesión, realizamos aberturas bilaterales en el cráneo a nivel del telencéfalo anterior (mitad anterior de las escamas frontoparietales) y cortamos las meninges dejando al descubierto la superficie del cerebro. A continuación situamos una micropipeta en el brazo del estereotáxico y la introdujimos en el punto del cerebro de la lagartija que queríamos lesionar para facilitar la penetración posterior de la fibra óptica. Para fijar la fibra óptica al brazo del estereotáxico, la sujetamos con adhesivo de cianocrilato dentro de una pipeta de vidrio de forma que sobresalieran por la punta 2-3 mm de la fibra. Situamos la fibra en las coordenadas en las que previamente habíamos penetrado con la pipeta y procedimos a lesionar aplicando un pulso de láser con una potencia de 600-650 mW durante 250 ms, equivalente a una densidad de potencia de 7600-8300 W/cm^2 y una densidad de energía de 2000-2070 $\text{joules}/\text{cm}^2$ (11 animales, de los cuales cinco fueron lesionados en cuatro puntos del telencéfalo). En cuatro animales utilizamos parámetros de lesión ligeramente diferentes. En este caso la potencia fue de 800 mW y la duración de 125 ms, equivalente a una densidad de potencia de 10200 W/cm^2 y una densidad de energía de 1300 $\text{joules}/\text{cm}^2$ (4 animales). Los parámetros de lesión fueron determinados a partir de los resultados de un experimento previo en el que sometimos a cinco lagartijas con distintos valores de potencia y duración del pulso de láser y estudiamos histológicamente el aspecto y extensión de las lesiones entre 24 y 48 horas tras la lesión (véase también González, 1987). Después de lesionar con el láser, retiramos la fibra y procedimos a tapar los orificios del cráneo aplicando una lámina de Gelfoam sobre la superficie del cerebro que cubrimos con cera de hueso y cemento dental. Además del grupo de animales que lesionamos con el láser, operamos un grupo adicional de tres lagartijas siguiendo

el mismo protocolo, incluyendo la penetración de la fibra óptica, pero sin aplicar el pulso del láser. Estos animales sirvieron como control (*sham*) de los efectos de la intervención quirúrgica. Dos de los animales con secciones del pedúnculo olfativo y uno de los lesionados con el láser no se recobraron de la anestesia y murieron a las pocas horas de la operación.

Observaciones de comportamiento: post-lesión

Alimentación. Un día después de la lesión repetimos las observaciones de alimentación siguiendo el mismo protocolo utilizado antes de la lesión. Si la lagartija no atacaba a la presa antes de 2 min., la presa se retiraba del terrario y se volvía a introducir transcurrido un minuto. Si la lagartija tampoco atacaba en esta segunda ocasión se anotaba una latencia máxima de 2 min.. Tras estas observaciones, cinco de las lagartijas del grupo lesionado en el ADVR y las cinco lagartijas del grupo lesionado en el pedúnculo olfativo se mantuvieron tres días sin comer y el cuarto y quinto día después de la lesión se realizaron observaciones de su comportamiento ante presas con las que no habían tenido experiencia previa en el laboratorio. Utilizamos como presas “nuevas” la larva del lepidóptero *Galleria mellonella* y ninfas del grillo *Acheta domestica*. Las observaciones se hicieron introduciendo una presa en el terrario de cada lagartija como hemos descrito anteriormente y registramos las mismas variables dependientes. A cada animal se le ofreció una de las presas un día y la otra al día siguiente y el orden de presentación de las presas fue contrabalanceado entre las distintas lagartijas. A los 10-13 días después de la lesión repetimos las observaciones de alimentación con larvas de *Tenebrio molitor*. Esta última prueba se realizó con seis de las lagartijas del grupo con lesiones en el ADVR, con los cinco animales con lesión del pedúnculo olfativo y con los tres controles .

Exploración. Realizamos un test de exploración con los cinco animales lesionados en el pedúnculo olfativo, cinco de los animales lesionados en el ADVR y los tres animales control de la operación. El test de exploración consistió en coger a la lagartija e introducirla en un terrario nuevo idéntico al suyo o devolverla a su propio terrario. Sometimos a las lagartijas a las dos pruebas una por día en días sucesivos y el orden de las pruebas fue contrabalanceado entre los distintos animales. Grabamos en vídeo el comportamiento de los animales durante los 10 primeros minutos tras su introducción en el terrario. Posteriormente, a partir de las grabaciones realizamos

registros del comportamiento de las lagartijas utilizando un ordenador portátil equipado con un programa de registro de sucesos (ligeramente modificado a partir de Unwin y Martin, 1987). Las variables registradas fueron: el número de lengüetazos y de desplazamientos por el terrario y el tiempo que las lagartijas permanecieron moviéndose.

Análisis estadístico. Los datos de comportamiento se analizaron utilizando pruebas estadísticas no paramétricas (Siegel y Castellan, 1988). Para poner a prueba las diferencias entre las latencias al ataque pre y post-lesión, y las diferencias en el número de lengüetazos entre las dos pruebas de exploración utilizamos el test para muestras pareadas de Wilcoxon. Para comparar las diferencias entre los dos grupos de lagartijas con distintos tipos de lesión utilizamos el test de Wilcoxon-Mann-Whitney. El nivel de probabilidad para rechazar la hipótesis nula fue de $\alpha = 0,05$ para todos los pruebas. Los datos se presentan como la media \pm SEM (el error estándar de la media) tanto en el texto como en las figuras.

Verificación de las lesiones y procesado histológico

En el caso de las secciones del pedúnculo olfativo, una vez realizados los experimentos de comportamiento sacrificamos tres animales después de distintos tiempos de supervivencia (30, 55 y 83 días) para comprobar la eficacia del método de lesión. Para ello, inyectamos a las lagartijas intramuscularmente con una sobredosis del anestésico hidrocloreuro de ketamina (1000 mg/kg de peso corporal) y una vez anestesiadas las perfundimos a través del ventrículo cardiaco con 3-4 ml de solución salina con heparina seguida de 5-10 ml de solución fijadora conteniendo paraformaldehído al 4% en tampón fosfato (PB) 0.1 M a pH 7.4. De estos tres animales, uno se utilizó para observar macroscópicamente la pérdida de tejido nervioso en el nivel de la sección levantando los huesos del cráneo y dejando al descubierto todo el cerebro, incluidos los bulbos olfativos. Los otros dos animales se utilizaron para estudiar la lesión histológicamente. Para ello seccionamos las cabezas por delante de la cintura escapular y las mantuvimos en la misma solución fijadora a 4°C durante 12-18 horas. A continuación, las cabezas fueron descalcificadas manteniéndolas durante 72 horas en una solución de ácido fórmico al 5% en agua destilada. Una vez descalcificadas fueron incluidas en Paraplast y cortadas transversalmente en secciones de 15 μ m de grosor con un microtomo de parafina.

Las secciones fueron desparafinadas y teñidas por el método de Van Gieson (Humason, 1979).

Todos los animales lesionados con el láser fueron sacrificados al terminar los experimentos de comportamiento (14 a 17 días de supervivencia después de la lesión). Uno de los animales fue procesado para microscopía electrónica. Para ello lo anestesiábamos y perfundimos como hemos descrito anteriormente pero utilizando como fijador solución fijadora de Kamowski (paraformaldehído al 1%, glutaraldehído al 1.25%, en tampón fosfato 0.1 M, pH 7.4). Tras la perfusión la cabeza se mantuvo en el mismo fijador durante 12 horas, transcurridas las cuales se procedió a la extracción del cerebro. El cerebro fue postfijado en la misma solución durante 48 horas a 4°C y seccionado transversalmente en cortes de 50 μm de grosor utilizando un vibratomo. Estos cortes se incluyeron en resinas. Posteriormente realizamos cortes semifinos de 1 μm de grosor para identificar la zona de lesión. Una vez identificada, realizamos cortes ultrafinos de 50 nm de grosor que se emplearon para el estudio ultraestructural del área lesionada.

El resto de los animales lesionados con láser (13) y los controles (3) fueron anestesiados y perfundidos como hemos descrito para los animales con lesiones del pedúnculo olfativo. Finalizada la perfusión y tras un tiempo de espera de 1-24 h se realizó la extracción del cerebro que se mantuvo en la solución fijadora a 4°C durante 12-18 horas. Posteriormente, ocho de los cerebros de los animales lesionados con láser se lavaron con PB y se introdujeron en una solución crioprotectora de sacarosa al 30% en PB. Cuando los cerebros se hundieron totalmente en la solución, los cortamos en secciones transversales de 20 μm de grosor utilizando un microtomo de congelación (Microm HM 340 E). Los cerebros de los otros cinco animales lesionados con láser y los tres controles fueron incluidos en Paraplast y cortados en cortes transversales de 15 μm de grosor utilizando un microtomo de parafina. En ambos casos las secciones se montaron sobre porta-objetos gelatinizados y se tiñeron con una tinción de Nissl utilizando azul de toluidina al 1%.

Para estudiar y dibujar las áreas de lesión utilizamos un microscopio Olympus provisto de una cámara clara para dibujo. El porcentaje de lesión se calculó superponiendo a los dibujos de las secciones del cerebro de los animales lesionados plantillas de la zona de terminación de las aferencias del núcleo rotundo obtenidas a partir de las inyecciones restringidas en este núcleo talámico descritas en el capítulo anterior. La superficie de las áreas de lesión fue calculada a partir de los dibujos utilizando el programa AutoCAD 14.

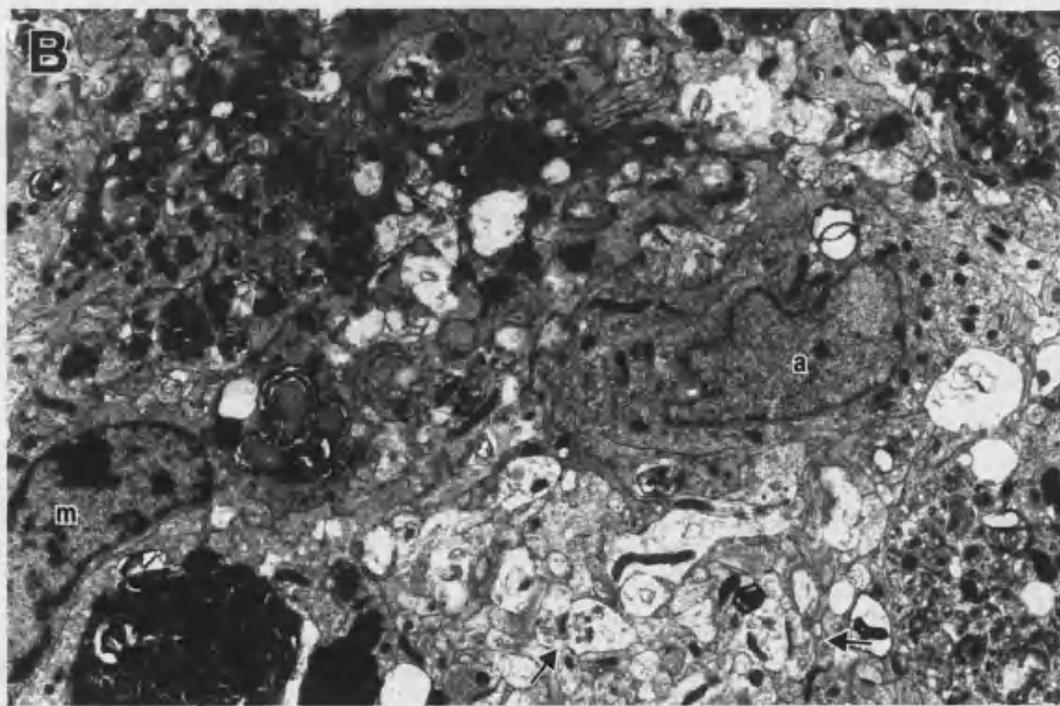
6.3. Resultados

6.3.1. Histología

En los tres animales sacrificados con distintos tiempos de supervivencia tras la sección del pedúnculo olfativo se comprobó que la sección había sido total y los dos extremos estaban separados por un espacio de 1 o 2 mm. Histológicamente el aspecto de los bulbos olfativos era aparentemente normal y se podían distinguir perfectamente las distintas capas de que constan estas áreas. En contraste, pudimos apreciar una disminución en el diámetro de los fragmentos del pedúnculo olfativo remanentes tras la lesión.

El láser produjo lesiones pequeñas y de morfología similar en todos los casos. Las lesiones tienen forma más o menos cilíndrica con diámetros que oscilan entre 90 y 150 μm , y profundidades de 500 a 650 μm . Las lesiones producidas con potencias de 600-650 mW y duración de 250 ms y con potencias 800 mW y 125 ms fueron similares en forma pero en el primer caso fueron algo más profundas. En microscopía óptica se observa una zona en que la histopatología es claramente evidente. El aspecto de la lesión es similar al producido por lesiones de electrocoagulación donde se observa una zona de tejido necrótico libre de células rodeada por tejido aparentemente normal (Fig. 6.1). En microscopía electrónica se aprecian en la zona afectada por la lesión masas electrondensas que corresponden a restos de neuronas y no se observa ninguna neurona intacta. Dentro de esta zona necrótica y especialmente en los bordes de la misma se observan numerosos astrocitos y células de microglía. Los astrocitos se identifican por ser células claras con núcleos con profundas invaginaciones y numerosos filamentos intermedios en el citoplasma. Las células de microglía se caracterizan por poseer numerosos cuerpos densos de fagocitosis en el citoplasma. A pocas micras de la zona de lesión se observan somas neuronales sin síntomas de patología, así como terminales axónicas y sinapsis de apariencia normal (Fig. 6.1). En la zona dorsolateral del estriado, por la que ascienden los axones de las neuronas del núcleo rotundo, se observan algunos axones mielínicos degenerados.

Algunos animales del grupo de los lesionados con láser presentaban, además de las lesiones en zonas profundas del telencéfalo, lesiones importantes en el cortex dorsal producidas, no por la acción del láser, sino por la propia fibra (en ocasiones algo de tejido cortical se quedaba adherido a la fibra) o porque, en algún animal, este área cortical quedó expuesta a los pocos días de la operación al perder el animal el



invasión de células. Las fibras celulares de aspecto
apoptótico normal.

Fig. 6.1. Aspecto de las áreas lesionadas con láser: **A)** Corte transversal teñido con azul de Toluidina a nivel rostral del telencéfalo de *Podarcis hispanica*. Las puntas de flecha indican el área lesionada por el láser en el ADVR. **B)** Fotografía realizada con el microscopio electrónico que muestra el límite de la zona de lesión. Se observa una célula de microglía (m) con cuerpos densos en su citoplasma (puntas de flecha) y un astrocito (a) con invaginaciones en el núcleo. Las flechas señalan dos sinápsis aparentemente normales.



Tabla 6.1. Porcentajes de lesión en la zona visual del ADVR en las 14 lagartijas lesionadas con el láser.

# ejem	sexo	LCC* (mm)	Peso (gr)	% lesión ADVR visual hemisferio izq/ hemisferio der	otras áreas afectadas por la lesión
223	h	52	2.7	13 / 13	DC, Nlot, St _{dl}
238	m	53	3.4	16 / 18	DC, Nlot
261	h	50	2.2	11 / 10	DC, LC, Nlot, St _{dl}
262	h	49	1.9	9 / 14	DC, Nlot, St _{dl}
263	h	47	2.2	14 / 9	DC, Nlot, St _{dl}
264	h	50	2.4	11 / 21	DC
265	m	52	2.8	8 / 13	DC, LC
266	m	49	2.4	18 / 0	DC, LC, Nlot, St _{dl}
271	h	42	1.3	16 / 16	DC, Nlot, St _{dl}
292	m	41	1.5	21 / 18	DC, LC, Nlot
301	m	56	3.3	18 / 10	DC, St _{dl}
305	h	55	2.4	9 / 8	DC, Nlot, St _{dl}
311	m	52	2.8	0 / 1	DC, Nlot, St _{dl}
316	m	52	3.0	6 / 18	LC, Nlot, St _{dl}

*LCC = longitud cabeza-cloaca

cemento dental que recubría el lugar de la operación. En el resto de animales únicamente se observa una pequeña lesión cortical en el punto de entrada de la fibra óptica.

En la tabla 1 se resumen los resultados de las áreas lesionadas en los animales experimentales y el porcentaje de lesión en la zona visual del ADVR. La mayoría de las lagartijas tenían lesiones bilaterales que afectaban al ADVR rostralateral, excepto el ejemplar 266 en que la lesión en el ADVR fue unilateral y el ejemplar 311 en que la lesión fue muy profunda y afectó fundamentalmente al estriado lateral. Estos dos ejemplares no se han incluido en los resultados de comportamiento. En los tres ejemplares control, que sometimos a la operación pero sin lesionar con el láser, se encuentra lesionado el cortex dorsal únicamente en el lugar por el que penetró la pipeta y no se observa lesión en el ADVR.

6.3.2. Comportamiento

Las lagartijas empezaron a recobrase de la anestesia a las 2-3 horas de inyectarles el anestésico. La mayoría de los animales fueron capaces de responder al contacto de la mano del experimentador cambiando de posición o incluso caminando a las 4 horas de la operación. Entre las 8 y las 12 horas después de la operación todos los animales se desplazaban por el terrario de forma aparentemente normal. En el momento de realizar las primeras observaciones, pasadas 24 horas desde la lesión, la mayoría de las lagartijas se encontraban termorregulando o moviéndose por el terrario.

6.3.2.1. Observaciones del comportamiento depredador

Pre-lesión. El comportamiento depredador de las lagartijas antes de la lesión fue idéntico al descrito en los primeros capítulos (capítulos 2 y 3) cuando alimentábamos con larvas de *Tenebrio molitor* a lagartijas que llevaban tiempo en el laboratorio. Los animales realizaron un ataque rápido, sin pausas y sin dirigir lengüetazos a la presa antes de morderla. Las latencias medias de ataque a las larvas pequeñas (2.37 s) fueron mayores que a las larvas grandes (1.76 s) (test de Wilcoxon para muestras pareadas, dos colas, $T = 176$, $N = 21$, $P < 0.04$).

Lesiones del pedúnculo olfativo. Las lagartijas de este grupo atacaron e ingirieron las larvas de *Tenebrio* en todas las presentaciones con latencias inferiores a un minuto; dos lagartijas dirigieron lengüetazos a una de las larvas pequeñas. En general, el comportamiento depredador de los animales fue similar al observado antes de la lesión. A las 24-48 horas de la lesión, se aprecia un ligero aumento en la media de las latencias de ataque a las larvas pequeñas (7.92 ± 3.13 s) respecto a las latencias pre-lesión (1.64 ± 0.38 s) pero no fue posible comprobarlo estadísticamente debido al pequeño tamaño muestral (Fig 6.2). Los valores medios de las latencias de ataque a las larvas grandes (1.96 ± 0.36 s) fueron similares a los valores pre-lesión (1.27 ± 0.50 s) (Fig 6.3). Las latencias disminuyeron en las pruebas sucesivas de alimentación (test de Page para alternativas ordenadas, $N = 5$, $K = 8$, $L = 931.5$, $P < 0.001$). A los 10-13 días post-lesión todas las lagartijas atacaron las larvas de *Tenebrio* inmediatamente con latencias similares a las latencias pre-lesión, 4.27 ± 2.54

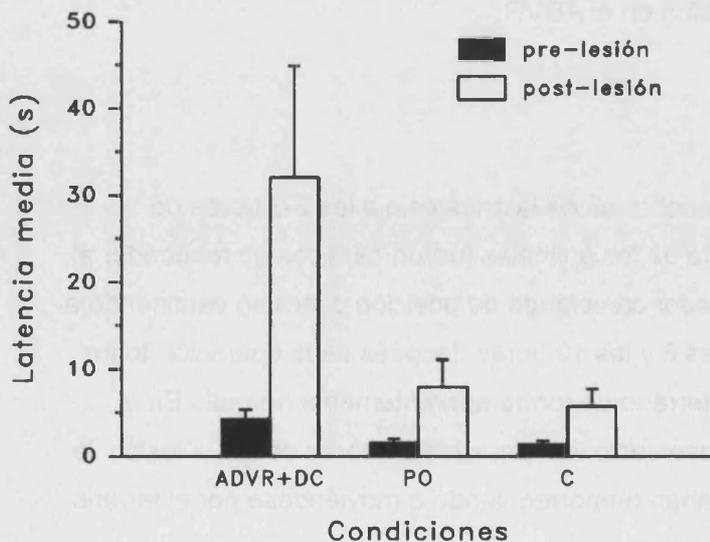


Fig. 6.2. Latencias medias de ataque a presas pequeñas en los tres grupos experimentales antes y después de las lesiones.

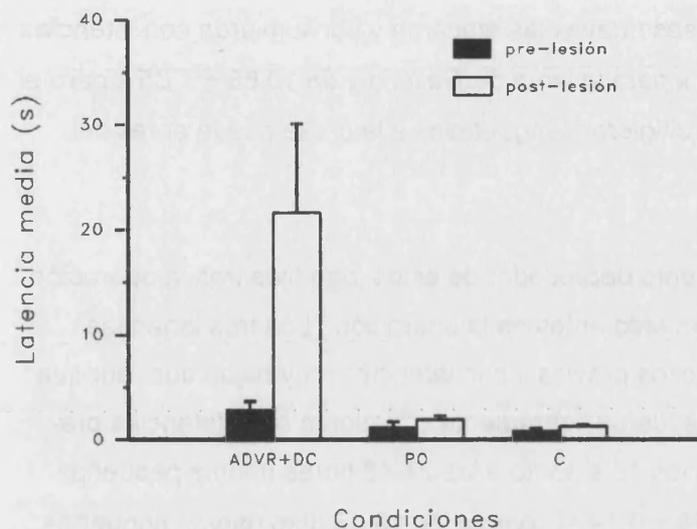


Fig. 6.3. Latencias medias de ataque a larvas grandes en los tres grupos experimentales antes y después de las lesiones

s para las larvas pequeñas y 0.70 ± 0.10 s para las larvas grandes. Las lagartijas atacaron a las presas nuevas sin dirigirles ningún lengüetazo y todas las presas fueron consumidas. La latencia media de ataque a la larva de *Galleria* fue de 2.56 ± 1.28 s y al grillo fue de 1.60 ± 0.62 s.

Lesiones en el ADVR + DC. A las 24 horas después de la lesión, la mayoría de las lagartijas atacaron e ingirieron las larvas de *Tenebrio* con latencias de ataque inferiores a 2 minutos, la excepción fueron tres animales (238, 264 y 265) que no atacaron a la larva pequeña. A las 48 horas de la lesión, dos de estas lagartijas (264 y 265) no atacaron a ninguna de las dos larvas (pequeña y grande) y otra lagartija (263) no atacó a la larva grande. La aproximación a la presa fue en muchos casos lenta y con pausas, nueve de las 12 lagartijas hicieron algún lengüetazo dirigido a la presa antes de atacarla y cuatro de estas lagartijas soltaron la presa después del ataque y la volvieron a capturar. Las latencias de ataque después de la lesión fueron superiores a las latencias pre-lesión tanto en el caso de las larvas pequeñas (32.02 ± 12.86 s) (test de Wilcoxon para muestras pareadas, dos colas, $T = 69$, $N = 12$, $P < 0.02$), como en las larvas grandes (21.64 ± 8.52 s) (test pareado de Wilcoxon, dos colas, $T = 68$, $N = 12$, $P < 0.025$) (Figs. 6.2 y 6.3). En las pruebas realizadas a los 10-13 días post-lesión, una de las lagartijas (265) continuaba sin atacar a las larvas pequeñas y otra lagartija no atacó a las larvas grandes (271). Las medias de las latencias de ataque fueron 29.55 ± 18.30 s para las larvas pequeñas y 26.15 ± 19.12 s para las larvas grandes, es decir, se mantenían por encima de los valores pre-lesión. Las latencias al ataque no disminuyeron en las ocho pruebas de alimentación con larva de *Tenebrio* (test de Page para alternativas ordenadas, $N = 6$, $K = 8$, $L = 986$, N.S.). Las cinco

lagartijas a las que ofrecimos presas nuevas las atacaron y consumieron con latencias medias de ataque de 6.86 ± 3.17 s para la larva de *Galleria* y de 10.68 ± 7.65 s para el grillo. Dos de las cinco lagartijas dirigieron lengüetazos a la presa nueva antes del ataque.

Controles. El comportamiento depredador de estas lagartijas tras la operación fue indistinguible de su comportamiento antes de la operación. Las tres lagartijas atacaron a las presas sin lengüetazos previos y con latencias muy bajas que, aunque en el caso de las larvas pequeñas fueron ligeramente superiores a las latencias pre-lesión, en ningún caso superaron los 10 s, tanto a las 24-48 horas (larvas pequeñas: 5.69 ± 1.99 s, larvas grandes: 1.28 ± 0.19 s) como a los 10-13 días (larvas pequeñas: 6.04 ± 2.09 s, larvas grandes: 2.41 ± 1.14 s) (Figs. 6.2 y 6.3). Respecto a las presas nuevas, la latencia media de ataque a la larva de *Galleria* fue de 3.36 ± 1.02 s y al grillo fue de 3.18 ± 0.85 s.

6.3.2.2. Test de exploración

Lesiones del pedúnculo olfativo. Las lagartijas con este tipo de lesiones se movieron muy poco y emitieron muy pocos lengüetazos, tanto en el terrario nuevo como en el propio. Puesto que, en lagartos y serpientes, la locomoción acompañada de lengüetazos generalmente se interpreta como exploración (Burghardt *et al.*, 1986; Gómez *et al.*, 1993; Greenberg, 1985), podemos concluir que estas lagartijas apenas exploraron. El número medio de lengüetazos fue similar en ambas pruebas (Fig. 6.4). El tiempo que permanecieron desplazándose por el terrario fue de 39.40 ± 25.60 s en el terrario nuevo y 19.6 ± 9.92 s en el terrario propio.

Lesiones en el ADVR + DC. En el terrario nuevo, las lagartijas con lesiones del ADVR pasaron la mayor parte de los 10 minutos de observación caminando y haciendo lengüetazos dirigidos al aire, al substrato o a las paredes del terrario. La media del tiempo dedicado a la locomoción en esta prueba fue de 173.75 ± 52.55 s. A diferencia de lo que ocurría en el terrario nuevo, cuando cogíamos a una lagartija y la devolvíamos a su terrario exploraba durante los primeros minutos de observación y después se quedaba quieta, a veces termorregulando debajo de la bombilla. En este caso, las lagartijas permanecieron moviéndose una media de 36.50 ± 23.37 s. Uno de los animales (316) no exploró el terrario nuevo y apenas exploró en el terrario propio.

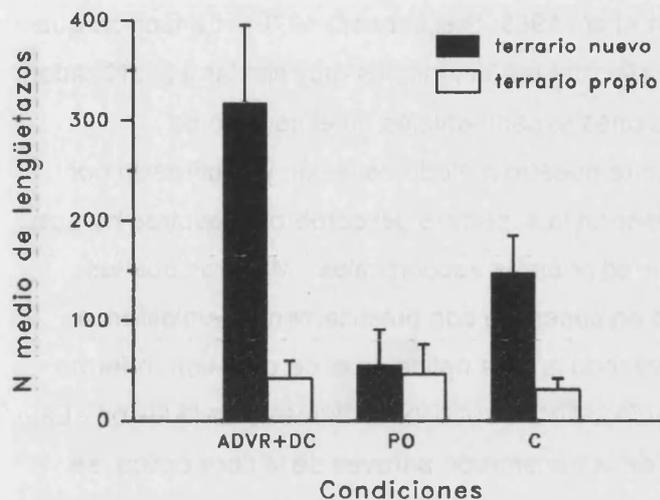


Fig. 6.4. Número medio de lengüetazos que realizaron las lagartijas de los distintos grupos experimentales durante los tests de exploración.

Em este sentido su comportamiento fue similar al observado en los animales con lesiones del pedúnculo olfativo. Puesto que en este ejemplar la lesión afectó billateralmente al cortex lateral y al tracto olfativo, además del ADVR rostralateral, no lo hemos incluido en el análisis de los resultados. Las otras cuatro lagartijas con lesiones en el ADVR emitieron muchos más lengüetazos en el terrario nuevo que en el propio y realizaron más lengüetazos en el terrario nuevo que las lagartijas lesionadas en el pedúnculo olfativo (test de Wilcoxon-Mann-Whitney para muestras pequeñas, dos colas, $W_x=29$, $m=4$, $n=5$, $P < 0.02$) (Fig. 6.4).

Controles. El comportamiento de exploración de estas lagartijas fue similar al de las lagartijas lesionadas en el ADVR. Los animales exploraron más en el terrario nuevo que en el propio (Fig. 6.4). En este grupo la media de tiempo desplazándose por el terrario fue de 43.33 ± 25.46 en el terrario nuevo y 25.33 ± 6.06 en el terrario propio.

6.4. Discusión

6.4.1. El láser de argón como instrumento para la producción de lesiones restringidas

En estos experimentos el láser de argón aplicado mediante fibra óptica ha demostrado ser un método eficaz para realizar lesiones restringidas en zonas profundas del cerebro de lagartos. Los cambios histológicos producidos en el tejido cerebral tras la lesión son idénticos a los descritos en estudios sobre los efectos de diferentes tipos de láser focalizados en la superficie del cerebro de mamíferos (Beck et

al., 1979; Boggan *et al.*, 1982; Eggert *et al.*, 1985; Stellar *et al.*, 1970). La técnica que hemos utilizado en este trabajo para efectuar las lesiones es muy similar a la utilizada por González (1987) para realizar lesiones experimentales en el cerebro de codornices. La principal diferencia entre nuestro método de lesión y el utilizado por González es que ella focalizaba el láser en la superficie del cerebro y nosotros hemos utilizado una fibra óptica para poder irradiar áreas subcorticales. Mientras que las lesiones que se obtienen focalizando en superficie son prácticamente semiesféricas, las lesiones que se producen introduciendo la fibra óptica en el cerebro tienen forma cilíndrica con una profundidad hasta cinco veces superior al diámetro de la lesión. La energía del láser de argón, después de la transmisión a través de la fibra óptica, se concentra centralmente y decae de forma brusca en los bordes de la fibra (prácticamente el 100% de energía se concentra en el spot) (Boggan *et al.*, 1982). Por ese motivo las lesiones tienen una forma aproximadamente cilíndrica como la obtenida en nuestros experimentos.

6.4.2. Efecto de las lesiones sobre el comportamiento depredador

Los resultados de nuestros experimentos demuestran que algunos aspectos del comportamiento depredador de *Podarcis hispanica* se ven afectados por lesiones que implican a la zona visual del ADVR y a parte del DC, y en menor grado por deaferenciación olfativa y vomerolfativa.

En los animales con lesiones del pedúnculo olfativo hubo un ligero incremento de la latencia de ataque a las larvas pequeñas respecto a los valores pre-lesión similar al observado en el caso de los animales del grupo control (Fig. 6.2) y dos lagartijas hicieron lengüetazos a una de estas larvas antes de atacarla. Las latencias de ataque disminuyeron a lo largo del experimento como ocurre con las lagartijas normales en presentaciones sucesivas de un tipo de presa (capítulo 3). A los diez días, el comportamiento de todos los animales de este grupo fue indistinguible del comportamiento pre-lesión. En conjunto, estos resultados coinciden con los obtenidos en los experimentos de comportamiento (capítulos 3 y 4) sobre el papel preponderante de la visión en relación con la quimiorrecepción en el comportamiento depredador de esta especie. Sin embargo, difieren de los resultados obtenidos en otros estudios en los que se deaferencia el sistema vomerolfativo de serpientes y lagartos (*Boa constrictor*, Stone y Holtzman, 1996; *Chalcides ocellatus*, Graves y Halpern, 1990; *Crotalus viridis*, Alving y Kardong, 1996, y Graves y Duvall, 1985; *Thamnophis sp.*,

Burghardt y Pruitt, 1975; Halpern y Frumin, 1979). Estos experimentos consistían en lesiones del nervio vomerolfativo, extirpación de la lengua o sutura de las fenestras vomeronasales. En principio, todas estas manipulaciones interfieren en la detección de estímulos por el sistema vomeronasal. Los autores de los trabajos citados estudiaron el comportamiento depredador de los animales avómicos y en todos los casos observaron una disminución en la frecuencia de ataque y un aumento de las latencias al ataque. Además, en los experimentos con distintas especies de serpientes los pocos animales que atacaron a las presas no las ingirieron después del ataque. De hecho, la mayoría de las serpientes avómicas no comen y si no se les fuerza a comer mueren al cabo de unas semanas (Burghardt y Pruitt, 1975). En el lagarto *Chalcides ocellatus*, los animales con la fenestra vomeronasal suturada atacaron a las presas pero con latencias mayores que las del grupo control y solo dos de los nueve lagartos avómicos ingirieron la presa. En contraste, en nuestro estudio todas las lagartijas con secciones del pedúnculo olfativo, que deaferencian tanto el sistema olfativo como el vomerolfativo, atacaron e ingirieron todas las presas y solo se aprecia un ligero incremento en la latencia de ataque a las presas de pequeño tamaño. En este sentido, nuestros resultados son más similares a los obtenidos en experimentos con lagartos de la familia Gekkonidae (Chou *et al.*, 1988). Los geckos con el nervio olfativo seccionado atacan e ingieren las presas normalmente (aunque en la especie *Cosymbotus playturus* los lagartos anósmicos capturan menos presas que los controles). Sin embargo, los resultados de los experimentos con gecónidos son difíciles de interpretar ya que los autores no comprueban anatómicamente el grado de lesión y no resulta evidente si la sección afectó únicamente al nervio olfativo o incluyó total o parcialmente el nervio vomerolfativo.

Las lesiones en el ADVR afectaron a otras estructuras cerebrales (DC, St dorsal, Nlot, LC) pero la implicación y el grado de lesión en estas otras áreas fue muy desigual en los distintos ejemplares. En cambio, todos los animales tenían en común una lesión de entre un 10 y un 20 % del ADVR rostralateral. Por otra parte, los animales controles tenían lesiones corticales producidas por la penetración de la fibra similares a las observadas en la mayoría de los animales lesionados en el ADVR. Aunque no podemos tener absoluta certeza, todo esto sugiere que el efecto de estas lesiones es probablemente debido a la zona del ADVR afectada por la lesión.

En las lagartijas con lesiones que afectaban a la zona visual del ADVR, las latencias de ataque después de la lesión se incrementaron mucho con respecto a los valores pre-lesión. Además, muchas de estas lagartijas hicieron lengüetazos a las

larvas de *Tenebrio* antes de atacarlas, algunas soltaron la presa después de atacarla y hubo algunos animales que no atacaron. Este comportamiento coincide con el observado en las lagartijas normales las primeras veces que comen larvas de *Tenebrio* u otro tipo de presa de escasa movilidad (capítulo 3). En muchas de las lagartijas lesionadas este comportamiento persistía a los diez días de la lesión y las latencias de ataque no disminuyeron conforme aumentaba la experiencia de los animales con la presa a diferencia de los resultados de observaciones previas con animales normales (capítulo 3). En conjunto el comportamiento de las lagartijas lesionadas en el ADVR sugiere que podrían tener un déficit en la identificación del tipo de presa.

En base a las diferencias de comportamiento entre los animales lesionados en el ADVR antes y después de la lesión, así como las diferencias respecto a los animales lesionados en el pedúnculo olfativo, podemos intentar deducir la posible implicación (función) del ADVR en el comportamiento depredador de esta especie. Esta área telencefálica no parece estar implicada en la localización del alimento ni en la coordinación visuo-motora necesaria para la perfecta ejecución del comportamiento de ataque, ya que las lagartijas atacaron a las presas sin ningún déficit visuo-motor apreciable. Este resultado contrasta con el efecto de lesiones en el área visual del telencéfalo lateral de las palomas, ya que en este caso los animales mostraban déficits en la identificación y en la localización del alimento (Jäger, 1990; Jäger *et al.*, 1992). En estos experimentos con palomas, los autores realizaban grandes ablaciones bilaterales del telencéfalo lateral (Jäger, 1990) o eliminaban totalmente uno de los hemisferios telencefálicos. Las pruebas las realizaban con un parche cubriéndol uno de los ojos de las palomas de forma que cada animal era su propio control dependiendo del ojo tapado (Jäger *et al.*, 1992). Este último procedimiento se basa en el hecho de que las estructuras en el tálamo y el telencéfalo de las palomas reciben sus aferencias visuales principalmente del ojo contralateral. Por tanto, cuando el ojo ipsilateral al hemisferio que ha sufrido la ablación se tapa la paloma esta funcionalmente descerebrada. En cambio, si se tapa el ojo contralateral a la hemisferotomía, el telencéfalo intacto tiene acceso a la información del ojo funcional. Las diferencias entre los resultados de estos experimentos con palomas y los nuestros con lagartijas son difíciles de evaluar porque podrían ser simplemente debidas al mayor grado de lesión de sus animales. En cualquier caso, nuestros resultados sugieren que las lagartijas lesionadas en el ADVR podrían tener dificultades en la identificación de las presas como ocurría con las palomas. Sin embargo, las grandes diferencias entre

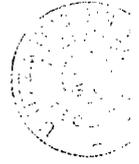
el tipo de alimento que consumen palomas y lagartijas, y entre las modalidades sensoriales implicadas en el reconocimiento del alimento (somatosensorial en las palomas y visual en las lagartijas) hacen inviable la comparación.

En la mayoría de los estudios de lesiones telencefálicas en reptiles, los autores no realizan observaciones del comportamiento depredador de los animales. La excepción es el trabajo de Morlock (1972) que realiza ablaciones del cortex dorsal de tortugas y observa el efecto sobre la latencia a comer, medida como el tiempo que tarda una tortuga desde que la sitúa frente a un recipiente con trozos de carne hasta que empieza a comer. Este autor no detectó ningún efecto de las ablaciones sobre esta variable. Otros trabajos, aunque no estudian específicamente el comportamiento de alimentación, incluyen alguna observación anecdótica relativa a si los animales tenían dificultades para comer. Los lagartos con grandes ablaciones telencefálicas no comen (Diebschlag, 1938; Goldby, 1937; ten Cate, 1937). Lesiones del ganglio basal en caimanes producen déficits importantes en la coordinación motora requerida para capturar las presas (Brauth, 1987) y las tortugas con lesiones tectales tienen problemas para localizar y coger la comida (déficits en la coordinación visuo-motora) (Bass, 1977; Bass *et al.*, 1973). Sin embargo, los animales con lesiones telencefálicas más restringidas que afectan al cortex dorsal, ADVR o PDVR aparentemente comen con normalidad (Northcutt, 1967; Greenberg, 1977; Peterson, 1980). Estos resultados coinciden con los de nuestro experimento, ya que la mayoría de las lagartijas con lesiones en el ADVR comen "normalmente" y las diferencias que observamos en el comportamiento depredador solo son detectables por medio del análisis detallado del comportamiento de los animales.

Las diferencias en el comportamiento depredador de las lagartijas con lesiones en el ADVR visual con respecto a su comportamiento antes de la lesión o al comportamiento de los otros animales experimentales sugieren que el ADVR visual podría estar implicado en la identificación del tipo de presa. Las lagartijas lesionadas son capaces de detectar y reconocer como una presa potencial a las larvas que introducimos en su terrario, pero actúan como lo harían ante una presa con la que no hubieran tenido ningún tipo de experiencia previa, pese a que llevan varios meses alimentándose exclusivamente de ese tipo de presa. Además, en la mayoría de animales este comportamiento persiste después de haberse alimentado con 6-8 larvas. De hecho, las latencias de ataque no disminuyeron en las sucesivas pruebas de alimentación, a diferencia de lo que ocurría con lagartijas normales en las que la

latencia al ataque disminuía progresivamente conforme aumentaba la experiencia de las lagartijas con la presa (capítulo 3).

Una posible interpretación de estos resultados es que en el cerebro de las lagartijas estén presentes dos sistemas de reconocimiento visual de las presas. Un sistema básico de reconocimiento del patrón general de las presas que probablemente responde a aspectos como tamaño y movimiento, es decir, identifica como presa potencial cualquier objeto que se mueva y tenga unas dimensiones determinadas (comprendidas entre unos límites inferior y superior). En principio el ADVR visual no estaría implicado en este tipo de reconocimiento. Un sistema de reconocimiento más fino que permitiría a la lagartija identificar el tipo concreto de presa al que se enfrenta. Este sistema de reconocimiento dependería de la experiencia previa del animal con las presas y probablemente evaluaría aspectos de las mismas que aportan una mayor capacidad discriminativa como: el tipo de movimiento, las proporciones y forma corporal, la coloración, etc... El ADVR visual de las lagartijas podría procesar información relevante para este sistema de reconocimiento del tipo concreto de presa. Esta función del ADVR visual concuerda con los déficits en la habilidad para discriminar entre distintos patrones visuales observados en los experimentos de lesiones de esta área en tortugas (*Chrysemys picta*, Cranney y Powers, 1983; Reiner y Powers, 1980) y lagartos (*Ophisaurus apodus*, Ivazov, 1982). El principal problema con estos estudios es que adoptan un enfoque neuropsicológico, en el sentido de que someten a los animales lesionados a complejos experimentos de aprendizaje utilizando estímulos artificiales con escasa relevancia biológica (Nadel, 1995; véase capítulo 1). Esto hace que sus resultados sean muy difíciles de interpretar desde el punto de vista del procesado de información que tiene que realizar el cerebro de un animal para resolver los problemas que se le presentan diariamente en el ambiente en el que vive. El enfoque neuroetológico utilizado en nuestros experimentos tiene la ventaja de que estudia al animal enfrentándose a problemas similares a los que debe resolver en condiciones naturales como es la detección, identificación y captura de la presa. Al fin y al cabo, el cerebro de las lagartijas ha evolucionado para realizar de forma eficaz este tipo de tareas y es en este contexto donde su función adquiere verdadero significado.



6.4.3. Efecto de las lesiones en el comportamiento de exploración

El comportamiento de exploración de los animales lesionados en el ADVR y el de los controles fue similar al descrito en trabajos previos con lagartijas normales de la misma especie (Gómez *et al.*, 1993). Como ocurría con los animales lesionados en el ADVR y con los controles, las lagartijas normales exploran más cuando las introduces en un terrario nuevo que cuando las devuelves a su propio terrario. Comparando nuestros resultados con los de Gómez *et al.* (1993, Fig. 2) observamos que los valores medios del número de lengüetazos en el grupo control y en el grupo de animales lesionados en el ADVR fueron del mismo orden que los descritos para lagartijas normales.

Los resultados del grupo lesionado en el pedúnculo olfativo son muy diferentes, ya que en estos animales la tasa de lengüetazos fue baja en las dos pruebas y no se incrementó en el terrario nuevo respecto al terrario propio. Graves y Halpern (1990) observaron un efecto similar en lagartos de la especie *Chalcides ocellatus* a los que habían suturado con adhesivo quirúrgico la fenestra vomeronasal. Los lagartos avómicos exhibían una tasa de lengüetazos más baja que los animales con órganos vomeronasales funcionales y no incrementaban la tasa de lengüetazos cuando los introducían en un ambiente nuevo. Experimentos con serpientes obtienen resultados similares (Graves y Duvall, 1985). Estos resultados demuestran que un órgano vomeronasal funcional es necesario para que se produzca un incremento en la tasa de lengüetazos en un ambiente nuevo y, por tanto, los resultados de nuestros experimentos con lesiones del pedúnculo olfativo son probablemente debidos a que hemos interrumpido el acceso de la información vomerolfativa al cerebro de estos animales. Según Graves y Halpern (1990) los animales avómicos incrementaban la tasa de movimiento en el ambiente nuevo con respecto a su terrario y, en base a estos resultados, sugieren que la detección de estímulos nuevos y el comportamiento exploratorio asociado no requieren de un órgano vomeronasal funcional. Sin embargo, sus resultados no parecen apoyar este incremento en la tasa de movimiento. De hecho, la tasa de movimiento de sus animales avómicos en el terrario nuevo es prácticamente indistinguible de la del terrario propio y es similar a la que exhiben los animales del grupo control en su terrario (Graves y Halpern, 1990, Fig. 2). Esto coincide con los resultados de nuestros experimentos, ya que en los animales con lesiones del pedúnculo olfativo el número de lengüetazos y el tiempo moviéndose en los dos terrarios fueron del mismo orden. Estos resultados sugieren que el sistema

vomerolfativo es el responsable del incremento en la exploración (lengüetazos + movimientos) que se produce al introducir un lagarto en un terrario nuevo. Puesto que en estos experimentos se utilizan terrarios nuevos idénticos visualmente a los que ocupa el animal, sería la presencia o probablemente la ausencia de determinados estímulos químicos detectados por el órgano vomeronasal lo que desencadenaría el comportamiento exploratorio. Con un diseño experimental diferente, por ejemplo introduciendo al animal en ambientes visualmente muy distintos al de su terrario, se podría investigar si otras condiciones pueden desencadenar el comportamiento de exploración en ausencia de un sistema vomeronasal funcional.

Referencias

- Alving, W.R., & Kardong, K.V. (1996). The role of the vomeronasal organ in rattlesnake (*Crotalus viridis oreganus*) predatory behavior. *Brain, Behavior and Evolution*, **48**, 165-172.
- Bass, A.H. (1977). Effects of lesions of the optic tectum on the ability of turtles to locate food stimuli. *Brain, Behavior and Evolution*, **14**, 251-260.
- Bass, A.H., Pritz, M.B., & Northcutt, R.G. (1973). Effects of telencephalic and tectal ablations on visual behavior in the side-necked turtle, *Podocnemis unifilis*. *Brain Research*, **55**, 455-460.
- Beck, O.J., Wilske, J., Schonberger, J.L., & Gorisch, W. (1979). Tissue changes following application of lasers to the rabbit brain. *Neurosurg. Rev.*, **1**, 31-36.
- Blau, A., & Powers, A.S. (1989). Discrimination learning in turtles after lesions of the dorsal cortex or basal forebrain. *Psychobiology*, **17**, 445-449.
- Boggan, J.E., Edwards, M.S.B., Davis, R.L., Bolger, C.A., & Martin, N. (1982). Comparison of the brain tissue response in rats to injury by argon and carbon dioxide lasers. *Neurosurgery*, **11**, 609-616.
- Braith, S.E. (1987). Motor functions of the caiman basal ganglia. *Soc. Neurosci. Abstracts*, **13**, 978.
- Burghardt, G.M., & Pruitt, C.H. (1975). Role of the tongue and senses in feeding of naive and experienced garter snakes. *Physiology & Behavior*, **14**, 185-194.
- Burghardt, G.M., Allen, B.A., & Frank, H. (1986). Exploratory tongue flicking by green iguanas in laboratory and field. En D. Duvall, D. Müller-Schwarze & R.M. Silverstein (Eds.), *Chemical Signals in Vertebrates, vol. 4: Ecology, Evolution, and Comparative Biology* (pp. 305-321). New York: Plenum Press.
- Chou, L.M., Leong, C.F., & Choo, B.L. (1988). The role of optic, auditory and olfactory senses in prey hunting, by two species of geckos. *Journal of Herpetology*, **22**, 349-351.
- Cranney, J., & Powers, A.S. (1983). The effects of core nucleus and cortical lesions in turtles on reversal and dimensional shifting. *Physiological Psychology*, **11**, 103-111.
- Damasio, H., Grabowski, T., Frank, R., Galaburda, A.M., & Damasio, A.R. (1994). The return of Phineas Gage: clues about the brain from the skull of a famous patient. *Science*, **264**, 1102-1105.
- Diebschlag, E. (1938). Beobachtungen und Versuche an intakten und grosshirnlosen Eideschsen und Ringelnattern. *Zool. Anz.*, **124**, 30-40.
- Eggert, H.R., Kiessling, M., & Kleihues, P. (1985). Time course and spatial distribution of Neodymium:Yttrium-Aluminum-Garnet (Nd:YAG) laser-induced lesions in the rat brain. *Neurosurgery*, **16**, 443-448.
- Ewert, J.-P. (1980). *Neuroethology: An Introduction to the Neurophysiological Fundamentals of Behavior*. Berlin: Springer-Verlag.
- Farragher, K., & Crews, D. (1979). The role of the basal hypothalamus in the regulation of reproductive behavior in the lizard, *Anolis carolinensis*: Lesion studies. *Hormones and Behavior*, **13**, 185-206.

- Font, E., & Schwartz, J.M. (1989). Ketamine as an anesthetic for some squamate reptiles. *Copeia*, **1989**, 484-486.
- Goldby, F. (1937). An experimental investigation of the cerebral hemispheres of *Lacerta viridis*. *Journal of Anatomy, London*, **71**, 332-355.
- Goldman, L., & Rockwell, R.J. (1971). *Lasers in Medicine*. New York: Gordon and Breach Science Publishers.
- Gómez, A., Font, E., & Desfilis, E. (1993). Chemoreception in the Lacertidae: Exploration and conspecific discrimination in the Spanish wall lizard, *Podarcis hispanica*. En E.D. Valakos, W. Böme, V. Pérez-Mellado & P. Maragou (Eds.), *Lacertids of the Mediterranean Basin* (pp. 213-230). Athens: Hellenic Zoological Society.
- González, B. (1987). Estudio en microscopia electrónica de las lesiones inducidas con rayo láser en el sistema nervioso central. Tesis doctoral, Universidad Autónoma de Barcelona, Barcelona.
- Graves, B.M., & Duvall, D. (1985). Avomnic prairie rattlesnakes (*Crotalus viridis*) fail to attack rodent prey. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **67**, 161-166.
- Graves, B.M., & Halpern, M. (1990). Roles of vomeronasal organ chemoreception in tongue flicking, exploratory and feeding behaviour of the lizard, *Chalcides ocellatus*. *Animal Behaviour*, **39**, 692-698.
- Greenberg, N. (1977). A neuroethological study of display behavior in the lizard *Anolis carolinensis* (Reptilia, Lacertilia, Iguanidae). *American Zoologist*, **17**, 191-201.
- Greenberg, N. (1985). Exploratory behavior and stress in the lizard, *Anolis carolinensis*. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **70**, 89-102.
- Greenberg, N., MacLean, P.D., & Ferguson, J.L. (1979). Role of the paleostriatum in species-typical display behavior of the lizard (*Anolis carolinensis*). *Brain Research*, **172**, 229-241.
- Greenberg, N., Scott, M., & Crews, D. (1984). Role of the amygdala in the reproductive and aggressive behavior of the lizard, *Anolis carolinensis*. *Physiology & Behavior*, **32**, 147-151.
- Grisham, W., & Powers, A.S. (1989). Function of the dorsal and medial cortex of turtles in learning. *Behavioral Neuroscience*, **103**, 991-997.
- Grisham, W., & Powers, A.S. (1990). Effects of dorsal and medial cortex lesions on reversals in turtles. *Physiology & Behavior*, **47**, 43-49.
- Grobstein, P. (1990). Strategies for analyzing complex organization in the nervous system. 1. Lesion experiments, the old rediscovered. En E. Schwartz (Ed.), *Computational Neuroscience* (pp. 19-37). Cambridge, Massachusetts: MIT Press.
- Halpern, M., & Frumin, N. (1979). Roles of the vomeronasal and olfactory systems in prey attack and feeding in adult garter snakes. *Physiology & Behavior*, **22**, 1183-1189.
- Hertzler, D.R., & Hayes, W.N. (1967). Cortical and tectal function in visually guided behavior of turtles. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **63**, 444-447.
- Humason, G.L. (1979). *Animal Tissue Techniques*. San Francisco: W.H. Freeman & Co.

- Ivazov, N.I. (1982). The role of the hippocampal cortex and the dorsal ventricular ridge in conditioned activity of lizards *Ophisaurus apodus*. *Zh. Vyssh. Nerv. Deiat.*, **32**, 86-93.
- Izquierdo, I., & Medina, J.H. (1998). On brain lesions, the milkman and Sigmunda. *Trends in Neurosciences*, **21**, 423-426.
- Jäger, R. (1990). Visuomotor feeding perturbations after lateral telencephalic lesions in pigeons. *Behavioural Brain Research*, **40**, 73-80.
- Jäger, R., Arends, J.J.A., Schall, U., & Zeigler, H.P. (1992). The visual forebrain and eating in pigeons (*Columbia livia*). *Brain, Behavior and Evolution*, **39**, 153-168.
- Jain, K.K. (1983). *Handbook of Laser Neurosurgery*. Springfield, Illinois: C.C. Thomas.
- Jarrard, L.E. (1991). Use of ibotenic acid to selectively lesion brain structures. En *Methods in Neurosciences*, vol. 7 (pp. 58-70). New York: Academic Press.
- Kendrick, A.M., Rand, M.S., & Crews, D. (1995). Electrolytic lesions to the ventromedial hypothalamus abolish receptivity in female whiptail lizards, *Cnemidophorus uniparens*. *Brain Research*, **680**, 226-228.
- King, B.M. (1991). Comparison of electrolytic and radio-frequency lesion methods. En *Methods in Neurosciences*, vol. 7 (pp. 90-97). New York: Academic Press.
- Kingston, P.A., & Crews, D. (1994). Effects of hypothalamic lesions on courtship and copulatory behavior in sexual and unisexual whiptail lizards. *Brain Research*, **643**, 349-351.
- Macphail, E.M. (1982). *Brain and Intelligence in Vertebrates*. Oxford: Clarendon Press.
- Macphail, E.M. (1993). *The Neuroscience of Animal Intelligence: From the Seahare to the Seahorse*. New York: Columbia University Press.
- Moran, A., Wojcik, L., Cangiane, L., & Powers, A.S. (1998). Dorsal cortex lesions impair habituation in turtles (*Chrysemys picta*). *Brain, Behavior and Evolution*, **51**, 40-47.
- Morlock, H.C. (1972). Behavior following ablation of the dorsal cortex of turtles. *Brain, Behavior and Evolution*, **5**, 256-263.
- Northcutt, R.G. (1967). Architectonic studies of the telencephalon of *Iguana iguana*. *Journal of Comparative Neurology*, **130**, 109-148.
- Olton, D.S. (1991). Experimental strategies to identify the neurobiological bases of memory: Lesions. En *Learning and Memory: A Biological View* (pp. 441-466). New York: Academic Press.
- Perria, C., Borzone, M., Guiducci, G., & Davini, V. (1979). The CO₂ laser beam in the surgical treatment of cerebral tumours. *J. Neurosurg. Sci.*, **23**, 125-128.
- Peterson, E. (1980). Behavioral studies of telencephalic function in reptiles. En S.O.E. Ebbesson (Ed.), *Comparative Neurology of the Telencephalon* (pp. 343-388). New York: Plenum Press.
- Powers, A.S. (1990). Brain mechanisms of learning in reptiles. En R.P. Kesner & D.S. Olton (Eds.), *Neurobiology of Comparative Cognition* (pp. 157-177). Hillsdale, New Jersey: Erlbaum Press.

- Powers, A.S., & Frank, R. (1983). The effects of lesions of nucleus rotundus on visual intensity difference thresholds in turtles (*Chrysemys picta*). *Brain Research*, **264**, 47-55.
- Powers, S.K., Edwards, M.S.B., Boggan, J.E., Pitts, L.H., Gutin, P.H., Hosobuchi, Y., Adams, J.E., & Wilson, C.B. (1984). Use of the argon surgical laser in neurosurgery. *J. Neurosurg.*, **60**, 523-530.
- Reiner, A.J., & Powers, A.S. (1978). Intensity and pattern discrimination in turtles after lesions of nucleus rotundus. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **92**, 1156-1168.
- Reiner, A., & Powers, A.S. (1980). The effects of extensive forebrain lesions on visual discriminative performance in turtles (*Chrysemys picta picta*). *Brain Research*, **192**, 327-337.
- Reiner, A., & Powers, A.S. (1983). The effects of lesions of telencephalic visual structures on visual discriminative performance in turtles (*Chrysemys picta picta*). *Journal of Comparative Neurology*, **218**, 1-24.
- Saunders, M.L., Young, H.F., Becker, D.P., Greenberg, R.P., Newlon, P.G., Corales, R.L., Ham, W.T., & Povlishock, J.T. (1980). The use of the laser in neurological surgery. *Surg. Neurol.*, **14**, 1-10.
- Scoville, W.B., & Milner, B. (1957). Loss of recent memory after bilateral hippocampal lesions. *Journal of Neurology, Neurosurgery and Psychiatry*, **20**, 11-21.
- Siegel, R., & Castellan, N.J., Jr. (1988). *Nonparametric Statistics for the Behavioral Sciences*, 2nd ed. New York: McGraw-Hill.
- Singh, D. (1975). Experimental ablation. En D. Singh & D.D. Avery (Eds.), *Physiological Techniques in Behavioral Research* (pp. 45-67). Monterey, California: Brooks/Cole.
- Stellar, S., Polanyi, T.G., & Bredemeier, H.C. (1970). Experimental studies with the carbon dioxide laser as a neurosurgical instrument. *Med. Biol. Eng.*, **8**, 549-558.
- Stone, A., & Holtzman, D.A. (1996). Feeding responses in young boa constrictors are mediated by the vomeronasal system. *Animal Behaviour*, **52**, 949-955.
- Switzer, R.C. (1991). Strategies for assessing neurotoxicity. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, **15**, 89-93.
- Tarr, R.S. (1977). Role of the amygdala in the intraspecies aggressive behavior of the iguanid lizard, *Sceloporus occidentalis*. *Physiology & Behavior*, **18**, 1153-1158.
- ten Cate, J. (1937). Physiologie des Zentralnervensystems der Reptilien. *Ergeb. Biol.*, **14**, 225-279.
- Thompson, R.F., & Robinson, D.N. (1979). Physiological psychology. En E. Hearst (Ed.), *The First Century of Experimental Psychology* (pp. 407-457). Hillsdale, New Jersey: Erlbaum.
- Wheeler, J.M., & Crews, D. (1978). The role of the anterior hypothalamus-preoptic area in the regulation of male reproductive behavior in the lizard, *Anolis carolinensis*: Lesion studies. *Hormones and Behavior*, **11**, 42-60.
- Wolbarsht, M.L. (Ed.). (1974). *Laser Applications in Medicine and Biology*. New York: Plenum Press.

7. EPÍLOGO Y CONCLUSIONES.

7.1. Epílogo

El conjunto de los resultados de este estudio demuestra que el comportamiento depredador de la lagartija ibérica, *Podarcis hispanica*, posee una mayor complejidad de lo que algunos trabajos previos sugerían (Arnold, 1987; Avery, 1966). El comportamiento depredador de las lagartijas depende de un conjunto de factores tanto externos como internos al animal que interaccionan de forma compleja. Por una parte, hemos observado que la secuencia de comportamientos que intervienen en un acto de depredación es más compleja cuando la lagartija se enfrenta a una presa que no había comido antes (capítulo 2). Por otra parte, las lagartijas responden a distintos estímulos de las presas en función de algunas características de las mismas y de la experiencia previa del animal con cada tipo concreto de presa (capítulo 3). En cualquier caso, los estímulos visuales y, en concreto el movimiento, son muy importantes en la detección y el reconocimiento de la presa. Las lagartijas son capaces de reconocer y atacar a la presa basándose exclusivamente en estímulos de tipo visual y los estímulos químicos parecen tener un papel secundario (capítulo 4). Estos resultados contrastan con el escenario esbozado por estudios anteriores que consideran a los lacértidos como animales fundamentalmente quimiosensoriales y proponen que estos lagartos utilizarían los estímulos químicos de las presas para su detección y reconocimiento. Estas afirmaciones se basan en el hecho de que los lacértidos, incluyendo *P. hispanica*, son capaces de discriminar olores de presa de otros olores en experimentos con hisopos. Sin embargo, la capacidad para hacer una discriminación no significa necesariamente que los animales la utilicen habitualmente. Para una especie generalista como *P. hispanica* que se alimenta de una gran variedad de pequeños artrópodos es más útil un sistema de reconocimiento basado en estímulos visuales como el tamaño y el movimiento. En su hábitat natural, para una lagartija cualquier objeto en movimiento que se encuentre dentro de unos límites de tamaño (inferior y superior) puede ser una presa potencial. En estas condiciones, un sistema de reconocimiento básico del patrón general de las presas, que responda a aspectos como tamaño y movimiento, puede ser suficiente para desencadenar el ataque depredador de la lagartija. Sin embargo, en ciertas condiciones las lagartijas exploraron quimiosensorialmente a las presas antes de atacarlas. Esto lo hemos observado fundamentalmente ante presas nuevas y de escasa movilidad,

posiblemente debido a que existe un umbral de movimiento por debajo del cual el estímulo visual es insuficiente para desencadenar el ataque y otras modalidades sensoriales adquieren relevancia.

Además de este sistema básico de reconocimiento visual, nuestros resultados sugieren que podría existir un sistema de reconocimiento visual más fino que permitiría a la lagartija identificar de forma bastante exacta el tipo concreto de presa al que se enfrenta. Este sistema de reconocimiento depende de la experiencia previa del animal con las presas y probablemente evalúa aspectos de las mismas que aportan una mayor capacidad discriminativa como el patrón de movimiento, las proporciones corporales, la coloración...

Los resultados de lesiones del área telencefálica que recibe proyecciones del núcleo colotalámico visual sugieren que esta área podría formar parte de un "sistema de reconocimiento fino de la presa". Las lagartijas lesionadas reconocen a la presa como tal, pero no la identifican con el tipo particular de presa con el que están familiarizadas. Esto sugiere que en estos animales puede haber un déficit en la integración de estímulos externos relacionados con la presa y factores internos relacionados con el aprendizaje de las características propias de ese tipo particular de presa.

7.2. Conclusiones

Hemos realizado un estudio neuroetológico del comportamiento depredador de la lagartija ibérica, *Podarcis hispanica*. Para ello hemos empezado estudiando el comportamiento depredador de los animales y los estímulos implicados en el control de ese comportamiento. En una segunda fase hemos investigado por medio de técnicas de trazado de conexiones áreas sensoriales telencefálicas que pudieran estar implicadas en el procesamiento e integración de aquellos estímulos relevantes en el contexto del comportamiento depredador. Por último hemos evaluado por medio de lesiones restringidas la posible implicación de estas áreas en el control del comportamiento depredador de las lagartijas. Las conclusiones de estas investigaciones son las siguientes:

1. El comportamiento depredador de las lagartijas puede dividirse en 21 pautas de comportamiento agrupadas en las siguientes categorías funcionales: ataque a la presa, manipulación e ingestión de la presa, aseo y forrajeo.

2. Las secuencias en las que se presentan estas pautas de comportamiento difieren en función de la experiencia previa de la lagartija con la presa, siendo más complejas cuando la lagartija se enfrenta a presas con las que no ha tenido experiencia. Además, la experiencia con un tipo de presa hace que disminuyan la latencia al ataque y el número de lengüetazos dirigidos a esa presa.

3. Las lagartijas varían su comportamiento de ataque en función del tipo de presa al que se enfrentan. Nuestro estudio demuestra la importancia del movimiento de la presa como estímulo desencadenador del ataque depredador en la lagartija ibérica.

4. Los estímulos visuales de la presa son capaces de desencadenar el ataque depredador en ausencia de estímulos químicos de presa, pero el número de ataques es mayor cuando además del estímulo visual está presente el estímulo químico lo que sugiere que ambas modalidades sensoriales pueden actuar sinérgicamente.

5. Las modalidades sensoriales que utilizan las lagartijas durante la depredación son dependientes del contexto y la importancia relativa de las distintas modalidades sensoriales puede variar en función de la experiencia previa de las lagartijas con la presa.

6. Hemos caracterizado los distintos núcleos que componen el tálamo dorsal de *Podarcis hispanica* por medio de un estudio citoarquitectónico y hodológico. En el tálamo dorsal de esta especie, como en el de otros reptiles, se distinguen dos subdivisiones: tálamo anterior o lemnotalamo y tálamo posterior o colotalamo.

7. Los núcleos del lemnotalamo y colotalamo difieren en la organización de sus conexiones. Los núcleos lemnotalámicos reciben conexiones de múltiples áreas distribuidas a lo largo del eje neural y en ellos converge información de varias modalidades sensoriales. En contraste, los núcleos del colotalamo reciben aferencias

más restringidas que son características de cada núcleo y que proceden de áreas de relevo de una modalidad sensorial diferente en cada caso.

8. Hemos identificado las áreas telencefálicas que reciben información sensorial por medio del estudio de las aferencias al telencéfalo desde los distintos núcleos sensoriales talámicos. El núcleo dorsolateral anterior es el único núcleo talámico que proyecta a áreas corticales y es, por tanto, la principal fuente de información sensorial no olfativa al cortex de las lagartijas. En cambio, el núcleo dorsomedial anterior proyecta fundamentalmente al estriado y a la cresta ventricular dorsal posterior. La cresta ventricular dorsal anterior (ADVR) recibe proyecciones de núcleos sensoriales específicos del colotálamo que terminan en subzonas discretas dentro de este área telencefálica. La vía visual termina fundamentalmente en la zona rostrolateral, la vía somatosensorial termina en una zona intermedia y caudal, y por último la vía auditiva termina en la zona más medial del ADVR. En nuestro estudio hemos detectado cierto grado de solapamiento en estas zonas, que afecta sobre todo a la zona intermedia del ADVR donde podría converger información de las tres modalidades sensoriales. Esta es la primera descripción de la distribución de las distintas aferencias sensoriales tálamicas al ADVR en una especie del grupo de reptiles Squamata.

9. Por último, hemos realizado lesiones en la zona visual del ADVR, así como secciones del pedúnculo olfativo y hemos evaluado el efecto de dichas lesiones sobre el comportamiento depredador y el comportamiento de exploración de *Podarcis hispanica*. El comportamiento depredador de las lagartijas lesionadas en el ADVR es similar al observado en lagartijas normales cuando se enfrentan a una presa con la que no tienen experiencia, lo que sugiere que el ADVR visual podría estar implicado en la identificación del tipo de presa. Sin embargo el comportamiento de exploración de estos animales lesionados en el ADVR es aparentemente normal. Las lagartijas con secciones del pedúnculo olfativo exhiben un comportamiento depredador prácticamente normal, pero en cambio su comportamiento exploratorio difiere del que exhiben las lagartijas normales.

8. ANEXOS

Anexo 8.1. Inyecciones en tálamo

#	sexo	LCC((mm)	peso(gr)	trazador	tsup	Coordenadas	Lugar de inyección	Observaciones
97	h		2,0	HRP	7d	800p/300i/1500	Rot lat/Pc	
129	m	477	2,5	PHAL	14d	500p/300i/1600	Dla v/Dma/Mt/Hyp	
148	m	600	4,9	PHAL	11d	300p/600i/1500	Gld	
159	h	499	2,3	BDA	13d	500p/300i/1600	Ena/VI/Hyp lat	
166	m	544	2,8	BDA	12d	700p/400i/1600	Lt/Ncp	
171	h	555	3,7	BDA	12d	100a/200i/1600	Mt/Vm/Rot/MC/Dla	
180	m	522	3,0	BDA	11d	300a/150i/1600	Vm/Dlh/Dla	
180	m	522	3,0	RDA	11d	200a/300i/1500	Vm/Dlh	
181	m	477	2,6	BDA	11d	200a/200i/1600	Rot/Dla	
185	m	511	2,7	RDA	15d	250a/150i/1450	-	BDA en CD
186	m	533	2,8	BDA	14d	200a/200i/1500	Gld/pRot/Dla	FDA en ADVR
188	m	488	2,3	BDA	13d	200a/200i/1500	Dla/Rot dl/pRot	RDA en ADVR
191	m	544	3,6	FDA	13d	200a/500d/1600	Gld	BDA en ADVR
192	m	566	4,9	BDA	12d	350a/250i/1600	VI	FDA en ADVR
193	m	511	3,3	BDA	13d	300a/100d/1600	Dma	
194	h	422	2,1	PHAL	18d	300a/200d/1600	Hyp lat	BDA en ADVR
196	h	511	2,8	PHAL	14d	300a/200d/1550	Hyp	BDA en ADVR
197	m	499		BDA	14d	500p/600d/1500	Glv	FDA en ADVR
204	m	522	4,2	BDA	15d	200a/100i/1650	Dla v	
205	h	466	2,7	BDA	15d	200a/200d/1500	Dla v/Rot av/Mp	
206	m	477	2,6	BDA	12d	200a/150d/1700	Hyp dorsal	Muy pequeña
207	h	477	2,1	BDA	12d	200a/400d/1500	Mp/Mt/Rot	
208	m	588	3,3	HRP	10d	200a/150d/1600	Rot/Dma/Mp	BDA en ADVR
209	m	444	2,2	BDA	12d	200a/100d/1700	DA/Dma v/Dla v	
210	h	511	2,2	BDA	11d	200a/400i/1500	pRot	
211	m	555	3,7	BDA	10d	200a/50d/1800	Dla v/Dma v	
213	h	522	2,7	BDA	12d	100a/100i/1600	Mp/Rot	
214	h	488	2,3	BDA	14d	200a/100i/1650	Hyp ant	
215	m	533	3,1	BDA	15d	300a/200i/1450	Dma a/DA/Hyp d	FDA/RDA en Ctx
221	m	499	2,2	BDA	13d	800p/50d/1600	Mp	
224	h	500	2,5	BDA	15d	200a/100i/1650	Dma/Rot	FDA/RDA en Ctx
228	h	488	2,1	BDA	15d	0/0/1600	Rot/Mt/Mp	
229	m	511	2,7	BDA	15d	300a/200i/1500	Hb/Dla d	
235	h	499	2,6	BDA	14d	250a/150d/1500	Hyp da/Dma	
236	m	533	3,6	BDA	13d	800p/100d/1600	Rot cm/Dma c	
250	m	533	3,4	BDA	14d	900p/50i/1650	Mt/Mp	
251	m	555	2,9	BDA	10d	250a/200d/1450	Rot dma/Dma/Hb/Dla m	
252	m	522	2,6	BDA	10d	200a/100i/1450	Rot md/Hb	
257	m	500	3,2	BDA	13d	250a/200i/1350	Dla c/Dma c/pRot/Gld	

Anexo 8.2. Inyecciones en telencéfalo

#	sexo	LCC(mm)	peso(gr)	trazador	tsup	Coordenadas	Lugar de inyección	Observaciones
151				BDA	2d	en superficie	MC/DMC/DC/ADVRc	
185	m	51	2,7	BDA	15d	1800a/700d/350	DC	RDA en tálamo
186	m	53	2,8	FDA	14d	1800a/800d/350	-	BDA en tálamo
188	m	48	2,3	RDA	13d	1400a/200i/400	ADVR	BDA en tálamo
190	h	53	2,8	BDA	14d	1800a/700i/350	ADVR rl/PT	
190	h	53	2,8	RDA	14d	300a/200d/1400	Ncpa	
191	m	54	3,6	BDA	13d	1900a/700i/400	DC/PT/ADVR rl	FDA en tálamo
192	m	56	4,9	FDA	12d	1900a/900d/400	-	BDA en tálamo
194	h	42	2,1	BDA	18d	1200a/500i/500	ADVR rcm/St d	PHAL en tálamo
195	m	45	2,3	BDA	13d	1700a/700d/400	ADVR rcl/St	
195	m	45	2,3	FDA	13d	1600a/450d/400	-	
196	h	51	2,8	BDA	14d	1450a/450i/400	ADVR cmv/St dc	PHAL en tálamo
197	m	49		FDA	14d	1000a/700i/500	-	BDA en tálamo
198				BDA	2d	en superficie	MC/DC/Sp/ADVR m	
201	m	51	3,2	BDA	15d	1800a/500d/400	ADVR rc/St/DC	
201	m	51	3,2	PHAL	15d	1900a/600d/400	DC	
215	m	53	3,1	FDA	15d	500a/100d/100	MC	
215	m	53	3,1	RDA	15d	2200a/1300d/100	DC	BDA en tálamo
218	m	53	3,4	BDA	12d	700a/100i/250	MC	
222	h	45	2,4	BDA	12d	1100a/100i/150	MC	
222	h	45	2,4	FDA	12d	1800a/900d/150 *	-	*+1800a/750i/150
224	h	50	2,5	RDA	15d	1800a/1250d/200*	DC	*+ 1700a/ / *
224	h	50	2,5	FDA	15d	1600a/100/100	MC	BDA en tálamo
226	m	40	1,5	BDA	12d	1000a/50i/100	MC/Sp d	
226	m	40	1,5	FDA	12d	1600a/800i/100	-	
9434	m	51	3,8	BDA	9d	1100a/700i/500	ADVR rl/PT	
9434	m	51	3,8	RDA	9d	500a/300i/400	Sp	
9436	m	48	2,6	BDA		900a/200i/200	MC/Sp/ADVR m	
9444	h	45	2,1	RDA	13d	600a/800i/400	ADVR rcm	
9449	m		2,9	BDA	12d	600a/500d/400	ADVR ccm	
9451	m	48	2,6	PHAL	14d	500a/400d/300	ADVR cm	
9453		45	2,4	BDA	14d	1200a/900i/200	ADVR cl	
9456			3,1	BDA		400a/900i/300	ADVR cl	
9462	m	52	3,8	BDA	14d	300a/1000i/300	ADVR cl/DC	
9462	m	52	3,8	PHAL	14d	400a/1100d/200	DC, PDVR	
9463	h	50	2,9	BDA	14d	400a/1100d/200	ADVR rcl	
9508			1,8	BDA	13d	200a/500i/400	ADVR cm	
94-1				BDA	2d	en superficie	DMC	
94-2				BDA		en superficie	DMC	

Anexo 8.3. Abreviaturas

ABC	avidin-biotin complex
Acc	nucleus accumbens
ADVR	anterior dorsal ventricular ridge
Alh	area lateralis hypothalami
Amc	nucleus centralis amygdalae
AT	area triangularis
Bca	bed nucleus of the commissura anterior
BDA	biotynilated dextran-amina
Bst	bed nucleus of the stria terminalis
ca	commissura anterior
CB	Calbindina D-28
Cer	cerebellum
Cm	corpus mamillare
cp	commissura posterior
cpa	commissura pallii anterior
CR	calretinina
DAB	diaminobenzidina
DC	dorsal cortex
Dla	nucleus dorsolateralis anterior
Dlh	nucleus dorsolateralis hypothalami
DLP	nucleus dorsolateralis posterior
Dma	nucleus dorsomedialis anterior
DMC	dorsomedial cortex
FDA	dextran fluoresceina
flm	fasciculus longitudinalis medialis
Gld	dorsal lateral geniculate nucleus
Glv	ventral lateral geniculate nucleus
Gc	griseum centrale
Gt	griseum tectalis
Hb	nuclei habenulae
HRP	horseradish peroxidase
LC	lateral cortex
LCC	longitud cabeza-cloaca
lfb	lateral forebrain bundle
Lm	nucleus lentiformis mesencephali
Lt	nucleus lentiformis thalami
Lte	nucleus lentiformis thalami pars extensa
Ltp	nucleus lentiformis thalami pars plicata

- LTTD lateral descending trigeminal nucleus
- MC medial cortex
- mfB medial forebrain bundle
- Mp nucleus medialis posterior
- Mt nucleus medialis thalami
- Ncp nucleus of the commissura posterior
- Nlot nucleus of the lateral olfactory tract
- NPY neuropéptido Y
- Nts nucleus tractus solitarii
- OT optic tectum
- otr optic tract
- Ov nucleus ovalis
- PB phosphate buffer (tampón fosfato)
- Pc nucleus posteroventralis
- PDVR posterior dorsal ventricular ridge
- Ph nucleus periventricularis hypothalami
- PHAL *Phaseolus vulgaris* leucoaglutinina
- Phg nucleus prepositus hypoglossi
- Prd nucleus preectalis dorsalis
- pRot perirrotundal belt (nuclei)
- Prv nucleus preectalis ventralis
- PV parvalbúmina
- Rai nucleus raphes inferior
- Ras nucleus raphes superior
- RDA dextran tetrametilrodamina
- Rot nucleus rotundus
- Sch nucleus supraquiasmático
- Sp septum
- St striatum
- TB Tris buffer (tampón tris)
- TSc nucleus centralis, torus semicircularis
- TSI nucleus laminaris, torus semicircularis
- t_{sup} tiempo de supervivencia
- Vedl nucleus vestibularis dorsolateralis
- VI nucleus ventrolateralis thalami
- Vm nucleus ventromedialis thalami
- Vmh nucleus ventromedialis hypothalami
- Vds nucleus of the descending trigeminal tract
- Vpr principal sensory trigeminal nucleus
- VTA ventral tegmental area



M. Ferrer
 Presidente

Josef Fontana
 El Secretario,

Reunido el Tribunal que suscribo, en el día de la fecha, acordó otorgar, por unanimidad, a esta Tesis doctoral de D. Este Desfilis Barceló la calificación de Sobralicite "cum laude" en València, a 30 de septiembre de 1995.

UNIVERSIDAD DE VALENCIA FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS