

# ESPECIES DE ESTUDIO: LAS LAGARTIJAS SERRANAS

Las lagartijas serranas (*Iberolacerta* sp.) son un grupo de 7 especies de lacértidos, exclusivos de la península ibérica, con una distribución alopátrica y asociada, en general, a roquedos de alta montaña. Desde un punto de vista zoogeográfico, se ha propuesto que la distribución actual es una consecuencia de una amplia distribución en el pasado, que se vio drásticamente reducida ante la competencia por parte de otras lagartijas del género *Podarcis*. También se postula un origen periglacial de la especie, pero se desconocen las características biogeográficas anteriores a la distribución actual (Pérez-Mellado 1997).

De la antigua consideración de *Lacerta monticola* como especie única en la Península, las poblaciones del Pirineo, antes consideradas subespecie (*L. m. bonnali*) fueron elevadas a rango específico (*Iberolacerta bonnali*, *I. aurelio*, *I. aranica*). Del resto de poblaciones, datos genéticos recientes (electroforesis de proteínas y ADN) confirman la diferenciación de tres especies diferentes: la lagartija cantábrica, *Iberolacerta monticola* (Serra de Estrella, en Portugal, Galicia y Cordillera Cantábrica), la lagartija carpetana, *I. cyreni* (Sierras de Guadarrama y Gredos), la lagartija de las batuecas, *I. matinezricai* (Peña de Francia) y la lagartija leonesa, *I. galani* (Montes de León) (Odierna et al. 1995; Arribas 1996, 1999a, b; Mayer y Arribas 1996; Arribas y Carranza 2004; Carranza et al. 2004).

En la presente Tesis Doctoral se realizan diversos estudios con individuos y poblaciones de la Sierra de Guadarrama (Madrid) de lagartija carpetana y con individuos de lagartija cantábrica de una población a nivel del mar en A Serra da Capelada (Galicia) (ver Cuadro 2).

## La lagartija carpetana

La lagartija carpetana es una especie típicamente ligada a roquedos de alta montaña con adaptaciones morfológicas para moverse por las rocas y refugiarse en grietas de rocas. En la Sierra de Guadarrama, utiliza canchales de rocas grandes, con matorrales como pioneros (*Cytisus oromediterraneus*) y enebro rastrero (*Juniperus communis*), y pastizales de *Festuca* sp. y otras hierbas. A nivel de selección de micro hábitat, evita los enebros y los pastizales, y prefiere los roquedos (Martín y Salvador, 1992, 1997a). En Guadarrama se han estimado densidades de población entre 220-328 ind./ha (Martín y Salvador, 1997a). Aunque las poblaciones de *I. cyreni* pueden alcanzar localmente densidades relativamente altas, están estrechamente correlacionadas con la presencia de un micro hábitat específico (canchales de rocas) (Martín y Salvador 1992, 1997a; Martín 1992). En la mayoría de las poblaciones aparece entre los 1.600 y 2.000 m. y en Guadarrama aparece por encima de los 1.760 m (Puerto de Cotos, Navacerrada), hasta las cumbres de Peñalara a 2.340 m (García-París et al. 1989a, b).

## Organización social y selección sexual

Es una especie poligínica en la que los machos adultos tienen territorios de tamaño variable que tratan de incrementar aumentando su tasa de movimientos para así acceder a un mayor número de hembras que son más sedentarias (Salvador et al. 2008). En Guadarrama y Gredos el tamaño del dominio vital de los machos varía entre 8,5-442 m<sup>2</sup>, solapando con una media de 13,7 machos vecinos, mientras que las hembras tienen dominios vitales de entre 2,6-679 m<sup>2</sup>, y los subadultos y juveniles entre 1,7 y 170 m<sup>2</sup> (Martín y Salvador 1997b; Aragón et al. 2004). El tamaño del territorio de los machos disminuye al finalizar la época de los apareamientos, debido a una reducción de la actividad y movimientos, y en los machos que han perdido la cola, debido a que reducen sus movimientos a microhabitats más seguros (Aragón et al. 2001a, b). Existe un alto solapamiento entre los dominios vitales de varios machos vecinos y los enfrentamientos agonísticos son frecuentes. Los machos adultos (típicamente con coloración dorsal verdosa-azulada) guardan a las hembras y defienden territorios, pero los más jóvenes (coloración parda) pueden adoptar una estrategia alternativa de satélite, siendo menos conspicuos, sin defender ningún territorio, y robando copulas en los territorios de otros machos (Salvador et al. 2008). Cuando la densidad de machos es alta pueden formarse jerarquías de dominancia, en la que los machos dominantes son los más grandes/viejos, pero dentro de machos de tamaño similar, es el tamaño relativo de la cabeza (empleada en las peleas) lo que determina su posición en la jerarquía (López et al. 2002; Aragón et al. 2004). El éxito reproductor de los machos depende de la búsqueda activa de hembras, es decir, de sus patrones de actividad, que, a su vez, depende de su condición física (Salvador et al. 2008).



**Imagen 8.** Macho (izquierda) y hembra (derecha) de lagartija carpetana (*Iberolacerta cyreni*) de la Sierra de Guadarrama (Madrid). Los machos presentan durante el celo una coloración dorsal verde azulada y ventral azulada, ocelos ventrales azules y producen secreciones céreas por los poros femorales (ver Imagen 9). Además, tienen cabezas proporcionalmente más grandes y un patrón más jaspeado que las hembras.



**Imagen 9.** Ocelos azules ventrales (a ambos lados) y secreciones cerasas (amarillas) en los poros femorales de un macho de lagartija carpetana (*I. cyreni*) de la Sierra de Guadarrama durante el período de celo.

Los machos adultos más grandes presentan durante el celo una coloración verdoso-azulada (ver Imagen 8) y un número variable de ocelos azules en las escamas ventrales exteriores (ver Imagen 5 y 9). Estos ocelos reflejan en el ultravioleta y, como en el caso de otras especies de lacértidos, son utilizados como señales intrasexuales (Arribas 2001; Thorpe y Richard 2001; Molina-Borja et al. 1998; López et al. 2004). Además, los machos son capaces de discriminar los excrementos o las secreciones femorales (señales químicas; ver Imagen 9) dejadas en el sustrato por otros machos vecinos, posiblemente a nivel de individuo, y de utilizar la información que les proporcionan para decidir su uso del espacio o su posición jerárquica (López et al. 1998; Aragón et al. 2000, 2001a, b, c, d; Martín

y López 2007). Las hembras también utilizan estas señales químicas para establecerse en territorios de machos de mayor calidad genética. Las hembras, sin embargo, no eligen las marcas químicas de los machos dominantes, sino de aquellos más viejos, en mejor condición corporal o de mayor calidad (más simétricos) o en mejor estado de salud (Martín y Salvador 1997b; Aragón et al. 2003, 2004; Martín y López 2000a,b, 2006a,b; López 2002; López y Martín 2002, 2003; López et al. 2002, 2003b, 2004). Además, aceptan las cópulas de estos machos con más facilidad que las de otros machos jóvenes o de menor calidad (López et al. 2003b).

## Actividad

El periodo anual de actividad está generalmente limitado por habitar altas montañas. En la Sierra de Guadarrama está activa de finales de marzo o abril hasta primeros de octubre (Pérez-Mellado 1982). Su actividad diaria es bimodal, pero con un periodo vespertino más reducido que puede llegar a desaparecer en verano. Los machos están más activos que las hembras, y la actividad general es mayor durante la época reproductiva cuando tienen lugar los apareamientos (Martín y Salvador 1995, 1997b; Aragón et al. 2001b, 2004). Los machos dominantes están más activos, lo que les supone una pérdida mayor de peso, mientras que los machos subordinados están menos activos para disminuir los costes de agresión de individuos dominantes (Martín y López 2000b; Aragón et al. 2004). Las primeras hembras con huevos oviductales aparecen en junio-julio y existe una única puesta anual que tiene lugar en julio-agosto, siendo el tamaño medio de puesta entre 5,4 huevos en Gredos, 7,2 en Bejar y entre 5 y 8 en Guadarrama.

## Depredación

Entre sus depredadores habituales se encuentran reptiles como la culebra lisa europea (*Coronella austriaca*; ver Imagen 2) y la víbora hocicuda (*Vipera latastei*). Entre las aves, probablemente sea depredada ocasionalmente por cuervos (*Corvus corax*), roqueros rojos (*Monticola saxatilis*) y alguna rapaz, como el Aguililla Calzada (*Hieraetus pennatus*) (Martín y López 1990; Martín 1992; Salvador y Veiga 2003). Dentro de los mamíferos, los jóvenes pueden ser presa ocasional del topillo nival (*Chionomys nivalis*), que también ocasionalmente atacan adultos para hacerles desprenderse de la cola de la que se alimentan (López et al. 2003a), y probablemente sea capturada por comadrejas (*Mustela nivea*). Como táctica de escape utiliza carreras cortas para esconderse en refugios (generalmente grietas de rocas o bajo arbustos) y como último recurso defensivo presenta autotomía en la cola (Martín 1992, 2001, 2002a, b). Diversos estudios experimentales han demostrado que las decisiones de escape son dependientes de la temperatura corporal, distancia al refugio y costes del uso de refugios (costes fisiológicos debidos a temperaturas bajas) (Carrascal et al. 1992; Martín 2002; Martín y López 2000c, 2003) y el tiempo pasado en los refugios depende del balance entre el nivel de riesgo de depredación y los costes fisiológicos y de pérdida de oportunidades para alimentarse o reproducirse (Martín y López 1999, 2001, 2003, 2004; Martín et al. 2003a, b; Cooper et al. 2003; Polo et al. 2005). Además se han descrito variaciones interindividuales en cuanto a la propensión a arriesgarse en situaciones de peligro, que podrían ser interpretadas como diferentes "personalidades" (López et al. 2005).

## La lagartija cantábrica

Aunque también se la considera una especie típicamente ligada a roquedos de alta montaña, en la Cordillera Cantábrica ocupa también rocas dentro de brezales y bosques caducifolios (Argüello y Salvador 1988; Moreira et al. 1998; Galán et al. 2007). Existen poblaciones a nivel del mar que aparecen ligadas a afloramientos rocosos y/o construcciones humanas en márgenes de ríos con ripisilva bien desarrollada, en tramos con pendientes del terreno acusadas, no encontrándose en puntos alejados del cauce del río (Galán 1999, 2007). Así, en Galicia y Asturias se encuentra tanto a baja altitud (50-90 m) como en bosques de montaña entre 650 y 1.550 m. (Braña 1984; Delibes y Salvador 1986; Galán y Fernández-Arias 1993; Galán 1999; Galán et al. 2007) llegando hasta casi los 2000 m en Serra da Estrela (Moreira et al. 1998). En la Cordillera Cantábrica se han estimado densidades de población medias de 52 ind./ha y máximas de 150 ind./ha (Delibes y Salvador, 1986), mientras que en Serra da Estrela varían entre 200-400 ind./ha en zonas bajas y 1.200 ind./ha en las zonas más altas (Moreira et al. 1998).

## Organización social y selección sexual

También es una especie poligínica y los machos adultos defienden territorios de tamaño variable, sin embargo el solapamiento parece menor que en la lagartija carpetana (Galán, datos no publicados). En Serra de Estrela el tamaño del dominio vital de los machos parece depender de la densidad de población, oscilando entre 90 y 200 m<sup>2</sup>, según

disminuye la densidad. El tamaño del territorio de los machos disminuye al finalizar la época de los apareamientos, debido a una reducción de la actividad y movimientos. (Moreira et al. 1998). Los enfrentamientos agonísticos entre machos son frecuentes y los machos adultos (típicamente con coloración dorsal verdosa) guardan a las hembras y defienden territorios (Moreira 2002; Moreira et al. 1998).



**Imagen 10.** Macho (izquierda) y hembra (derecha) de lagartija cantábrica (*Iberolacerta monticola*) de A Capelada (Galicia). Los machos presentan durante el celo una coloración dorsal y ventral verde intensa y ocelos ventrales y axilares azules. Detrás del macho puede observarse los territorios exteriores donde fueron mantenidos los individuos que participaron en los experimentos realizados para alguno de los capítulos de la presente Tesis Doctoral.

Los patrones de coloración están más desarrollados que en *I. cyreni*, lo cual sugiere que las señales visuales podrían ser más importantes en la comunicación sexual (Moreira 2002; Moreira et al. 1998; Galán 2008). Los machos adultos más viejos presentan durante el celo una intensa coloración verde y un número variable de ocelos azules en las escamas ventrales exteriores y en la zona axilar (Galán 2008; ver Imagen 3 y 10). Al igual que con la especie anterior, estos ocelos reflejan en el ultravioleta y podrían ser utilizados como señales intrasexuales (Arribas 2001; Thorpe and Richard 2001; Molina-Borja et al. 1998; López et al. 2004). Además, se sabe que los machos reconocen sus propias secreciones femorales de las de otros machos coespecíficos y que son capaces de percibir, a partir de estas señales químicas, el estatus de dominancia del otro macho para responder consecuentemente (Moreira et al 2006; Martín et al. 2007). Los machos más dominantes presentan una mayor concentración de hexadecanol en sus secreciones femorales, que también está correlacionado con una mayor respuesta inmune (Martín et al. 2007).



**Imagen 11.** Aunque la mayor parte de los machos de lagartija cantábrica presentan coloraciones dorsales y ventrales verdes, de intensidad variable, algunos machos de las poblaciones gallegas presentan una coloración ventral, y sobre todo gular, azulada (Galán 2006).

### Actividad

Aunque el periodo anual de actividad está generalmente limitado por habitar altas montañas, en zonas costeras de Galicia puede estar activa casi todo el año (Galán 1991). La actividad diaria es bimodal, pero con un periodo vespertino más reducido que puede llegar a desaparecer en verano. Los machos están más activos que las hembras, y la actividad general es mayor durante la época reproductiva cuando tienen lugar los apareamientos (Argüello y Salvador 1988). El periodo de apareamiento tiene lugar en Serra da Estrela entre mayo y junio, pero en Asturias y Galicia se adelanta a marzo y abril. Las primeras hembras con huevos oviductales aparecen en abril en las zonas costeras de Galicia. En Asturias, León, zonas costeras de Galicia y Serra de Estrela puede haber dos puestas, y no se descarta la existencia ocasional de una tercera (Rúa y Galán 2003).

### Depredación

Entre sus depredadores habituales se encuentran reptiles como la culebra lisa europea (*Coronella austriaca*) (Barbadillo et al. 1997; Galán 1991) y la víbora hocicuda (*Vipera seoanei*). Entre las aves, probablemente sea depredada ocasionalmente por cuervos (*Corvus corax*), conejas (*Corvus corone*), urracas (*Pica pica*), alcaudones dorsirojos (*Lanius collurio*), y alguna rapaz, como cernícalos (*Falco tinnunculus*) o el busardo ratonero (*Buteo buteo*) (Martín y López 1990). Las tácticas de escape y estrategias antidepredadoras no han sido estudiadas, pero seguramente son similares a las de *I. cyreni* ■

## Cuadro 2: Áreas de estudio



La caracterización del hábitat, observaciones comportamentales y captura de las lagartijas carpetanas se realizaron en diversos canchales de montaña de la Sierra de Guadarrama (Madrid), siempre por encima de los 1800 m. Este hábitat se caracteriza por la presencia de numerosos bloques de granito salpicados de matorrales de *Cytisus oromediteraneus* y *Juniperus communis* y rodeados de pinares (*Pinus sylvestris*).



Se escogió una población al nivel del mar, en A Serra da Capelada (San Andrés de Teixido, Galicia), para la captura, obsevación y caracterización del hábitat de la lagartija cantábrica. Las lagartijas se encontraban asociadas a grandes bloques de granito rodeados de abundante vegetación herbácea, matorrales de *Cytisus scoparius*, *Ulex europaeus* o *Rubus* sp.

## REFERENCIAS

- Alberts AC. 1992. Constraints on the design of chemical communication systems in terrestrial vertebrates. *Am Nat* 139:S62-S89.
- Alberts AC, Werner DI. 1993. Chemical recognition of unfamiliar conspecifics by green iguanas: functional significance of different signal components. *Anim Behav* 46:197-199.
- Alexander RA. 1962. Evolutionary change in cricket acoustical communication. *Evolution* 16:443-467
- Andersson M. 1994. Sexual Selection. New Jersey: Princeton Univ. Press.
- Aragón P, López P, Martín J. 2001a. Chemosensory discrimination of familiar and unfamiliar conspecifics by lizards: implications of field spatial relationships between males. *Behav Ecol Sociobiol* 50:128-133.
- Aragón P, López P, Martín J. 2001b. Seasonal changes in activity and spatial and social relationships of the Iberian rock-lizard *Lacerta monticola*. *Can J Zool* 79:1965-1971.
- Aragón P, López P, Martín J. 2003. Differential avoidance responses to chemical cues from familiar and unfamiliar conspecifics by male iberian rock-lizards (*Lacerta monticola*). *J Herpetol* 37:583-585.
- Aragón P, López P, Martín J. 2004. The ontogeny of spatio-temporal tactics and social relationships of adult male iberian rock lizards, *Lacerta monticola*. *Ethology* 110:1001-1019.
- Arguello JA, Salvador A. 1988. Actividad, selección de hábitat y temperaturas corporales de *Lacerta monticola* en una localidad de la Cordillera Cantábrica (Sauria, Lacertidae). *Rev Esp Herpetol* 3:29-40.
- Arnold SJ, Duvall D. 1994. Animal mating systems: a synthesis based on selection theory. *Am Nat* 143:317-348.
- Arribas OJ. 1996. Taxonomic revision of the Iberian '*Archaeolacertae*' 1.: a new interpretation of the geographical variation of '*Lacerta*' *monticola* Boulenger, 1905 and '*Lacerta*' *cyreni* Muller & Hellmich, 1937 (Squamata: Sauria: Lacertidae). *Herpetozoa* 9:31-56.
- Arribas OJ. 1999a. New data on the Peña de Francia mountain lizard '*Lacerta*' *cyreni-martinezricai* Arribas, 1996 (Squamata: Lacertidae). *Herpetozoa*, 12: 119-128.
- Arribas OJ. 1999b. Phylogeny and relationships of the mountain lizards of Europe and Near East (*Archaeolacerta* Mertens, 1921, sensu lato) and their relationships among the Eurasian lacertid radiation. *Russian J Herpetol* 6:1-22.
- Arribas OJ. 2001. Diseños en la banda del ultravioleta en algunos lacértidos europeos: datos preliminares. *Bol Asoc Herp Esp* 13:35-38.
- Aydin A, Pearce JM. 1997. Some determinants of response summation. *Anim Learn Behav* 25:108-121.
- Backwell PRY, Christy JH, Telford SR, Jennions MD, Passmore NI. 2000. Dishonest signalling in a fiddler crab. *Proc R Soc Lond B* 267:719-724.
- Backwell PRY, Passmore NI. 1996. Time constraints and multiple choice criteria in the sampling behaviour and mate choice of the fiddler crab, *Uca annulipes*. *Behav Ecol Sociobiol* 38:407-416.
- Badyaev AV, Etges WJ, Faust JD, Martin TE. 1998. Fitness correlates of spur length and spur asymmetry in male wild turkeys. *J Anim Ecol* 67:845-852.
- Badyaev AV, Hill, GE, Dunn PO, Glen JC. 2001. Plumage color as a composite trait: developmental and functional integration of sexual ornamentation. *Am Nat* 158:221-235.
- Baird TA, Fox SF, McCoy JK. 1997. Population differences in the roles of size and coloration in intra- and intersexual selection in the collared lizard, *Crotaphytus collaris*: influence of habitat and social organization. *Behav Ecol* 8:506-517.
- Ballentine B. 2006. Morphological adaptation influences the evolution of a mating signal. *Evolution* 60:1936-1944.

- Balmford A, Rosser AM, Albon SD. 1992. Correlates of female choice in resource-defending antelope. *Behav Ecol Sociobiol* 31:107-114.
- Barbadillo LJ, Valdemoro DG, Sanchez-Herraiz MJ. 1997. *Coronella austriaca* melánica depredando sobre *Lacerta monticola cantabrica* en el norte de la Península Ibérica (Burbia, Leon). *Bol Asoc Herp Esp* 8:31-33.
- Barlow GW. 1977. Modal action patterns, in How Animals Communicate. Sebeok TA. (editor) Indiana: Indiana University Press
- Bart J, Earnst SL. 1999. Relative importance of male and territory quality in pairing success of male rock ptarmigan (*Lagopus mutus*). *Behav Ecol Sociobiol* 45:355-359.
- Basolo AL. 1990. Female preference predates the evolution of the sword in swordtail fish. *Science* 250:808-810.
- Basolo AL. 1995a. A further examination of a pre-existing bias favouring a sword in the genus *Xiphophorus*. *Anim Behav* 50:365-375.
- Basolo AL. 1995b. Phylogenetic evidence for the role of a pre-existing bias in sexual selection. *Proc R Soc Lond B* 259:307-311.
- Bateman AJ. 1948. Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity* 2:349-368.
- Bengtsson BO, Löfstedt C. 2007. Direct and indirect selection in moth pheromone evolution: population genetical simulations of asymmetric sexual interactions. *Biol J Linn Soc* 90:116-123.
- Bennett PM, Owens IPF. 2002. Evolutionary Ecology of Birds. Oxford: Oxford Univ. Press.
- Berglund A, Bisazza A, Pilastro A. 1996. Armaments and ornaments: an evolutionary explanation of traits of dual utility. *Biol J Linn Soc* 58:385-399.
- Birkhead TR, Fletcher F, Pellatt EJ. 1998. Sexual selection in the zebra finch *Taeniopygia guttata*: condition, sex traits and immune capacity. *Behav Ecol Sociobiol* 44:179-191.
- Boncoraglio G, Saino N. 2007. Habitat structure and the evolution of bird song: a meta-analysis of the evidence for the acoustic adaptation hypothesis. *Funct Ecol* 21:134-142.
- Bortolotti G, Blas J, Negro JJ, Tella JL. 2006. A complex plumage pattern as an honest social signal. *Anim Behav* 72:423-430.
- Bosch J, Márquez R. 1996. Acoustic competition in male midwife toads *Alytes obstetricans* and *Alytes cisternasi*: response to neighbor size and calling rate. Implications for female choice. *Ethology* 102:841-855.
- Boughman JW. 2001. Divergent sexual selection enhances reproductive isolation in sticklebacks. *Nature* 411:944-948.
- Boughman JW. 2002. How sensory drive can promote speciation. *Trends Ecol Evol* 17:571-577.
- Boughman JW. 2007. Condition-dependent expression of red colour differs between stickleback species. *J Evol Biol* 20:1577-1590.
- Bradbury JW, Vehrencamp SV. 1998 (editores). Principles of Animal Communication. Sunderland, Massachusetts: Sianuer Associates.
- Braña F. 1984. Biogeografía, biología y estructura de nichos de la taxocenosis de saurios de Asturias. Tesis doctoral. Universidad de Oviedo.
- Buchanan KL, Catchpole CK. 1997. Female choice in the sedge warbler, *Crocephalus schoenobaenus*: multiple cues from song and territory quality. *Proc R Soc Lond B* 264:521-526.
- Buckley CR, Michael SF, Irschick DJ. 2003. Early hatching decreases jumping performance in a direct developing frog, *Eleutherodactylus coqui*. *Funct Ecol* 19:67-72.
- Bull MC, Griffin CL, Bonnett M, Gardner MG, Cooper SJ. 2001. Discrimination between related and unrelated individuals in the Australian lizard *Egernia striolata*. *Behav Ecol Sociobiol* 50:173-179.
- Candolin U. 1999. The relationship between signal quality and physical condition: is sexual signalling honest in the three-spined stickleback? *Anim Behav* 58:1261-1267.

- Candolin U. 2000. Changes in expression and honesty of sexual signalling over the reproductive lifetime of sticklebacks. *Proc R Soc Lond B* 267:2425-2430.
- Candolin U. 2003. The use of multiple cues in mate choice. *Biol Rev* 78:575-595.
- Candolin U, Reynolds JD. 2001. Sexual signaling in the European bitterling: females learn the truth by direct inspection of the resource. *Behav Ecol* 12:407-411.
- Candolin U, Voigt HR. 2001. Correlation between male size and territory quality: consequence of male competition or predation susceptibility. *Oikos* 95:225-230.
- Carpenter CC, Ferguson GW. 1977. Variation and evolution of stereotyped behavior in reptiles. Part I. A survey of stereotyped reptilian behavioral patterns. En: *Biology of the Reptilia*. Gans y Crews (editores). New York: Academic press.
- Carrascal LM, López P, Martín J, Salvador A. 1992. Basking and antipredator behaviour in a high altitude lizard: implications of heat-exchange rate. *Ethology* 92:143-154.
- Carranza J. 1995. Female attraction by males versus sites in territorial rutting red deer. *Anim Behav* 50:445-453.
- Christy JH. 1995. Mimicry, mate choice, and the sensory trap hypothesis. *Am Nat* 146:171-181.
- Cohen DJ. 1997. Visual detection and perceptual independence: assessing color and form. *Percept Psychophys* 59:623-635.
- Cooper WE Jr. 1994. Chemical discrimination by tongue-flicking in lizards: a review with hypotheses on its origin and its ecological and phylogenetic relationships. *J Chem Ecol* 20:439-487.
- Cooper WE, Vitt LJ. 1987. Intraspecific and interspecific aggression in lizards of the scincid genus *Eumeces*: chemical detection of conspecific sexual competitors. *Herpetologica* 43:7-14.
- Cooper WE Jr, Martín J, López P. 2003. Simultaneous risks and differences among individual predators affect refuge use by a lizard, *Lacerta monticola*. *Behaviour* 140:27-41.
- Crapon de Caprona MDC, Ryan MJ. 1990. Conspecific mate recognition in swordtails, *Xiphophorus nigrensis* and *X. pygmaeus* (Poeciliidae) – olfactory and visual cues. *Anim Behav* 39:290-296.
- Darwin C. 1872. *The Expression of Emotions in Man and the Animals*. London: John Murray.
- Dawkins 1995. *Unravelling Animal Behavior*. Harlow: Longman scientific & technical.
- Dawkins MS, Guilford T. 1991. The corruption of honest signalling. *Anim Behav* 41:865-873.
- Dawkins R, Krebs JR. 1978. Animal signals: information or manipulation. En: *Behavioral Ecology: An Evolutionary Approach*. Krebs y Davies (editores). Oxford: Blackwell Science.
- Delibes A, Salvador A. 1986. Censos de lacértidos en la Cordillera Cantábrica. *Rev Esp Herpetol* 1:335-361.
- Emlen ST, Oring LS. 1977. Ecology sexual selection and the evolution of mating systems. *Science* 197:215-223.
- Endler JA. 1980. Natural selection on color patterns in *Poecilia reticulata*. *Evolution* 34:76-91.
- Endler JA. 1991. Variation in the appearance of guppy color patterns to guppies and their predators under different visual conditions. *Vis Res* 31:587-608.
- Endler JA. 1992. Signals, signal conditions, and the direction of evolution. *Am Nat* 139:S125-S153.
- Endler JA. 1993. Some general comments on the evolution and design of animal communication systems. *Phil Trans R Soc Lond B* 340:215-225.
- Endler JA, Houde AE. 1995. Geographic variation in female preferences for male traits in *Poecilia reticulata*. *Evolution* 49:456-468.
- Endler JA, Théry M. 1996. Interacting effects of lek placement, display behavior, ambient light and color patterns in three neotropical forest-dwelling birds. *Am Nat* 148:421-452.

- Endler JA, Basolo AL. 1998. Sensory ecology, receiver biases and sexual selection. *Trends Ecol Evol* 13:416-420.
- Endler JA, Wescott DA, Madden JR., Robson T. 2005. Animal visual systems and the evolution of color patterns: Sensory processing illuminates signal evolution. *Evolution* 59:1795-1818.
- Enquist M. 1985. Communication during aggressive interactions with particular reference to variation in choice of behaviour. *Anim Behav* 33:1152-1161.
- Fisher RA. 1930. The Genetical Theory of Natural Selection. Oxford: Osford University press.
- Fitze PS, Richner H. 2002. Differential effects of a parasite on ornamental structures based on melanins and carotenoids. *Behav Ecol* 13:401-407.
- Fleishman LJ. 1988. Sensory influences on physical design of a visual display. *Anim Behav* 36:1420-1424.
- Fleishman LJ. 1992. The influence of the sensory system and the environment on motion patterns in the visual displays of anoline lizards and other vertebrates. *Am Nat* 139:S36-S61.
- Fleishman LJ, Loew ER, Leal M. 1993. Ultraviolet vision in lizards. *Nature* 365:397.
- Fleishman LJ, Persons M. 2001. The influence of stimulus and background colour on signal visibility in the lizard *Anolis cristatellus*. *J Exp Biol* 204:1559-1575.
- Galán P. 1991. Notas sobre la reproducción de *Lacerta monticola* (Sauria, Lacertidae) en las zonas costeras de Galicia (noroeste de España). *Rev Esp Herpetol*, 5:109-123.
- Galán P. 1999. Declive y extinciones puntuales en poblaciones de baja altitud de *Lacerta monticola cantabrica*. *Bol Asoc Herpetol Esp* 10: 47-51.
- Galán P. 2008. Ontogenetic and sexual variation in the coloration of the lacertid lizards *Iberolacerta monticola* and *Podarcis boettgeri*. Do the females prefer the greener males? *Anim Biol* 58:173-198.
- Galán P, Fernández-Arias G. 1993. Anfibios e Reptiles de Galicia. Vigo: Xerais.
- Galán P. 2006. Coloración azul atípica en machos de *Iberolacerta monticola* del extremo norte de Galicia. *Bol Asoc Herpetol Esp* 17:96-99
- Galán P, Vila M, Remón N, Naviera HF. 2007. Caracterización de las poblaciones de *Iberolacerta monticola* en el Noroeste ibérico mediante la combinación de datos morfológicos, ecológicos y genéticos. *Munibe* (suplemento) 25:34-43.
- Galván I, Sanz JJ. 2008. The cheek plumage patch is an amplifier of dominance in great tits. *Biol Lett* 4: 12-16.
- Gans C, Crews D. (eds) 1992. Biology of the Reptilia, Vol 18. Chicago: Univ. Chicago Press.
- García-París M, Martín C, Dorda J, Esteban M. 1989a. Los anfibios y Reptiles de Madrid. Madrid: Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación.
- García-París M, Martín C, Dorda J, Esteban M. 1989b. Atlas Provisional de los Anfibios y Reptiles de Madrid. *Rev Esp Herpetol* 3:237-258.
- Gerhardt HC. 2001. Acoustic communication in two groups of closely related treefrogs. *Adv Stud Behav* 30:99-167
- Gibson RM. 1996. Females choice in sage grouse: the roles of attraction and active comparison. *Behav Ecol Sociobiol* 39:55-59.
- Gomez D, Théry M. 2004. Influence of ambient light on the evolution of colour signals: comparative analysis of a Neotropical rainforest bird community. *Ecol Lett.* 7:279-284.
- Gonzalo A, Cabido C., Martín J, López P. 2004. Detection and discrimination of conspecific scents by the anguid slow-worm *Anguis fragilis*. *J Chem Ecol* 30:1565-1573.
- Goulet D. 1998. Spawning success in the damselfish, *Amblyglyphidodon leucogaster*: the influence of eggs in the nest. *Anim Behav* 55:651-664.
- Grafen A. 1990. Biological signals as handicaps. *J Theor Biol* 144:517-546.
- Grether GF, Hudon J, Endler JA. 2001. Carotenoid scarcity, synthetic pteridine pigments

- and the evolution of sexual coloration in guppies (*Poecilia reticulata*). Proc R Soc Lond B 268: 1245-1253.
- Guilford T, Dawkins MS. 1991. Receiver psychology and the evolution of animal signals. Anim Behav 42:1-14.
- Guilford T, Dawkins MS. 1993. Receiver psychology and the design of animal signals. Trends Neurosci 16:430-436.
- Hankinson SJ, Morris MR. 2002. Sexual selection and species recognition in the pygmy swordtail, *Xiphophorus pygmaeus*: conflicting preferences. Behav Ecol Sociobiol 51:140-145.
- Hankinson SJ, Morris MR. 2003. Avoiding a compromise between sexual selection and species recognition: female swordtail fish assess multiple species-specific cues. Behav Ecol 14:282-287.
- Hasson O. 1991. Sexual displays as amplifiers – practical examples with an emphasis on feather decorations. Behav Ecol 2:189-197.
- Healey M, Uller T, Olsson M. 2008. Variety is the spice of life: female lizards choose to associate with colour-polymorphic male dyads. Ethology 114: 231-237.
- Hedrick AV. 2000. Crickets with extravagant mating songs compensate for predation risk with extra caution. Proc R Soc Lond B 267:671-675.
- Hill JA, Enstrom DA, Ketterson ED, Van Nolan Jr, Ziegenfus C. 1999. Mate choice based on static versus dynamic secondary sexual traits in the dark-eyed junco. Behav Ecol 10:91-96.
- Holland B, Rice WR. 1998. Chase-away sexual selection: antagonistic seduction versus resistance. Evolution 52:1-7.
- Hölldobler B. 1995. The chemistry of social regulation: multicomponent signals in ant societies. Proc Natl Acad Sci USA 92:19-22.
- Hultsch H, Schleuss F, Todt D. 1999. Auditory-visual stimulus airing enhances perceptual learning in a songbird. Anim Behav 58:143-149.
- Hurd PL, Wachtmeister CA, Enquist M. 1995. Darwin's principle of antithesis revisited – a role for perceptual biases in the evolution of intraspecific signals, Proc R Soc Lond B 259:201-205.
- Iwasa Y, Pomiankowski A, Nee S. 1991. The evolution of costly mate preferences II. The "handicap" principle. Evolution 45:1431-1442.
- Jennions MD, Petrie M. 1997. Variation in mate choice and mating preferences: a review of causes and consequences. Biol Rev 72:283-327.
- Johnstone RA. 1985. Sexual selection, honest advertisement and the handicap principle: reviewing the evidence. Biol Rev 70:1-65.
- Johnstone RA. 1994. Honest signalling, perceptual error and the evolution of 'all-or-nothing' displays. Proc R Soc Lond B 256:169-175.
- Johnstone RA. 1995. Honest advertisement of multiple qualities using multiple signals. J Theor Biol 177:87-94.
- Johnstone RA. 1997. The evolution of animal signals. En: Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach. JR Krebs, NB Davies (editores). Oxford: Blackwell Science.
- Johnstone RA, Grafen A. 1993. Dishonesty and the handicap principle. Anim Behav 46:759-764.
- Kim Y-G. 1995. Status signalling games in animal contests. J theor Biol 176:221-231.
- Kirkpatrick M. 1982. Sexual selection and the evolution of female choice. Evolution 36: 1-12.
- Kodric-Brown A. 1993. Female choice of multiple male criteria in guppies: interacting effects of dominance, coloration and courtship. Behav Ecol Sociobiol 32:415-420.
- Kokko H. 1998. Should advertising parental care be honest? Proc R Soc Lond B 265:1871-1878.
- Kvarnemo C. 1995. Size-assortative nest choice in the absence of competition in males of the sand goby *Pomatoschistus minutus*. Environm Biol Fish 43:233-239.
- Kwiatkowski MA, Sullivan BK.. 2002. Geographic variation in sexual selection among populations of an iguanid lizard, *Sauromalus obesus* (=ater). Evolution 56:2039-2051.

- Lande R. 1981. Models of speciation by sexual selection on polygenic traits. *Proc Natl Acad Sci USA* 78:3721-3762.
- Lande R, Kirkpatrick M. 1988. Ecological speciation by sexual selection. *J Theor Biol* 133:85-98.
- Leal M, Fleishman LJ. 2002. Evidence for habitat partitioning based on adaptation to environmental light in a pair of sympatric lizard species. *Proc R Soc Lond B* 269:351-359.
- LeMaster MP, Mason RT. 2003. Pheromonally mediated sexual-isolation among denning populations of red-sided garter snakes, *Thamnophis sirtalis parietalis*. *J. Chem. Ecol.* 29:1027-1043.
- López P, Martín, J. 2001a. Pheromonal recognition of females takes precedence over the chromatic cue in male Iberian wall lizards, *Podarcis hispanica*. *Ethology* 107:901-912.
- López P, Martín, J. 2001b. Fighting rules and rival recognition reduce costs of aggression in male lizards, *Podarcis hispanica*. *Behav Ecol Sociobiol* 49:111-116.
- López P, Martín, J. 2002. Chemical rival recognition decreases aggression levels in male Iberian wall lizards, *Podarcis hispanica*. *Behav Ecol Sociobiol* 51:461-465.
- López P, Martín, J. 2005. Female Iberian wall lizards prefer male scents that signal a better cell-mediated immune response. *Biol Lett* 1:404-406.
- López P, Muñoz A, Martín J. 2002. Symmetry, male dominance and female mate preferences in the Iberian rock lizard, *Lacerta monticola*. *Behav Ecol Sociobiol* 52:342-347.
- López P, Luque-Larena JJ, Martín J. 2003a. *Lacerta monticola* (Iberian rock lizard). Predation. *Herpetol Rev* 34:245.
- López P, Aragón P, Martín J. 2003b. Responses of female lizards, *Lacerta monticola*, to males' chemical cues reflect their mating preference for older males. *Behav Ecol Sociobiol* 55:73-79.
- López P, Martín, J, Cuadrado M. 2004a. The role of lateral blue spots in intrasexual relation ships between male Iberian rock-lizards, *Lacerta monticola*. *Ethology* 110:543-561.
- López P, Hawlena D, Polo V, Amo L, Martín J. 2005. Sources of interindividual shy-bold variations in antipredatory behaviour of male Iberian rock-lizards. *Anim Behav* 69:1-9.
- Luttbeg B, Towner MC, Wandesforde-Smith A, Mangel M, Foster SA. 2001. State-dependent mate-assessment and mate-selection behavior in female threespine sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*, Gasterosteiformes: *Gasterosteidae*). *Ethology* 107:545-558.
- Macedonia JM. 2001. Habitat light, colour variation, and ultraviolet reflectance in the Grand Cayman anole, *Anolis conspersus*. *Biol J Linn Soc* 73:299-320.
- Marchetti K. 1993. Dark habitats and bright birds illustrate the role of the environment in species divergence. *Nature* 362:149-152.
- Marchetti K. 1998. The evolution of multiple male traits in the yellow-browed leaf warbler. *Anim Behav* 55:361-376.
- Marler P. 1977. The evolution of communication. En: *How Animals Communicate*. Sbeck TA. (editor). Bloomington: Indiana University press.
- Martín J. 1992. Consecuencias Ecológicas de la Pérdida de la Cola en la Lagartija Serrana (*Lacerta monticola*). Tesis doctoral. Universidad Complutense de Madrid.
- Martín J. 2002. Evolución de estrategias antidepredatorias en reptiles. En: *Evolución: la Base de la Biología*. Soler, M. (editor). Granada: Proyecto Sur.
- Martín J, Forsman A. 1999. Social costs and development of nuptial coloration in male *Psammodromus algirus* lizards: an experiment. *Behav Ecol* 10: 396-400.
- Martín J, López P. 1990. Amphibians and Reptiles as Preys of Birds in Southwestern Europe. Smithsonian Herpetological Information Service 82.
- Martín J, López P. 1999. When to come out from a refuge: risk-sensitive and state-dependent decisions in an alpine lizard. *Behav Ecol* 10:487-492.

- Martín J, López P. 2000a. Chemoreception, symmetry and mate choice in lizards. Proc R Soc Lond B 267:1265-1269.
- Martín J, López P. 2000b. Social status of male Iberian rock-lizards (*Lacerta monticola*) influences their activity patterns during the mating season. Can J Zool 78:1105-1109.
- Martín J, López P. 2000c. Costs of refuge use affect escape decisions of iberian-rock lizards, *Lacerta monticola*. Ethology 106:483-492.
- Martín J, López P. 2003. Ontogenetic variation in antipredatory behavior of Iberian-rock lizards (*Lacerta monticola*): effects of body-size-dependent thermal-exchange rates and costs of refuge use. Can J Zool 81:1131-1137.
- Martín J, López P. 2004. Iberian rock lizards (*Lacerta monticola*) assess short-term changes in predation risk level when deciding refuge use. J Comp Psychol 118:280-286.
- Martín J, López P. 2006a. Vitamin D supplementation increases the attractiveness of males' scent for female Iberian rock lizards. Proc R Soc Lond B 273:2619-2624.
- Martín J, López P. 2006b. Interpopulational differences in chemical composition and chemosensory recognition of femoral gland secretions of male lizards *Podarcis hispanica*: implications for sexual isolation in a species complex. Chemoecol 16:31-38.
- Martín J, Salvador A. 1992. Tail loss consequences on habitat use by the Iberian Rock lizard *Lacerta monticola*. Oikos 65:328-333
- Martín J, Salvador A. 1995. Effects of tail loss on activity patterns of rock-lizards, *Lacerta monticola*. Copeia 1995:984-988.
- Martín J, Salvador A. 1997a. Microhabitat selection by the Iberian rock-lizard *Lacerta monticola*: effects on density and spatial distribution of individuals. Biol Conserv 79:303-307.
- Martín J, Salvador A. 1997a. Effects of tail loss on the time budgets, movements, and spacing patterns of Iberian rock lizards, *Lacerta monticola*. Herpetologica 53:117-125.
- Martín J, López P, Cooper WE Jr. 2003a. When to come out from a refuge: balancing predation risk and foraging opportunities in an alpine lizard. Ethology 109:77-87.
- Martín J, López P, Cooper WE Jr. 2003b. Loss of mating opportunities influences refuge use in the Iberian rock lizard, *Lacerta monticola*. Behav Ecol Sociobiol 54:505-510.
- Martín J, Moreira PL, López P. 2007. Status-signalling chemical badges in male Iberian rock lizards. Funct Ecol 21:568-576.
- Moreira PL. 2002. Sexual selection and sperm competition in the Iberian rock lizard (*Lacerta monticola*). PhD Thesis, University of Sheffield.
- Moreira PL, Almeida AP, Delgado H, Salgueiro O, Crespo EG. 1998. Bases para a Conservação da Lagartixa-da-montanha (*Lacerta monticola*). Estudos de Biologia e Conservação da Natureza 25. Lisboa: Instituto da Conservação da Natureza, Ministério do Ambiente.
- Moreira PL, López P, Martín J. 2006. Femoral secretions and copulatory plugs convey chemical information about male identity and dominance status in Iberian rock lizards (*Lacerta monticola*). Behav Ecol Sociobiol 60:166-174.
- Mason RT, 1992. Reptilian pheromones. En: Brain, hormones, and behavior. Biology of the reptilia, vol 18. Gans C, Crews D. (editores). Chicago: Univ. Chicago Press.
- Maynard-Smith J, Harper D. 2003. Animals Signals. New York: Oxford University press.
- Molina-Borja M, Padrón-Fumero M, Alfonso-Martín MT. 1998. Morphological and behavioural traits affecting the intensity and outcome of male contests in *Gallotia galloti galloti* (family *Lacertidae*). Ethology 104:314-322.
- Møller AP. 1994: Sexual Selection and the Barn Swallow. Oxford: Oxford Univ. Press.
- Møller AP, Biard C, Blount JD, Houston DC, Ninni P, Saino N, Surai PF. 2000. Carotenoid-dependent signals: indicators of foraging efficiency, immunocompetence or detoxification ability? Avian Poult Biol Rev 11:137-159.

- Møller AP, Pomiankowski A. 1993. Why have birds got multiple sexual ornaments? *Behav Ecol Sociobiol* 32:167-176.
- Montealegre-Z F. 2008. Scale effects and constraints for sound production in katydids (Orthoptera: *Tettigoniidae*): correlated evolution between morphology and signal parameters. *J Biol Evol* 22:355-366.
- Mougeot F, Martínez-Padilla J, Webster LMI, Blount JD, Pérez-Rodríguez L, Piertney SB. 2009. Honest sexual signalling mediated by parasite and testosterone effects on oxidative balance. *Proc R Soc Lond B* 276:1093-1100.
- Moya-Laraño J, Taylor PW, Fernández-Montraveta, C. 2003. Body patterns as potential amplifiers of size and condition in a territorial spider. *Biol J Linn Soc* 78:355-364.
- Nevo E, Capranica RR. 1985. Evolutionary origin of ethological reproductive isolation in cricket frogs, *Acrida*. *Evol Biol* 19:147-215.
- Odierna G, Aprea , Arribas OJ, Capriglione T, Caputo V, Olmo E. 1996. The karyology of the Iberian rock lizards. *Herpetologica* 52:542-550.
- Olsson M. 1993. Nuptial coloration and predation risk in model sand lizards, *Lacerta agilis*. *Anim Behav* 46:410-412.
- Olsson M. 1994a. Nuptial coloration in the sand lizard, *Lacerta agilis*: an intra-sexually selected cue to fighting ability. *Anim Behav* 48: 607-613.
- Olsson M. 1994b. Why are sand lizard males (*Lacerta agilis*) not equally green? *Behav Ecol Sociobiol* 35:169-173.
- Olsson M. 1994c. Rival recognition affects male contest behavior in sand lizards (*Lacerta agilis*). *Behav Ecol Sociobiol* 35:249-252.
- Olsson M, Madsen T. 1995. Female choice on male quantitative traits in lizards - why is it so rare? *Behav Ecol Sociobiol* 36:179-184.
- Olsson M, Wapstra E, Madsen T, Silverin B. 2000. Testosterone, ticks, and travels: a test of the immunocompetence-handicap hypothesis in free-ranging sand lizards. *Proc R Soc Lond B* 267:2339-2343.
- Olsson M, Madsen T, Wapstra E, Silverin B, Ujvari B, Wittzel H. 2005. MHC, health, color, and reproductive success in sand lizards. *Behav Ecol Sociobiol* 58:289-294.
- Ord TJ, Blumstein DT, Evans CS. 2001. Intrasexual selection predicts the evolution of signal complexity in lizards. *Proc R Soc Lond B* 268:737-744.
- Ord TJ, Blumstein DT, Evans CS. 2002. Ecology and signal evolution in lizards. *Biol J Linn Soc* 77:127-148.
- Ord TJ, Blumstein DT. 2002. Size constraints and the evolution of display complexity: why do large lizards have simple displays? *Biol J Linn Soc* 76:145-161.
- Ord TJ, Stuart-Fox D. 2006. Ornament evolution in dragon lizards: multiple gains and widespread losses reveal a complex history of evolutionary change. *J Evol Biol* 19:797-808.
- Pérez-Mellado V. 1982. Datos sobre *Lacerta monticola* Boulenger, 1905 (Sauria: *Lacertidae*) en el oeste del Sistema Central. Doñana, *Acta Vert.*, 9:107-129.
- Pérez-Mellado V. 1997. *Lacerta monticola* Boulenger, 1905. En: *Distribución y Biogeografía de los Anfibios y Reptiles en España y Portugal. Monografías de Herpetología*. Pleguezuelos JM. (Editor). Granada: Asociación Española de Herpetología, Universidad de Granada.
- Pfennig KS. 1998. The evolution of mate choice and the potential for conflict between species and mate-quality recognition. *Proc R Soc Lond B* 265:1748-1755.
- Pfennig KS. 2000. Female spadefoot toads compromise on mate quality to ensure conspecific matings. *Behav Ecol* 11:220-227.
- Phelan PL, Baker TC. 1987. Evolution of male pheromones in moths: reproductive isolation through sexual selection. *Science* 235:205-207.
- Pleguezuelos JM (ed.) 1997 *Distribución y Biogeografía de los Anfibios y Reptiles en España y Portugal*. Asoc. Herp. Esp., Granada: Univ. Granada.
- Plenderleith M, van Oosterhout C, Robinson RL, Turner GF. 2005. Female preference for

- conspecific males based on olfactory cues in a Lake Malawi cichlid fish. *Biol Lett* 1:411-414.
- Podos J. 2001. Discrimination of geographical song variants by Darwin's finches. *Anim Behav* 57:34-56.
- Podos J. 2001. Correlated evolution of morphology and vocal signal structure in Darwin's finches. *Nature* 409:185-188.
- Polo V, López P, Martín J. 2005. Balancing the thermal costs and benefits of refuge use to cope with persistent attacks from predators: a model and an experiment with an alpine lizard. *Evol Ecol Res* 7:23-35.
- Price T. 1984. Sexual selection on body size, territory, and plumage variables in a population of Darwin's finches. *Evolution* 38:327-341.
- Prum RO. 1997. Phylogenetic tests of alternative intersexual selection mechanisms: trait macroevolution in a polygynous clade (Aves: *Pipridae*). *Am Nat* 149:668-692.
- Puebla O, Bermingham E, Guichard F, Whitteman E. 2006. Colour pattern as a single trait driving speciation in *Hypoplectrus* coral reef fishes? *Proc R Soc Lond B* 276: 43-56.
- Quarnström A, Forsgren E. 1998. Should females prefer dominant males? *Trends Ecol Evol* 13:498-501.
- Rand AS, Ryan MJ, Wilczynski W. 1992. Signal redundancy and receiver permissiveness in acoustic mate recognition by the tungara frog, *Physalaemus pustulosus*. *Am Zool* 32:81-90.
- Reid ML, Weatherhead PJ. 1990. Mate-choice criteria of Ipswich sparrows – the importance of variability. *Anim Behav* 40:538-544.
- Reynolds JD. 1993. Should attractive individuals court more? Theory and a test. *Am Nat* 141:914-927.
- Rohwer S. 1982. The evolution of reliable and unreliable badges of fighting ability. *Am Zool* 22:531-546.
- Rowe C. 1999. Receiver psychology and the evolution of multicomponent signals. *Anim Behav* 58:921-931.
- Rowe C. 2002. Sound improves visual discrimination learning in avian predators. *Proc R Soc Lond B* 269:1353-1357.
- Rowe C, Guilford, T. 1999. The evolution of multimodal warning displays. *Evol Ecol* 13:655-671.
- Rúa M, Galán P. 2003. Reproductive characteristics of a lowland population of an alpine lizard: *Lacerta monticola* (Squamata, Lacertidae) in north-west Spain. *Anim Biol* 53:347-366.
- Ryan MJ. 1985. The Túngara Frog: A Study in Sexual Selection and Communication. Chicago: Univ. Chicago Press.
- Ryan MJ. 1988. Energy, calling and selection. *Am Nat* 28:885-898.
- Ryan MJ, Rand AS. 1993a. Sexual selection and signal evolution: the ghost of biases past. *Phil Trans R Soc Lond B* 340:187-195.
- Ryan MJ, Rand AS. 1993b. Species recognition and sexual selection as a unitary problem in animal communication. *Evolution* 47:647-657.
- Ryan MJ, Tuttle MD, Rand AS. 1982. Bat predation and sexual advertisement in a neotropical anuran. *Am Nat* 119:136-139.
- Ryan MJ, Cocroft RB, Wilczynski W. 1990. The role of environment selection in intraspecific divergence of mate recognition signals in the cricket frog, *Acris crepitans*. *Evolution* 44:1869-1872.
- Rypstra AL, Schlosser AM, Sutton PL, Persons MH. 2009. Multimodal signalling: the relative importance of chemical and visual cues from females to the behaviour of male wolf spiders (Lycosidae). *Anim Behav* 77:937-947.
- Salvador A, Veiga P. 2003. Lagartija serrana (*Lacerta monticola*) depredada por Aguililla Calzada (*Hieraetus pennatus*) en la Sierra de Guadarrama. *Bol Asoc Herp Esp* 14:44-45.
- Salvador A, Veiga JP, Martín J, López P, Abelenda M, Puerta M. 1996. The cost of producing a sexual signal: testosterone increases the susceptibility of male lizards to ectoparasitic infestation. *Behav Ecol* 7:145-150.

- Salvador A, Díaz JA, Veiga JP, Bloor P, Brown RP. 2008. Correlates of reproductive success in male lizards of the alpine species *Iberolacerta cyreni*. *Behav Ecol* 19:169-176.
- Seeley TD. 1998. Thoughts on information and integration in honey bee colonies. *Apiologie* 29:67-80
- Senar JC. 1999. Plumage coloration as a signal of social status. *Proc Int Ornithol Congr* 22:1669-1686.
- Shine R, Mason RT. 2001. Courting male garter snakes (*Thamnophis sirtalis parietalis*) use multiple cues to identify potential mates. *Behav Ecol Sociobiol* 49:465-473.
- Shine R, Reed RN, Shetty S, LeMaster M, Mason RT. 2002. Reproductive isolating mechanisms between two sympatric sibling species of sea snakes. *Evolution* 56:1655-1662.
- Shine R, Philips B, Waye H, LeMaster M, Mason RT. 2003. Chemosensory cues allow courting male garter snakes to assess body length and body condition of potential mates. *Behav Ecol Sociobiol* 54:162-166.
- Siddall EC, Marples NM. 2008. Better to be bimodal: the interaction of color and odor on learning and memory. *Behav Ecol* 19:425-432.
- Slabbekoorn, H. & Smith, T. B. 2002. Bird song, ecology and speciation. *Phil Trans R Soc Lond B*:357:493-503.
- Simmons LW, Zuk M, Rotenberry JT. 2001. Geographic variation in female preference functions and male songs of the field cricket *Teleogryllus oceanicus*. *Evolution* 55:1386-1394.
- Sinervo B, Chaine A, Clobert J, Clasbeek R, Hazard L, Lancaster, McAdam AG, Alonso S, Corrigan G, Hochberg ME. 2006. Self-recognition, color signals and cycles of green-beard mutualism and altruism. *Proc Natl Acad Sci USA* 103:7372-7377.
- Smadja C, Butlin RK. 2009. On the scent of speciation: the chemosensory system and its role in premating isolation. *Heredity* 102:77-97.
- Smith C, Barber I, Wootton RJ, Chittka R. 2004. A receiver bias in the origin of three-spined stickleback mate choice. *Proc R Soc Lond B* 271:949-955.
- Soler JJ, Cuervo JJ, Møller AP, de Lope F. 1998. Nest building is a sexually selected behaviour in the barn swallow. *Anim Behav* 56:1435-1442.
- Sorenson LG, Derrickson SR. 1994. Sexual selection in the northern pintail (*Anas acuta*): the importance of female choice versus male-male competition in the evolution of sexually selected traits. *Behav Ecol Sociobiol* 35:389-400.
- Stuart-Fox D, Moussalli A, Whiting MJ. 2007. Natural selection on social signals: signal efficacy and the evolution of chameleon display coloration. *Am Nat* 170:916-930.
- Suk HY, Choe JC. 2002. Females prefer males with larger first dorsal fins in the common freshwater goby. *J Fish Biol* 61:899-914.
- Thompson CW, Moore MC. 1991. Throat colour reliably signals status in male tree lizards, *Urosaurus ornatus*. *Anim Behav* 42:745-753.
- Thorpe RS, Richard M. 2001. Evidence that ultraviolet markings are associated with patterns of molecular gene flow. *Proc Natl Acad Sci USA* 98:3929-3934.
- Tinbergen N. 1963. On aims and methods of ethology. *Z Tierpsychol* 20:410-433.
- Tokarz RR. 1995. Mate choice in lizards: a review. *Herp Monogr* 9:17-40.
- Tregenza T, Wedell N. 2000. Genetic compatibility, mate choice and patterns of parentage: invited review. *Mol Ecol* 9:1013-1027.
- Trivers RL. 1972. Parental investment and sexual selection. En: *Sexual Selection and the Descent of Man* Campbell B. (editor). London: Heinemann.
- Turner GF, Burrow MT. 1995. A model of sympatric speciation by sexual selection. *Proc Roy Soc Lond B* 260:287-292.
- Veiga, J.P., and M. Puerta. 1996. Nutritional constraints determine the expression of a sexual trait in the house sparrow, *Passer domesticus*. *Proc R Soc Lond B* 263:229-234.
- Vercken E, Massot M, Clobert J. 2007. Colour variation and alternative reproductive

- strategies in females of the common lizard *Lacerta vivipara*. J Evol Biol 20:221-232.
- Wedekind C. 1992. Detailed information about parasites revealed by sexual ornamentation. Proc Roy Soc Lond B 247:169-174.
- Welch AM. 2003. Genetic benefits of a female mating preference in grey tree frog are context-dependent. Evolution 57:883-893.
- Welch AM, Semlitsch RD, Gerhardt HC. 1998. Call duration as an indicator of genetic quality in male gray tree frogs. Science 280:1928-1930.
- West-Eberhard, M-J. 1984. Sexual selection, competitive communication, and species-specific signals in insects. En: Insect Communication. Lewis T, (editor). Academic Press
- Whiting MJ, Nagy KA, Bateman PW. 2003. Evolution and maintenance of social status-signalling badges: experimental manipulations in lizards. En: Lizard Social Behavior. Fox SF, McCoy JK, Baird TA (editores). Maryland: John Hopkins Univ. Press.
- Widemo F, Saether SA. 1999. Beauty is in the eye of the beholder: causes and consequences of variation in mating preferences. Trends Ecol Evol 14:26-31.
- Wiley RH. 1994. Errors, exaggerations and deception in animal communication. En Behavioural Mechanisms in Evolutionary Ecology Real LA. (editor). Chicago: Univ. Chicago Press.
- Wilson EO. 1975. Sociobiology. Cambridge: Harvard University press.
- Wong BBM, Candolin U. 2005. How is female mate choice affected by male competition? Biol Rev 80:559-571.
- Wyatt TD. 2003. Pheromones and Animal Behaviour. Cambridge University Press, Cambridge.
- Zahavi, A. 1975. Mate selection - A selection for a handicap. J. Theor Biol 53:205-214.
- Zucker N. 1994. A dual status-signalling system: a matter of redundancy or differing roles? Anim Behav 47:15-22.
- Zug GR, Vitt LJ, Caldwell JP. 2001. Herpetology. An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles. London: Academic Press.
- Zuk M, Kolluru GR. 1998. Exploitation of sexual signals by predators and parasitoids. Q Rev Biol 73:415-438.
- Zuk M, Thornhill R, Ligon JD, Johnson K, Austad S, Ligon SH, Thornhill NW, Costin C. 1990. The role of male ornaments and courtship behavior in female mate choice of red jungle fowl. Am Nat 136:459-473.