

INTRODUCCIÓN

Autor: Alfredo SALVADOR

Los *Reptilia* han sido considerados a nivel de clase en las clasificaciones tradicionales (Romer, 1956), pero actualmente constituyen un grupo parafilético que incluye *Testudines*, *Aves*, *Crocodylia*, *Rhynchocephalia* y *Squamata* (Gauthier *et al.*, 1988). De la diagnosis de *Reptilia* de Gauthier *et al.* (1988) destacamos los siguientes caracteres: cartílago cricoide formado por dos o más anillos traqueales, iris compuesto de músculo estriado, menos de tres arcos branquiales, supratemporal pequeño y separado del posorbital, sin contacto entre tabular y epistótico, ventana posttemporal grande, tabular reducido, ventana suborbital, supraoccipital estrecho con cresta anterior, sin dientes ectopterigoideos, segundo intercentro fusionado al primer centro en el adulto, centros cervicales aquillados ventralmente y ausencia de hueso medial central en el pie. La presente obra tan solo trata algunos grupos de *Reptilia* y excluye, en el caso de la fauna ibero-balear actual, a las Aves. Por lo tanto, en un contexto filogenético, evitamos aquí el uso del término *Reptilia* y empleamos los términos *Testudines* y *Squamata* para referirnos a los grupos ibero-balears actuales. Mantenemos, sin embargo, el uso del término castellano Reptiles como denominación tradicional de estos grupos.

Los Reptiles se originaron a partir de Anfibios en el Pérmico, diversificándose extraordinariamente durante el Triásico, Jurásico y Cretácico. A finales del Cretácico desaparecen casi por completo varios de sus grupos y solo sobreviven algunos de ellos.

De la fauna ibero-balear, cuatro especies de tortugas, siete de Saurios y cuatro de serpientes fueron nominadas por Linnaeus (1758) en la décima edición de su *Systema Naturae*. Entre la extensa bibliografía existente sobre Reptiles, destacan en la literatura científica las obras enciclopédicas, que describen todas las especies actuales conocidas en su época, de Duméril y Bibron (1834-1844), Duméril *et al.* (1854) y Boulenger (1882-1896). En lo que se refiere a la fauna europea de Reptiles, obras generales son las de Schreiber (1912) y Boulenger (1913, 1920, 1921). Mertens ha publicado varias listas-patrón de Reptiles de Europa, la última de ellas junto con Wermuth (1960). Desde 1981 y editado por W. Böhme, está en curso de publicación el *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*, compendio actualizado sobre la herpetofauna europea.

Los estudios sobre Reptiles ibero-balears cuentan con una historia extensa. Podemos decir que hay una primera época que corresponde a autores centroeuropeos que describen materiales de nuestro país recogidos por viajeros o por ellos mismos. En este período, que va desde 1758 hasta 1873, escasean los autores españoles y el conocimiento de los Reptiles ibero-balears es muy rudimentario. La segunda época corresponde a Boscá. A pesar de las dificultades de la época, Boscá recorre la Península y las Baleares, procede a la descripción de nuevas especies y elabora los primeros catálogos

con publicaciones entre los años 1873 y 1919. Durante este período destacan, entre otras, las contribuciones a nuestra fauna de Bedriaga, Boettger, Boulenger y Lataste. Entre otros autores españoles de la época sobresale López Seoane. Una bibliografía completa de estos períodos puede obtenerse en Mertens (1925).

El nivel alcanzado por la herpetología se detiene tras Boscá y sus contemporáneos. Entre los años 1920 y 1950 (tercera época) las contribuciones al estudio de los Reptiles ibéricos son escasas y se deben a Mertens, Müller y Álvarez López. Sin embargo, durante este período florece el estudio sistemático de los Lacértidos de Baleares, que culmina con el libro de Eisentraut (1950a). Durante la cuarta época (1950-1970) destaca Valverde por su descubrimiento de *Algyroides marchi* (Valverde, 1958), y sus trabajos sobre ecología trófica. A partir de 1970 (época actual) se produce un impulso en la investigación de los Reptiles en nuestro país. Durante estos años los estudios sobre Reptiles se han multiplicado, publicándose numerosas guías y atlas de distribución, así como una gran cantidad de artículos. En este período se ha fundado la Asociación Herpetológica Española, que publica la *Revista Española de Herpetología* (*Basic & Applied Herpetology* desde 2011) y el *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*.

No es tarea sencilla estar al día en la bibliografía sobre Reptiles ibero-baleares. El objetivo de la presente obra es recopilar la información disponible, así como otra mucha más novedosa, y ponerla a disposición de los lectores interesados. Necesariamente la información se recoge en forma resumida y remite a través de las referencias bibliográficas a los trabajos originales cuando se precise ampliar dicha información. Para la distribución geográfica se ha partido del atlas publicado por la Asociación Herpetológica Española (1989), completado y en algunos casos corregido con datos publicados con posterioridad (Pleguezuelos, 1997a) o inéditos, utilizando cuadrículas UTM de 50 x 50 km.

Mucha de la información que aquí se aporta sobre Ofidios es inédita y está basada en ejemplares recogidos y estudiados por Ángeles Cerro, Mónica Feriche, Huberto García-Peña, Santiago Honrubia, Manuel Moreno y Nuria Vicheira. María Jesús Arrayago, Hubert Saint-Girons y Guy Naulleau aportaron ayuda, ideas y bibliografía. Conservadores y biólogos de diversos museos ibéricos enviaron amablemente ejemplares de las colecciones que dirigen: José Cabot (Estación Biológica de Doñana, CSIC, Sevilla), José Enrique González (Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Madrid), Josep A. Alcover (Instituto de Estudios Avanzados de las islas Baleares, CSIC, Palma de Mallorca), Juan P. Martínez-Rica (Instituto Pirenaico de Ecología, CSIC, Zaragoza) y Luis Gállego (Universidad de las islas Baleares, Palma de Mallorca). También estamos agradecidos por sus correcciones del apéndice de nomenclatura a G.R. Zug (National Museum of Natural History, Washington D.C.), A.R. Kluge (University of Michigan, Ann Arbor) y a E.N. Arnold (British Museum of Natural History, Londres).

Introducción a la segunda edición

En esta segunda edición expresamos nuestro reconocimiento a los autores de la primera que no participan en esta, pues contribuyeron a sentar las bases de este libro. En segundo lugar, a los que participan de nuevo, por su esfuerzo continuado, y en tercer lugar, a los que se incorporan por primera vez, pues representan el puente hacia ediciones futuras.

En esta segunda edición, los mapas de distribución utilizan cuadrículas UTM de 10 x 10 km. Para la elaboración de los mapas de distribución, estamos agradecidos a la Asociación Herpetológica Española y a la Sociedade Portuguesa de Herpetologia que han puesto a nuestra disposición sus bases de datos. Extendemos nuestro agradecimiento a Manuel Pizarro que se ha encargado de la elaboración de los mapas.

Por el préstamo de ejemplares para la realización de dibujos estamos agradecidos a Marta Calvo (Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Madrid: MNCN), Valentín Pérez-Mellado (Universidad de Salamanca), Günther Köhler (Senckenberg Museum, Frankfurt am Main: SMF), Óscar Arribas (Barcelona) y José Cabot (Estación Biológica de Doñana, CSIC, Sevilla: EBD). Gracias a la ayuda de Marta Calvo, conservadora de la Colección de Anfibios y Reptiles del MNCN, hemos conseguido localizar una parte de los ejemplares utilizados en los dibujos de la primera edición, habiéndose añadido su número de ejemplar en los dibujos incluidos en esta edición.

Fernando Martínez-Freiria (SFRH/BPD/69857/2010) y Xavier Santos (SFRH/BPD/73176/2010) son investigadores posdoctorales de la Fundação para a Ciência e a Tecnologia de Portugal y trabajan en el Centro de Investigação em Biodiversidade e Recursos Genéticos (CIBIO/InBio) de la Universidade do Porto en Portugal.

Miguel A. Carretero agradece a D. J. Harris, C. Pinho, A. Kaliontzopoulou, D. Salvi, M.J. Amaral, N. Sillero, E. Desfilis, E. Font, V. Roca y S. Larbes por la discusión en años anteriores de diferentes aspectos biológicos de las especies de *Podarcis* ibero-magrebíes. Asimismo, agradece el apoyo de los proyectos POCTI/BSE/45664/2002, POCTI/BSE/48365/2002, POCI/BIA-BDE/55865/2004, POCI/BIA-BDE/56931/2004, PTDC/BIA-BDE/67678/2006, PTDC/AMB/64497/2006, PTDC/BIA-BDE/74349/2006, PTDC/BIA-BEC/101256/2008, PTDC/BIA-BEC/102179/2008, PTDC/BIA-BEC/102280/2008 (FCT, Portugal), CGL2006-03843 (Ministerio de Educación y Ciencia, España), de las acciones integradas Portugal-Túnez (GRICES) y Portugal-Argelia (FCT) y de tres ayudas ICTS-RBD (España).

La recopilación de datos sobre *Trachemys scripta* (Thunberg, 1792) ha contado con las inestimables aportaciones de las siguientes entidades: Consejería de Medio Ambiente-Junta de Andalucía, Fondos FEDER Unión Europea, Parque Biológico Gaia (Oporto); LIFE *Trachemys* (Valencia); CRARC (Centro de Recuperación de Anfibios y Reptiles de Catalunya), ANSE (Asociación de Naturalistas del Sureste) (Murcia) y L Proyecto S.O.S. Galápagos (País Vasco) y las siguientes personas: Ana Mafalda Alves Cruz, César Ayres, Xabier Bue-

netxea Aragüés, Leire Paz Leiza, Gonzalo Alarcos, Marcos Ferrández, Jorge Balibrea, Joaquim Soler, Jaime Urioste, Miguel Ángel Rodríguez, Rafael Riera, Alberto Álvarez y Diego Robles. A todos ellos, nuestro más sincero agradecimiento.

Albert Bertolero agradece a Jacqueline Donoyan la ayuda prestada.

Juan M. Pleguezuelos está agradecido por la revisión de algunos textos sobre Paleontología a Hugues-Alexandre Blain (IPHES, Instituto Catalán de Paleoeología Humana y Evolución Social, Tarragona) y por la revisión de otros textos a Stéphanie de Pury (Universidad de Bonn, Alemania) y Raquel Vasconcelos (CIBIO, Vairão, Portugal).

Finalmente, pero no menos importante, queremos expresar nuestro agradecimiento a los evaluadores científicos por sus aportaciones, a José Fernández (Secretaría Editorial) por su labor de edición de los textos y a María Ángeles Ramos (Coordinación Editorial) por hacer posible que esta segunda edición llegue a buen fin.

POSICIÓN SISTEMÁTICA Y DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE LOS REPTILES

Autor: Salvador CARRANZA

Los Reptiles constituyen el segundo grupo de Tetrápodos más diverso después de las Aves y son, sin duda alguna, uno de los grupos de organismos más remarcables desde el punto de vista ecológico y evolutivo, ya que han colonizado la mayoría de áreas del planeta, incluyendo los mares y océanos y algunos de los ecosistemas terrestres más extremos e inhóspitos. Debido a su riqueza específica, abundancia y amplia distribución, los Reptiles juegan un rol fundamental en la dinámica de la mayoría de comunidades. Gracias a las filogenias moleculares realizadas utilizando genes mitocondriales, nucleares o una combinación de ambos, en estos momentos se tiene una idea bastante clara del origen y las relaciones evolutivas tanto de los Reptiles respecto al resto de Amniotas como entre los diferentes grupos de Reptiles. Una primera conclusión relevante al respecto es que se ha podido demostrar de forma definitiva que los Reptiles no constituyen un grupo natural. Al igual que ya indicaban algunos análisis cladísticos utilizando caracteres morfológicos, las Aves y los cocodrilos forman un clado muy bien soportado, denominado *Archosauria*. Es decir, las Aves están más relacionadas con los cocodrilos que estos últimos con cualquier otro grupo de Reptiles, hecho que convierte a Reptiles en un grupo parafilético (el grupo no incluye a todos los descendientes de su ancestro común). Debido a esta controversia, la tendencia actual es utilizar el término *Sauropsida* para referirse al clado formado por los Reptiles y las Aves o bien emplear una nueva definición más amplia de Reptiles que incluiría las Aves. De todos modos, aunque los Reptiles sin incluir las Aves no sean un grupo natural, desde un punto de vista práctico

y debido a la inercia de tantos años los Reptiles no Aves se continúan tratando y estudiando como un conjunto e independientemente de los pájaros. De hecho, la disciplina que engloba el estudio de los Reptiles (Herpetología) incluye también el estudio de los Anfibios en vez de las Aves.

Los Reptiles incluyen 10.038 especies (agosto 2014) y en estos momentos son el segundo grupo de Amniotas más diverso después de las Aves (10.600 especies aproximadamente) y están por delante de los Anfibios (7.312 especies a 29 de agosto de 2014) y los Mamíferos (5.488 especies aproximadamente). De todos modos, si se tiene en cuenta el ritmo de descripción de especies (más de 1.500 especies de Reptiles se han descrito desde el año 2000; 107 en el 2013), es muy posible que en menos de 10 años los Reptiles pasen a ser el grupo más diverso de Amniotas. Dentro de los Reptiles, la mayor parte de la diversidad se concentra en el clado hiperdiverso *Squamata* (Escamosos). Con 9.671 especies, los Escamosos constituyen el 96,4% de todos los Reptiles; el 3,6% restante se reparte entre las tortugas (341 especies), cocodrilos (25 especies), y tuátaras (1 especie). Dentro de los Escamosos los dos grupos más diversos son los Saurios (5.987 especies) y las serpientes (3.496 especies). Con tan solo 188 especies, los Anfisbenios son el grupo de Escamosos menos diverso.

Como ya se ha comentado con anterioridad, los resultados de las filogenias moleculares de Saurópsidos (Aves, cocodrilos, tortugas, tuátaras y Escamosos) basadas en secuencias nucleotídicas han cambiado en gran medida las clasificaciones previas basadas en caracteres morfológicos. Aparte de la estrecha relación entre cocodrilos y Aves (clado *Archosauria*), se sabe ahora que las tortugas son el grupo hermano de *Archosauria*. La mayoría de estudios anatómicos situaban a las tortugas (orden *Testudines*) dentro de un grupo de Saurópsidos primitivos con cráneos anápsidos (que no poseen ninguna fenestra en la región temporal) y, por lo tanto, alejados de otros grupos de Saurópsidos de cráneos diápsidos (con dos fenestras en la región temporal). Por otro lado, el análisis de caracteres del esqueleto apendicular sugiere que las tortugas podrían estar más relacionadas con los Lepidosaurios diápsidos. Sin embargo, las filogenias moleculares contradicen ambas hipótesis e indican claramente que las tortugas están más relacionadas con los diápsidos del clado *Archosauria* (fig. 1). Estos resultados han obligado a reinterpretar la evolución de las fenestras temporales en Saurópsidos y en estos momentos se considera que las tortugas son, en realidad, Saurópsidos diápsidos que han perdido las fenestras temporales secundariamente. Este nuevo escenario evolutivo implica que, muy probablemente, las tortugas estarían relacionadas con un grupo de herbívoros extintos denominados *Rhynchosauria*, y no con grupos de Reptiles anápsidos extintos, como se había sugerido en base al estudio de los caracteres morfológicos.

Si las relaciones evolutivas entre tortugas y *Archosauria* han dado bastante de qué hablar por lo inesperado de las mismas, sin lugar a dudas los cambios más sorprendentes se han producido dentro de los Escamosos. Las nuevas relaciones filogenéticas basadas en un consenso de múltiples filogenias

moleculares inferidas entre los años 2004 y 2013 (Townsend *et al.*, 2004; Vidal y Hedges, 2005; Fry *et al.*, 2006; Wiens *et al.*, 2010, 2012; Mulcahy *et al.*, 2012; Pyron *et al.*, 2013a) se presentan en la figura 1.

En este árbol consenso se puede ver que los resultados son, en gran medida, incongruentes con la mayoría de las clasificaciones tradicionales, obteniéndose nuevas relaciones de parentesco rara vez vislumbradas. En el árbol filogenético de la figura 1 se indican las nuevas relaciones filogenéticas entre los diferentes grupos de Saurópsidos que, por su robustez, han proporcionado una nueva clasificación natural de los Escamosos basada en procesos evolutivos. Una de las mayores discrepancias entre las hipótesis morfológicas y los resultados de los análisis filogenéticos basados en secuencias genéticas que se resumen en la figura 1 es que estos últimos rechazan la monofilia del clado "*Scleroglossa*". Según las nuevas hipótesis, el clado *Iguania* (los Iguánidos) no ocupa una posición basal respecto al resto de los Escamosos, sino que forma un clado muy bien soportado junto con los Anguimorfos y Serpientes que recientemente se ha bautizado con el nombre de *Toxicofera*. Los nuevos análisis filogenéticos indican que muy probablemente los Dibámidos son el grupo de Escamosos basales y el siguiente grupo en separarse serían los Gecónidos (fig. 1).

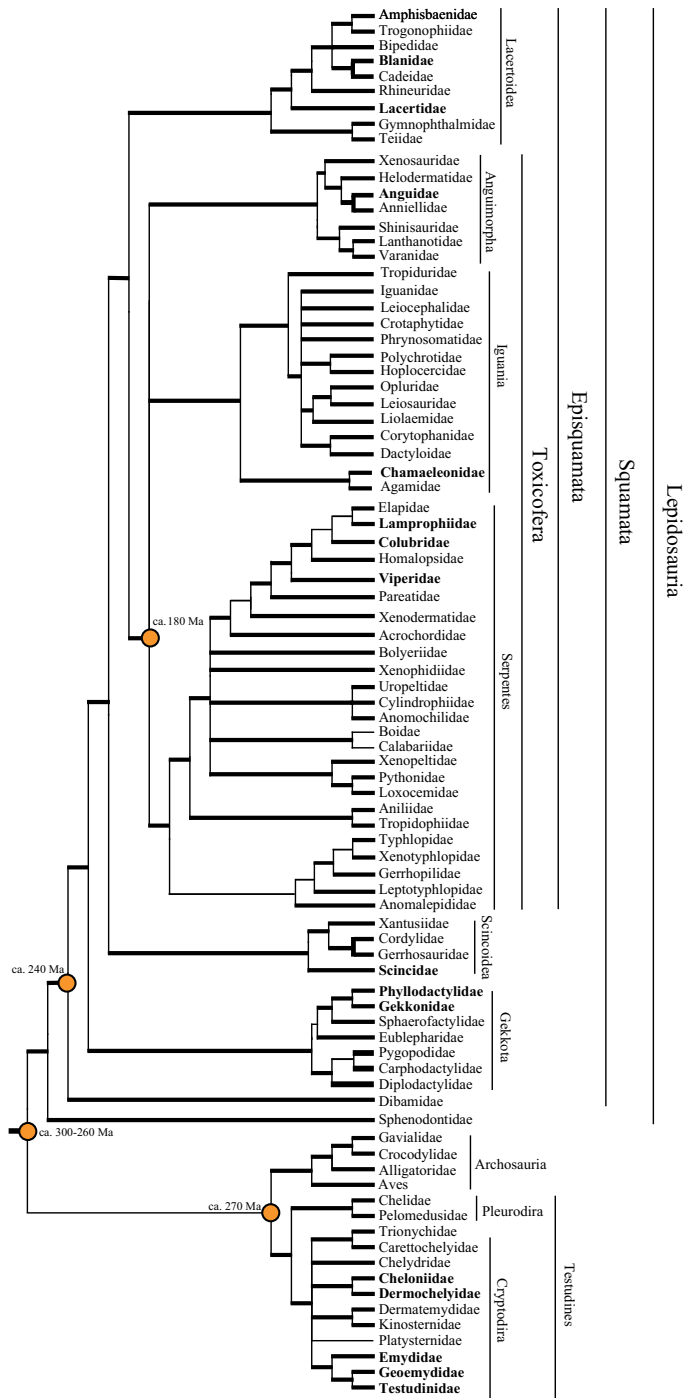
Otro aspecto novedoso de la filogenia de Escamosos es que la familia *Lacertidae* aparece como grupo hermano de Anfisbenios y no del clado formado por *Teiidae* y *Gymnophthalmidae*. Igualmente, se encuentra soporte para dos nuevas familias dentro de *Amphisbaenia* (*Blanidae* y *Cadeidae*). Por lo tanto, se demuestra claramente que a pesar de haber estado apoyado por filogenias basadas en caracteres morfológicos, el antiguo clado "*Lacertiformes*" (*Lacertidae* y *Teoidea*) no es monofilético. Para resolver este conflicto, recientemente se ha propuesto un nuevo clado, denominado *Lacertoidea*, que incluye los Anfisbenios, Lacértidos, Teidos y Gimnoftálmidos (fig. 1). Las nuevas hipótesis filogenéticas resumidas en la figura 1 indican que los tres linajes principales de Escamosos que carecen de extremidades (Dibámidos, Anfisbenios y Serpientes) tienen un origen independiente. Por lo tanto, se puede concluir que todos los estudios morfológicos que sugerían relaciones evolutivas entre estos linajes de Escamosos estaban afectados por fenómenos de convergencia evolutiva o paralelismo.

Debido a sus características fisiológicas (poiquiloterms) las zonas con mayor diversidad de Reptiles son las zonas tropicales y subtropicales. En este aspecto, destaca la riqueza de Centroamérica y el Caribe, que a pesar de constituir un área relativamente pequeña incluye más de 1.500 especies de Reptiles. Un número muy elevado si se compara con las aproximadamente 200

Fig. 1. Árbol filogenético de los Reptiles. Se resaltan en negrita las familias que tienen representantes en la región ibero-balear. En

cuanto a la filogenia, los nodos gruesos significan que la hipótesis está bien soportada y los nodos delgados que la hipótesis

no está tan bien soportada. Cuando las relaciones no están claras se han colapsado los nodos directamente.



especies que se encuentran en el continente europeo o las 340 de toda Norteamérica y Canadá. África y Sudamérica contienen aproximadamente el mismo número de especies (más de 1.500) y cabe destacar las más de 800 especies que se encuentran en Australia. Debido a su gran tamaño y a su amplia diversidad ecológica y climática, el continente asiático es el que presenta la mayor diversidad de Reptiles, con más de 2.000 especies descritas hasta el momento.

En cuanto al origen y biogeografía de los Reptiles, las nuevas y robustas hipótesis filogenéticas discutidas anteriormente, junto con la disponibilidad de fechas aproximadas para la divergencia de la mayoría de los clados de Escamosos basadas en calibraciones moleculares proporcionan un mejor conocimiento sobre la biogeografía histórica de este grupo. Los nuevos datos filogenéticos indican que el Triásico y el Jurásico (hace entre 250 y 150 millones de años) fueron épocas muy importantes para la evolución y la diversificación de los Escamosos. Por ejemplo, la divergencia inicial entre los grandes grupos, como Dibámidos, Gecónidos y Escíncidos, tuvo lugar mayoritariamente durante el Triásico, en un tiempo en el que todos los continentes estaban juntos formando el supercontinente Pangea. Por consiguiente, no se debería esperar una gran influencia geográfica en la distribución ancestral de estos grupos. Sin embargo, la mayoría de los clados dentro de *Episquamata* incluyen linajes que divergieron durante el Jurásico, posteriormente a la separación de Pangea en Gondwana y Laurasia. Por lo tanto, en este caso esperaríamos observar más patrones geográficos en sus distribuciones históricas. Sin embargo, el hecho que algunos grupos como los Gecónidos y los Escíncidos sean muy buenos colonizadores complica enormemente cualquier intento de inferencia biogeográfica. En especial porque se está viendo que muchos de los supuestos patrones vicariantes existentes entre los diferentes grupos de Reptiles son, en realidad, fenómenos de dispersión. Por ejemplo, se ha demostrado recientemente que los Anfisbenios, un grupo de Escamosos fosoriales, han dispersado a través del océano Atlántico independientemente en dos ocasiones. Este hecho, y otros similares en Gecónidos, Escíncidos y cocodrilos, nos indican que es muy importante tener un mayor conocimiento sobre las relaciones filogenéticas y las edades de los clados de Saurópsidos para poder inferir su biogeografía.

MORFOLOGÍA Y ANATOMÍA DEL ADULTO

Autora: Ana C. ANDREU

Los Reptiles son, entre todos los Tetrápodos, los que muestran la gama más amplia de morfotipos. De hecho, la falta de un esquema morfológico común es una característica del grupo, sobre todo si se compara a los Reptiles no aviares con las Aves. La variedad de diseños corporales refleja, al menos en parte, el origen parafilético del grupo, y ha sido posible gracias a que los dos

caracteres, que combinados distinguen a los Reptiles del resto de los Vertebrados, la condición de amniota y la ectotermia, no precisan necesariamente de especiales estructuras corporales asociadas. Aún más, la ectotermia del grupo ha permitido la aparición de diseños morfológicos tan especializados y de tanto éxito como el de las serpientes, con elevadas razones superficie/peso, metabólicamente imposibles en animales endotermos.

Sí bien no es posible definir un tipo morfológico único que caracterice a todos los Reptiles, sí se puede reducir la polimorfía del grupo a tres modelos básicos: el tipo lagarto, el serpentiforme y el queloniforme. El cuerpo de un lagarto típico es alargado, presenta un cuello diferenciado, una cola más o menos larga y cuatro patas generalmente cortas. Este modelo es característico de los Rincocéfalos, de la mayor parte de los lagartos y de los cocodrilos. En el tipo serpentiforme el cuerpo es cilíndrico, muy largo y no presenta patas; la cabeza y la cola son una continuación del tronco, sin que apenas haya diferenciación. Todas las serpientes y lagartos ápodos exhiben este diseño morfológico. En cuanto a los Quelonios, todos ellos comparten una forma redondeada consistente en una caja ósea íntimamente ligada al esqueleto axial, el caparazón, que encierra las cinturas pectoral y pélvica y las vísceras y que presenta aberturas para la cabeza, las patas y la cola.

La piel de los Reptiles está constituida del mismo modo que en los demás Vertebrados. La zona interna, la dermis, consiste principalmente en tejido conectivo, mientras que la externa, la epidermis, presenta un estrato basal germinativo y otro externo, el estrato córneo, compuesto por varias capas de células. Las células epidérmicas sufren un proceso de diferenciación por el cual se incrementa el grosor de la pared celular, se impregnan de queratina y finalmente mueren. El estrato córneo da lugar a las escamas o placas típicas de la piel de la mayor parte de los Reptiles. Las escamas presentan una gran variedad de formas y tamaños y algunas se han especializado para constituir uñas, espinas o mecanismos de alarma, como por ejemplo el crótalo de las serpientes de cascabel. Tanto el “pico” de las tortugas como el diente o carúncula con que los embriones de los Reptiles rompen la cáscara del huevo son estructuras córneas.

La coloración de la piel en los Reptiles se debe a dos tipos de células: los melanocitos, que se encuentran distribuidos por la zona basal de la epidermis, y los cromatóforos, que se sitúan en la porción más externa de la dermis. Los miembros de la familia *Chamaeleonidae* son el exponente máximo en cuanto a variación de coloración se refiere, ya que pueden mostrar, en función de su estado fisiológico o de estímulos hormonales, un gran número de diferentes “libreas”.

En la dermis de muchos Reptiles (la excepción son las serpientes) se encuentran unas placas osificadas, los osteodermos, que están muy desarrollados en cocodrilos y sobre todo en Quelonios. Por lo común, los osteodermos se encuentran solo en el dorso y costados del animal, donde forman filas en las que cada osteodermo se une al siguiente de manera que, manteniendo un cierto grado de flexibilidad, se construye un armazón protector. En los

cocodrilos y en algunos lagartos como los del género *Heloderma* Wiegmann, 1829, los osteodermos se fusionan con la parte dorsal del cráneo dando lugar a una estructura muy rígida (Lillywhite y Maderson, 1982; Maderson, 1985). En las tortugas, la fusión de los osteodermos con vértebras y costillas da lugar a la formación del caparazón (Zangerl, 1969).

En la piel de los Reptiles se pueden encontrar una gran variedad de glándulas, las cuales forman o no agregaciones, con diversas funciones: reconocimiento, defensa, excreción, etc. Algunos galápagos poseen glándulas en el puente entre el plastrón y el espaldar y en la parte inferior de la mandíbula. En algunas tortugas terrestres los machos también presentan una glándula bajo la mandíbula. Tanto los machos como las hembras de cocodrilos disponen de glándulas pareadas en la cloaca y la mandíbula. En muchos lagartos existe una serie de poros excretores en los alrededores de la cloaca y en la región femoral; el desarrollo de estas glándulas y de los poros es, por lo general, mayor en los machos adultos. Las serpientes y algunos lagartos poseen en la base de la cola glándulas que segregan una sustancia de olor nauseabundo. Los Reptiles marinos y algunas especies propias de desiertos han desarrollado glándulas excretoras de sal. En la piel de los Reptiles se asientan también receptores de temperatura, presión y táctiles (Dunson, 1976; Kochva, 1978).

El esqueleto y la musculatura de los Reptiles se desarrollaron, en principio, como una adaptación a la locomoción tetrápoda en tierra y solo secundariamente evolucionaron hacia una locomoción ápoda, tanto en tierra como en el agua.

El cráneo en Reptiles no se osifica totalmente, ni siquiera en la etapa adulta, ya que los septos nasales e internasales, entre otras estructuras, continúan siendo cartilagosos durante toda la vida del animal. El desarrollo de ventanas o "fenestrae" temporales es distintivo de los Reptiles y constituye un carácter diagnóstico que se ha usado para su clasificación. La condición primitiva, anápsida, se da en los primeros Reptiles, los Cotilosaurios, ya extintos, y en las tortugas, que tienen cráneos macizos y cuyos únicos agujeros presentes están relacionados con los órganos sensoriales. La condición eurápsida o parápsida, que se ha encontrado solo en Reptiles extinguidos, se caracteriza por la existencia de una sola ventana temporal, que presenta una situación alta en la región lateral del cráneo. Un tercer tipo de cráneo es el sinápsido, en el cual la única ventana temporal tiene una situación baja en la zona posorbitaria (Reptiles mamíferoides y otros Reptiles extintos). Para terminar, los cráneos con dos ventanas temporales, separadas por un arco óseo, representan la condición diápsida, característica de Rincocéfalos, Escamosos y cocodrilos, así como de varios grupos de Reptiles extintos.

Los cráneos de los Reptiles actuales muestran diversas modificaciones con respecto a los tipos descritos. En muchas tortugas, por ejemplo, parte del techo craneano ha desaparecido o se observan emarginaciones en el borde inferior de la zona temporal; los cocodrilos presentan las dos ventanas temporales, si bien la superior es muy pequeña; en los Escamosos, la zona tem-

poral se ha reducido y solo quedan un arco temporal (en el caso de muchos lagartos) o ninguno (como ocurre en serpientes). Estas reducciones se han relacionado con un incremento en la movilidad del cráneo y de la articulación mandibular (Romer y Parsons, 1986).

En el techo de la cavidad bucal se encuentran dos pares de orificios: los anteriores corresponden al órgano de Jacobson y los posteriores son las narinas internas o coanas. En los cocodrilos existe además un paladar secundario que forma un conducto respiratorio separado de la cavidad bucal. Algunas tortugas y serpientes han desarrollado también paladares secundarios parciales (Bellairs y Kamal, 1981).

Los dientes de los Reptiles son cónicos y suelen alinearse en una fila a lo largo de las mandíbulas. Es posible, sin embargo, encontrar variaciones de forma y posición. Así, los Escamosos poseen también dientes palatinos y pterigoideos y pueden aparecer dientes lateralmente comprimidos o con crestas (en lagartos herbívoros, por ejemplo) o dientes curvados y alargados, modificados para inyectar veneno en algunas serpientes. Los dientes de los Reptiles pueden ser reemplazados indefinidamente (dentición polifiodonta) y en comparación con los Mamíferos suelen ser poco variables (dentición homodonta) (Edmund, 1969). Los Quelonios carecen de dientes y tienen en su lugar una especie de pico córneo, la ranfoteca, cuyo borde sirve para cortar el alimento.

No podemos hablar de un único tipo de lengua en Reptiles. La forma más especializada es probablemente la protractil y prensil de *Chamaeleonidae*; es también muy característica la lengua bífida de lagartos y serpientes. Se pueden encontrar más detalles sobre el cráneo de los Reptiles y su funcionamiento en Haas (1973), Iordansky (1973) y Langston (1973).

Un único cóndilo occipital sirve de articulación entre el cráneo y el atlas. Las vértebras de los Reptiles presentan un centro sólido, salvo en algunos geos y en *Sphenodon* Gray, 1831, en los cuales está perforado y atravesado por la notocorda. La columna vertebral muestra en los Reptiles no ápodos una zonación en regiones cervical, dorsal, sacra y caudal. Las dos primeras vértebras, atlas y axis, están bien diferenciadas. Con excepción de la primera vértebra, las demás pueden poseer costillas. Los requerimientos de una locomoción reptante implican algunas adaptaciones esqueléticas. El incremento en longitud sin pérdida de flexibilidad requiere un aumento del número de vértebras, el cual varía en serpientes desde 160 hasta más de 400. Muchos lagartos tienen capacidad de autotomía caudal gracias a un plano vertical de fractura presente en las vértebras caudales. Mediante este mecanismo defensivo se desprenden voluntariamente de la cola al ser apresados por un depredador (Hoffstetter y Gasc, 1969).

Las costillas alcanzan mayor desarrollo en los Reptiles que en los Anfibios. Pueden ser inmóviles, en cuyo caso su función es solo de soporte y protección, o bien ser móviles e intervenir en la respiración y la locomoción. En los Reptiles actuales la cintura pectoral está formada por varios huesos pares: coracoides, precoracoides y escápulas y, a veces, por clavículas, cleitro e

interclavícula. Por su parte, la cintura pélvica está compuesta, a cada lado, por ilion, isquion y pubis. La mayor parte de los huesos de las cinturas torácica y pélvica, si no todos, se han perdido en las serpientes y lagartos ápodos. En *Sphenodon* y algunos lagartos existen costillas abdominales de origen dérmico (gastralia) que no se insertan en ningún otro hueso, pero que pueden estar unidas mediante tejido conectivo a la cintura pélvica. Gastralia y esternón no existen en serpientes y tortugas.

En las tortugas la formación del caparazón supone una importante modificación del esquema anterior, ya que las vértebras y las costillas dorsales (con excepción de la primera y la última), las clavículas y la interclavícula se han soldado íntimamente a los osteodermos para formar esta estructura. Tanto la cintura pectoral como la pélvica se sitúan en el interior del caparazón (Zangerl, 1969; Walker, 1973).

Los huesos de las extremidades, cuando existen, siguen el esquema general de los Tetrápodos, presentando tres segmentos: el proximal, constituido por un solo hueso robusto, el húmero en la pata anterior y el fémur en la posterior, generalmente largos, columnares y ligeramente curvados; el segmento medio con dos huesos, la ulna (cúbito) y el radio en la pata anterior y la tibia y la fibula (peroné) en la posterior, de los cuales uno es siempre más robusto que el otro; y por último, el segmento distal, compuesto por numerosos huesos que constituyen la mano o el pie. En general, las patas terminan en cinco dedos, aunque en muchos Reptiles se ha reducido el número de falanges e incluso han desaparecido dedos enteros. Pueden encontrarse más detalles sobre el esqueleto axial y de las extremidades en Romer (1956), Enlow (1969) y Haines (1969).

La circulación en Reptiles es doble, ya que hay un circuito pulmonar aparte del general, e incompleta, pues la sangre arterial no está separada del todo de la venosa. El corazón tiene tres cavidades, dos aurículas y un ventrículo. En tortugas y la mayor parte de Escamosos, el ventrículo está dividido en tres cámaras y se contrae en una sola fase, por lo que la sangre oxigenada procedente de los pulmones se mezcla parcialmente con la venosa. En los varanos, una de las cámaras ventriculares se ha reducido a un canal situado entre las otras dos, y el ventrículo se contrae en dos fases, con lo que el corazón funciona como si tuviera cuatro cámaras y se supone que apenas debe de haber mezcla entre la sangre venosa y la arterial. En los cocodrilos esta división es aún más extrema, y se da además la particularidad de que las dos aortas surgen, cada una, de una cámara ventricular distinta. La red arterial y venosa es similar en esquema a la de otros Vertebrados, con las adaptaciones propias derivadas de la morfología y modo de vida de cada especie en particular (White, 1976). Por su parte, el sistema linfático está bien desarrollado y su funcionamiento depende de dos corazones linfáticos que se sitúan en la zona pélvica (Ottaviani y Tazzi, 1977).

El plan general del sistema digestivo es el mismo de otros Vertebrados (para más información sobre este sistema consultar Luppa, 1977; Parsons y Cameron, 1977 y Skoczylas, 1978). En cuanto a la respiración, los Reptiles res-

piran el oxígeno atmosférico mediante pulmones. Esto supone que en el caso de los Reptiles acuáticos deben subir a la superficie para tomar aire, a pesar de que en varias especies, como sucede en algunos galápagos, parece existir cierto grado de respiración por la piel y las superficies bucofaríngeas o cloacales. En la mayor parte de las serpientes solo el pulmón derecho es funcional y el izquierdo se ha reducido notablemente. Esta reducción de uno de los pulmones se da también en otros Escamosos. En *Chamaeleonidae* el número y forma de los septos pulmonares se ha utilizado como herramienta para estudiar la evolución de la familia. Véase Wood y Lenfant (1976) para más detalles sobre el sistema respiratorio.

Los sistemas urinarios y genitales en Reptiles presentan como novedad evolutiva la separación de conductos, en los machos, para cada uno de estos sistemas. Los riñones son de tipo metanéfrico, se sitúan a ambos lados de la columna vertebral y, a través de los uréteres, descargan la orina directamente en la cloaca o bien en una vejiga urinaria, órgano que está presente en tortugas y muchos lagartos y que no existe sin embargo en serpientes y cocodrilos (Fox, 1977).

Los ovarios son pares y desembocan en la cloaca a través de los oviductos. En muchos Reptiles se forman cuerpos lúteos en el ovario tras la ovulación. Los Reptiles son los primeros Tetrápodos que como grupo desarrollan un huevo viable fuera del agua y es en los oviductos donde se produce la cáscara que protegerá al huevo de la desecación una vez puesto. Los testículos, también pares, descargan el esperma a través de unos conductos llamados epididimos y de los vasos deferentes que terminan en los órganos copulatorios. En tortugas y cocodrilos hay un pene único, mientras que en el resto de los Reptiles el órgano es doble (hemipenes). En algunas familias de Reptiles la forma y ornamentación del pene se ha utilizado como carácter diagnóstico. Véanse Dantzler (1976) y Fox (1977) para más detalles.

En Reptiles, el cerebro funciona como el principal centro del sistema nervioso, así como un importante órgano endocrino. En la parte anterior del cerebro se encuentran los hemisferios cerebrales, con los lóbulos olfativos situados en la zona anterior. En Reptiles con olfato muy desarrollado estos lóbulos tienen un tamaño mayor que en aquellos otros con un sentido olfativo más pobre. En la parte dorsal del cerebro anterior se encuentran dos proyecciones: el cuerpo parietal, que en muchos lagartos y en *Sphenodon* se abre paso a través del cráneo formando el ojo pineal, y el órgano pineal, eminentemente glandular. El complejo parietal-pineal no existe en cocodrilos. En la parte posterior del cerebro anterior de Reptiles se encuentran las áreas responsables de la visión. El cerebro posterior, en el que se sitúan el cerebelo y la médula oblonga, es pequeño en los Reptiles actuales. Del cerebro surge la médula espinal, que recorre la columna vertebral y de la que salen los nervios en número par de cada vértebra.

Los ojos están bien desarrollados en la mayor parte de los Reptiles, si bien en algunas especies de hábitos subterráneos han degenerado o incluso faltan. Con excepción de las serpientes, en los ojos de los Reptiles hay un ani-

llo óseo alrededor de la córnea. Las pupilas pueden ser redondas o elípticas y en la retina puede haber bastones o conos; la proporción de estos varía según las especies sean diurnas o nocturnas. Los párpados pueden ser móviles, especialmente el inferior. Muchos lagartos poseen además una membrana nictitante; en algunos de ellos y en las serpientes los párpados se fusionan y se hacen transparentes. Para más información consultar Underwood (1970).

En el oído de los Reptiles residen dos sistemas distintos: el órgano del equilibrio y el acústico. El primero es similar en estructura al de otros Vertebrados y muestra poca variación dentro del grupo. El órgano auditivo, por su parte, presenta una gran variedad en su morfología y desarrollo, lo que implica a su vez diversos grados de agudeza auditiva. Está constituido por oído interno, medio y externo. El oído externo, que solo existe en cocodrilos y algunos lagartos, es un pequeño conducto o una leve depresión en la superficie de la cabeza que linda con la membrana timpánica. Un músculo especial presente en cocodrilos y en algunos geos permite cerrar este conducto externo. La membrana timpánica se encuentra al nivel de la piel de la cabeza en muchos lagartos, y en las tortugas está cubierta de escamas. En el oído medio se encuentra la columela, una estructura cartilaginosa que transmite las vibraciones al oído interno haciendo vibrar la membrana que lo separa de este. Un canal, la trompa de Eustaquio, conecta el oído medio con la cavidad bucal. En muchos Anfisbénidos, sin embargo, se ha perdido esta zona media y en las serpientes han desaparecido el tímpano, la cavidad del oído medio y la trompa de Eustaquio, y el extremo distal de la columela se articula directamente con el hueso cuadrado. El oído interno consiste en una cápsula ótica en la que se encuentran los órganos del equilibrio. Para más detalles véase Baird (1970).

En algunas serpientes hay a los lados de la cabeza fosetas sensibles a los rayos infrarrojos, que utilizan para la localización de sus presas de sangre caliente (Barrett, 1970). En la zona nasal de los Reptiles se asientan varios sistemas sensoriales, de los cuales solo dos, el olfativo y el vomeronasal, han sido estudiados con cierta profundidad. La estructura física de los órganos nasales consiste en: una zona vestibular; la cavidad nasal, en la que se encuentra el epitelio sensorial; el órgano de Jacobson o vomeronasal; y el conducto nasofaríngeo, que conecta la cavidad nasal con la narina interna o coana. El sistema olfativo, similar al de otros Vertebrados, discrimina los olores que llegan hasta él en partículas volátiles. El sistema vomeronasal, que analiza las partículas químicas que son recogidas del ambiente por la lengua, tiene una implantación muy diversa de unos Reptiles a otros y en general falta o es vestigial en Reptiles acuáticos o arborícolas. Está bien desarrollado en Escamosos, sobre todo en Ofidios, mientras que en lagartos presenta una mayor variación; así, por ejemplo, en el Camaleón común adulto, *Chamaeleo chamaeleon* (Linnaeus, 1758), se halla muy reducido, aunque está bien desarrollado en sus embriones y neonatos. Falta o es vestigial en las tortugas y en los cocodrilos adultos. En Escamosos adultos los órganos

vomeronasales se encuentran separados de la cavidad nasal por un segundo paladar. Remitimos a Parsons (1970) y Halpern (1992) para obtener más información.

HISTORIA NATURAL DE LOS REPTILES

Autor: Juan M. PLEGUEZUELOS

Hábitat

En todas las aguas costeras del ámbito ibérico es posible observar tortugas marinas y los Reptiles ocupan casi todos los biotopos continentales ibéricos. En la región bioclimática mediterránea se han observado especies en todos los ambientes, incluso en el piso bioclimático crioromediterráneo –i. e., *Podarcis hispanicus* (Steindachner, 1870), *Vipera latastei* Boscá, 1878; Pleguezuelos, 1986–. En la región bioclimática eurosiberiana especies del género *Iberolacerta* Arribas, 1997 también colonizan los biotopos del límite inferior del piso bioclimático alpino, en los Pirineos (Arribas, 1998a). Tan solo los Reptiles continentales acuáticos no utilizan los medios situados a más altitud, los más fríos, por la baja temperatura del agua y su elevada conductividad térmica; en las Sierras Béticas se observan ejemplares de *Natrix maura* (Linnaeus, 1758) en medios acuáticos a 2.050 m y de *N. natrix* (Linnaeus, 1758) a más altitud, aunque estos suelen ser individuos en dispersión, que apenas utilizan las masas de agua.

No hay muchos estudios sobre comunidades de Reptiles en el ámbito ibérico (pero pueden consultarse Valverde, 1967; Bas, 1982; Busack y Jaksić, 1982a; Amo *et al.*, 2007a; Ribeiro *et al.*, 2010; Santos y Poquet, 2010); en general muestran más diversidad específica los biotopos con mayor heterogeneidad (Pianka, 1966) en la región mediterránea (donde las limitaciones termoclimáticas no son severas), y aquellos con heterogeneidad y a menor altitud en la región eurosiberiana (con limitaciones termoclimáticas más severas). Son particularmente ricos en especies aquellos biotopos en el límite sur de la región eurosiberiana y en el norte de la mediterránea. Como este contacto ocurre en el norte de la península Ibérica, la diversidad específica de Reptiles ibéricos, desde un punto de vista biogeográfico, llega a correlacionar negativamente con la temperatura media anual (Vargas y Real, 1997).

Pero la relativamente montañosa península Ibérica tiene diferencias altitudinales que dan lugar a fuertes gradientes térmicos, siempre de importancia para entender la distribución geográfica y el uso de los biotopos por los Reptiles. Tan solo encontramos tres especies autóctonas restringidas a zonas bajas, las tres son Quelonios, por las limitaciones a la termorregulación que impone a este grupo la forma de su cuerpo –*Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758); *Mauremys leprosa* (Schweigger, 1812); *Testudo hermanni* Gmelin, 1789–, y varias de introducción histórica –*Chamaeleo chamaeleon*, *Hemi-*

dactylus turcicus (Linnaeus, 1758), *Podarcis siculus* (Rafinesque, 1810)–. Encontramos ocho especies estenohypsas montanas, la mayoría endemismos de macizos montañosos (*Algyroides marchi*, *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758, y el género *Iberolacerta*). Pero la mayoría de los Reptiles ibéricos son eurihypsos y en estos la altitud máxima alcanzada está correlacionada con su rango altitudinal, lo que sugiere que las especies que alcanzan mayor altitud también tienen elevada tolerancia ambiental (Stevens, 1992). En el conjunto de la península Ibérica, la distribución en altitud de la riqueza específica (y por tanto en los biotopos ordenados según la altitud) sigue una curva sigmoideal, con una lenta disminución de la riqueza hasta los 1.200 m, rápida entre esta cota y los 2.600 m, y de nuevo lenta a partir de esta cota (Pleguezuelos y Villafranca, 1997).

Biología térmica y actividad

Los Reptiles son ectotermos, animales que requieren de una fuente externa de calor para alcanzar la temperatura operativa de sus procesos fisiológicos; por tanto, la temperatura es un factor ambiental que condiciona la mayor parte de su historia natural, desde la distribución geográfica, los hábitats que ocupan y la distribución temporal de actividades. En este sentido, los ectotermos están más condicionados que los endotermos y no pueden alcanzar regiones de latitud elevada (en ambos hemisferios), ambientes extremos en las montañas, y han de ceñir su actividad a las épocas del año y a las horas del día cálidas en las regiones templadas, limitaciones que no existen para endotermos. Pero la ectotermia tiene una gran ventaja, y es que requiere mucha menos energía que el calor metabólico que han de generar los endotermos; entre el 40-80% de la energía obtenida a través de la alimentación es dedicada en ectotermos al crecimiento y reproducción, frente a un 98% de esta energía dedicada al mantenimiento de la temperatura corporal y actividad en los endotermos (Vitt y Caldwell, 2014).

Los Reptiles mayormente obtienen calor a través de la radiación del sol, pero también pueden intercambiar calor con el medio a través de conducción y convección, combinado con mecanismos comportamentales (Huey, 1982). La mayoría de los Quelonios y Escamosos ibéricos son heliotérmicos y ganan temperatura mediante asoleamiento en lugares y momentos favorables del año o del día. Otros aprovechan el calor de superficies previamente calentadas por el sol, normalmente rocas oscuras, y ganan temperatura por conducción, proceso conocido como tigmotermia; es el único mecanismo de intercambio de calor posible en grupos hipogeos como *Blanus* Wagler, 1830 (Martín *et al.*, 1990). Por último, algunos intercambian calor por convección, normalmente colocándose a la sombra del sol, en lugares con flujo de aire para bajar su temperatura corporal cuando es elevada –i.e., *Acanthodactylus erythrurus* (Schinz, [1834]) muestra una tasa de enfriamiento de 0,8 °C/min cuando está a la sombra; Belliure *et al.*, 1996–. El intercambio de temperatura con el medio se ve favorecido en Reptiles por la delgadez de su piel, la

forma principalmente alargada de su cuerpo y la falta en ella de elementos aislantes, como son capas dérmicas de grasa, el pelo y la pluma; todo ello implica elevada permeabilidad térmica.

El rango de temperatura corporal de actividad de los Reptiles es relativamente amplio y está definido por dos límites voluntarios, uno inferior y otro superior (i. e., 24,4 °C y 38,8 °C en *A. erythrurus*; Pough y Busack, 1978). Pero los Reptiles termorregulan y tienden a seleccionar una temperatura corporal independiente de la temperatura ambiental. Dentro del rango de temperatura corporal de actividad se encuentra la temperatura corporal media, que los animales seleccionan en un gradiente térmico cuando no están sometidos a estrés (i. e., 36,3 °C en *A. erythrurus*; Belliure *et al.*, 1996). Fuera del rango voluntario de actividad se encuentran las temperaturas críticas mínima y máxima (i. e., 46,3 °C de máxima en *A. erythrurus*; Bauwens *et al.*, 1995a), que cuando se sobrepasan hacia abajo y hacia arriba, normalmente los Reptiles pierden la capacidad de regulación y mueren. Las especies que termorregulan poco, con temperatura corporal que tiende a seguir a la del medio, se llaman termoconformes –i. e. *Blanus cinereus* (Vandelli, 1797); López *et al.*, 1998a–.

Los Reptiles cuentan con mecanismos físicos que intervienen en la termorregulación. La radiación solar que recibe un cuerpo y es absorbida calienta al cuerpo, mientras que su reflejo impide el sobrecalentamiento. Los Reptiles pueden modular este proceso; se suelen encontrar poblaciones con coloración de fondo oscura en condiciones de déficit térmico, como las de montaña –i. e., *Vipera berus* (Linnaeus, 1758); Saint-Girons *et al.*, 1986– o en individuos intentando ganar calor de manera rápida –i. e., *Tarentola mauritanica* (Linnaeus, 1758) antes de su actividad nocturna–, y coloraciones claras en las poblaciones de una especie situadas a menor altitud, sometidas a muchas horas de sol, por ejemplo *Psammodromus algirus* (Linnaeus, 1758).

Otros mecanismos comportamentales interactúan con los físicos e intervienen en la termorregulación. Un comportamiento utilizado por muchas especies consiste en maximizar la radiación solar absorbida colocando sus cuerpos perpendiculares a los rayos solares –i. e., *Iberolacerta cyreni* (L. Müller y Hellmich, 1937); Martín *et al.*, 1995–. Muchos Reptiles desplazan la relación superficie/volumen de sus cuerpos hacia la superficie, aplanando sus cuerpos para captar más radiación solar o calor por tigmotermia de manera más rápida, como es el caso de las especies del género *Podarcis* Wagler, 1830. La ectotermia es muy dependiente de la relación superficie/volumen corporal. En las especies de menor tamaño prima la superficie corporal y muestran tasas muy rápidas de intercambio de temperatura; ambientes extremos con poca energía térmica solo son colonizados por estas especies, capaces de aprovechar breves espacios de tiempo de disponibilidad térmica ambiental (i. e., el caso de *Podarcis hispanicus* habitando a 3.481 m, en la cima del Mulhacén). En las especies de mayor tamaño la relación morfométrica está desplazada hacia el volumen corporal, precisan de largos períodos de tiempo para ganar calor y normalmente no tienen capacidad para colonizar estos

ambientes extremos; en el ámbito ibérico se podría establecer una correlación significativa entre la variación geográfica en temperatura ambiental y el tamaño corporal de los Reptiles que habitan cada región, a nivel inter e intra-específico –i. e., *Timon lepidus* (Daudin, 1802); Mateo, 2004–. Pero el tamaño corporal grande también aporta una ventaja termodinámica a los ectotermos, la elevada inercia térmica; una vez que consiguen el rango de temperatura de actividad, también tardan más en perder calor, especialmente si al tamaño corporal grande le unimos una de las características del cuerpo de los endotermos, aislamiento en la capa externa. Este es el caso de una de las tortugas marinas de nuestras costas, *Dermochelys coriacea* (Vandelli, 1761); posee una gruesa capa de grasa que, junto con otros mecanismos fisiológicos, le permite mantener una temperatura corporal de hasta 18 °C por encima de la del agua que la rodea de manera continuada (James y Mrosovsky, 2004).

Cuando las condiciones térmicas ambientales exceden la capacidad de homeostasis de los Reptiles, estos se esconden y entran en periodos de inactividad para sobrevivir (Vitt y Caldwell, 2014). La península Ibérica se sitúa en la región templada, por lo que está sujeta a estacionalidad térmica a lo largo del año; los Reptiles ibéricos tienden a estar activos solo en las estaciones más cálidas, primavera y verano, entrando en letargo invernal el resto del tiempo, de duración variable según regiones, hábitats y especies. La escasez de recursos tróficos durante el invierno debe ser un factor sinérgico que favorece la aparición del letargo invernal. Es frecuente que los lugares de letargo invernal sean compartidos por más de un individuo –i. e., *Chalcides striatus* (Cuvier, 1829); Barbadillo, 1987–. Después del letargo invernal llega la emergencia primaveral; esta suele ser asincrónica entre sexos, los machos emergen antes (hasta 50 días en el caso de *Lacerta schreiberi* Bedriaga, 1878; Marco, 1994a). Dentro del período de actividad anual, la actividad suele ser elevada en la época de cortejos (i. e., *Natrix maura*; Santos y Llorente, 2001b) o hacia finales del verano, esta última producida por la dispersión de los recién nacidos y la elevada actividad trófica de las hembras después de la reproducción (Feriche, 1998). En el sur ibérico algunas especies pueden observarse todos los meses del año (i. e., *A. erythrurus*; Busack, 1976).

El ciclo diario del día y la noche también implica fuerte alternancia térmica en el ambiente, y la mayoría de los Reptiles ibéricos son diurnos y entran en inactividad por la noche. Tan solo los Gecónidos son nocturnos, pero incluso estos solo tienen actividad en las primeras horas de la noche (i. e., *T. mauritanica*; Hódar *et al.*, 2006) y no colonizan el norte ibérico, donde las temperaturas nocturnas son demasiado bajas para permitir su actividad; un Colúbrido, *Rhinechis scalaris* (Schinz, 1822), es relativamente nocturno (Cheylan, 1986), y son muchas las especies del sur ibérico que esporádicamente muestran actividad nocturna durante el verano (Salvador y Pleguezuelos, 2013). Cuando la temperatura ambiente es muy elevada, como ocurre hacia el comienzo del verano en el sur peninsular, se observa una reducción de la

actividad en algunas especies (Valera *et al.*, 2011), pero poco manifiesta y constante, por lo que difícilmente se puede llamar letargo estival. Si es mucho más constante el cambio en el ritmo de actividad diaria que se observa en muchos Reptiles en el sur ibérico: unimodal en el centro del día durante primavera y otoño, y bimodal durante los meses más calurosos, con una reducción o cese de actividad hacia las horas centrales del día (i. e. en *T. lepidus*; Busack y Visnaw, 1989).

Como acabamos de ver, los Reptiles se mueven para termorregular, conseguir alimento y para las muchas actividades relacionadas con la reproducción; el espacio que cubren en este movimiento se conoce como dominio vital, y es aquel donde encuentran suficiente cantidad de los recursos que precisan para sobrevivir. El cálculo del tamaño del dominio vital es una tarea típica en los estudios de historia natural de los Reptiles, pues tiene una clara aplicación en el cálculo de densidad de poblaciones y en conservación. En general, las especies de mayor tamaño muestran un dominio vital mayor (i. e., 1,1 ha en *T. lepidus*; Salvador *et al.*, 2004) que las de menor tamaño (i. e., 0,0024 ha en *Podarcis carbonelli* Pérez-Mellado, 1981; Vicente, 1989b), pero el tamaño del dominio vital puede cambiar a lo largo del año (i. e., *V. latastei*; Martínez-Freiría *et al.*, 2010), entre años, y típicamente varía entre sexos (i. e., 312 m² en machos y 74 m² en hembras de *P. algirus*; Salvador y Veiga, 2001) y estado ontogénico de los individuos (i. e., 1,7-170,0 m² en subadultos y juveniles, y 8,5-442,0 m² en machos adultos de *I. cyreni*; Aragón *et al.*, 2004). Independientemente de las relaciones filogenéticas, los típicos forrajeadores activos normalmente precisan un dominio vital mayor (i. e., media de 1,2 ha en *R. scalaris*; Blázquez, 1995a) que los forrajeadores pasivos (i. e., 0,06 ha en *Vipera latastei*; Brito, 2003b). Dentro del dominio vital las especies realizan movimientos de corta duración, en los que vuelven a su refugio en el mismo día, y que son interpretados como movimientos para termorregular; pueden realizar movimientos de varios días de duración, en los que cambian de refugio y que se interpretan como movimientos de carácter trófico; y movimientos que pueden extenderse hasta un mes, amplían considerablemente el dominio vital, y que están asociados a la actividad reproductora –i. e., *Hierophis viridiflavus* (Lacépède, 1789); Ciofi y Chelazzi, 1994–. Un caso extremo es el de las tortugas marinas; ejemplares de *D. coriacea* procedentes del Caribe se acercan a la plataforma continental ibérica (Eckert, 2006) y esta especie está considerada el Vertebrado marino que puede realizar las migraciones más largas (James y Mrosovsky, 2004).

Ecología trófica

Entre los Quelonios, algunos se alimentan de vegetales, otros de animales y otros son omnívoros; entre los Escamosos, los Saurios son mayoritariamente carnívoros (principalmente Invertebrados) y entre las especies ibéricas, algunas ingieren ocasionalmente frutos y flores; todos los Ofidios son carnívoros y las especies ibéricas depredan fundamentalmente sobre Vertebrados.

En general, los Reptiles tienden a ser estenófagos cuando hay elevada disponibilidad de alimento y eurífagos en la situación contraria.

En animales, las estrategias de forrajeo se pueden resumir en dos, que encajan muy bien con el comportamiento depredador de los Reptiles, la caza al acecho y el forrajeo activo (Schoener, 1971). La primera estrategia implica poca inversión de energía en la búsqueda de alimento, una baja tasa de ingestión de energía por unidad de tiempo y en general, la captura de presas móviles; en la segunda estrategia los presupuestos energéticos y temporales y la movilidad de las presas son contrarios; lógicamente, los fitófagos son forrajeadores activos. Esta bimodalidad está profundamente arraigada en la filogenia de los Reptiles actuales y no se encuentran situaciones intermedias (Vitt y Caldwell, 2014). La mayoría de los Quelonios y Saurios ibéricos son forrajeadores activos (excepto *T. mauritanica* en medios artificiales; Valverde, 1967), mientras que en Ofidios encontramos forrajeadores pasivos (típicamente los Vipéridos; Santos *et al.*, 2007a) y activos (i. e., *R. scalaris*; Pleguezuelos *et al.*, 2007a).

Las dos especies de tortugas terrestres y algunas marinas en el ámbito ibérico –*Testudo* sp., adultos de *Chelonia mydas* (Linnaeus, 1758)– son fitófagas (Andreu, 1987; Monzón-Argüello *et al.*, 2011). Los Saurios de mayor tamaño ingieren materia vegetal, especialmente frutos carnosos durante el verano (i. e., *Lacerta bilineata* Daudin, 1802, *T. lepidus*, Braña, 1984; Mateo, 1988); Saurios insulares de pequeño tamaño también pueden ingerir mucha materia vegetal, como *Podarcis lilfordi* (Günther, 1874) durante el invierno (Sáez y Traveset, 1995). Reptiles que se alimentan de flores llevan adherido en su cuerpo polen y se han comprobado casos de polinización (i. e., *P. lilfordi*; Pérez-Mellado y Traveset, 1999). En general, las especies fitófagas también actúan como dispersantes de semillas de algunos de los vegetales de los que se alimentan –i. e., *Podarcis pityusensis* (Boscá, 1883); Traveset, 1995–.

Los Reptiles ibéricos detectan sus presas mediante la vista y por estímulos químicos. *Chamaeleo chamaeleon* es un ejemplo de reptil que basa la captura de sus presas en la vista, y está además provisto de ojos que se mueven en sus órbitas independientemente. Entre el resto de especies, es fácil descubrir las que son nocturnas, pues poseen grandes ojos, normalmente provistos de pupila vertical, parcialmente cerrada con luz de día (i. e., *T. mauritanica*). Los Anfisbenios ibéricos (*Blanus* sp.) son prácticamente ciegos, pues de los ojos solo conservan manchas pigmentarias bajo la piel, que probablemente le informen si se encuentra en el interior o exterior de sus galerías.

Aquellos que detectan sus presas por estímulos químicos se basan en la olfacción a través de las fosas nasales y del órgano de Jacobson; con el primer sistema detectan las partículas volátiles de menor peso molecular y con el segundo las partículas en el aire de mayor peso molecular y aquellas depositadas en una superficie. *Vipera latastei* llega a utilizar el extremo vivamente coloreado de su cola como señuelo para atraer a sus presas (Parellada y Santos, 2002).