

Coloración del pliegue gular en *Anolis* (Sauria: Iguanidae)

Lic. Evelyn Marichal Arbona¹, Lic. Ernesto Aranda Pedroso²

¹Centro de Investigaciones de Ecosistemas Costeros.

²Curador. Museo Nacional de Historia Natural de Cuba

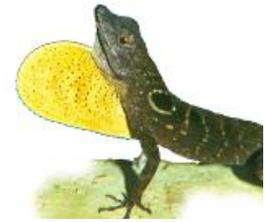
Introducción

Los animales se comunican por medio de señales que incluyen los despliegues visuales y auditivos. (Nicholson *et al.*, 2007).

Entre los animales que mejor ejemplifican la comunicación visual están los lagartos de la familia Iguanidae. Muchas de sus especies tienen estructuras y colores llamativos en combinación con patrones conductuales diversos.

Dentro de los iguanidos, los lagartos del género *Anolis* son los de mayor irradiación adaptativa en Cuba y el Caribe. Poseen excelente vista, con una gama cromática que se extiende hasta el ultravioleta (Fleishman y Persons, 2001).

Un rasgo característico del género, es el pliegue gular (Fitch y Hillis, 1984), órgano especializado para la comunicación visual, presente sobre todo en aquellos que viven en los bosques, donde no son fáciles de distinguir dentro del follaje (Rodríguez *et al.*, 2003).



Anolis quadriocellifer.
Foto cortesía de Luis M. Díaz

Características del pliegue gular de *Anolis*

Conocido como pañuelo, el pliegue gular de los anolis representa un ejemplo clásico de un sistema de señalización del cual su función y evolución está pobremente dilucidada. Consiste en un pliegue de piel bajo la barbilla, soportado por el segundo cartílago ceratobranquial del esqueleto hiodes (Fig. 1); una modificación de los arcos branquiales de los peces que se extiende y contrae voluntariamente (Font y Rome, 1990).

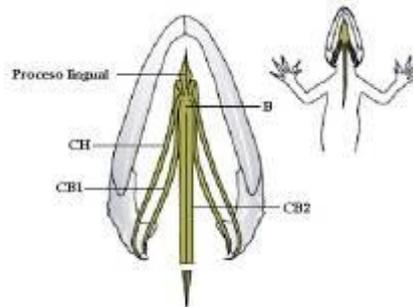


Fig. 1 Hioide de *A. equestris*. B: basihial; CB: ceratobranquial; CH: ceratohial. Tomado de Font y Rome, 1990

El pliegue varía mucho entre las especies en cuanto al tamaño, color y patrón de dibujos (Nicholson *et al.* 2007).

Todos los machos presentan un pliegue con una particularidad en las especies *A. bartschi* y *A. vermiculatus*. Losos (2009) plantea que ambas especies carecen del pliegue, pero, coincidimos con Rodríguez y Larramendi (2003) cuando señalan que los pliegues de estas especies no son longitudinales, sino transversales y por tanto no los distienden como los machos de las demás.

Algunas especies, como *A. woodi* [Savage, 2002], aclaran y oscurecen el pliegue, pero en la mayoría, el cambio de color es mínimo (Losos, 2009).

Una modificación similar del segundo cartílago ceratobranquial, aparecen en otros tipos de lagartos. Tal es el caso de las iguanas (familia Iguanidae, al igual que los anolis) con la papada, y algunos representantes de la familia Agamidae. En la mayoría de los casos, el pliegue no es semejante al de los anolis, pero en el sur de Asia el género *Sitana* y el género *Otocryptis*, tienen pliegues gulares muy similares en apariencia y función al de los anolis (Losos, 2009).

Los pliegues son usados para la comunicación en una gran variedad de contextos, incluyendo el reconocimiento entre las especies (Losos, 1985), el cortejo, los encuentros intra e intersexuales, la localización de un recurso natural (Nicholson *et al.*, 2007), en la defensa ante algún depredador (Leal y Rodríguez-Robles, 1997), y como una señal de territorialidad entre los machos (Fleishman, 1992). Aunque los individuos no vean algún intruso, extienden repetidas veces el pliegue para advertir su presencia e indicar que el territorio está protegido, o, para atraer a las hembras (Losos, 2009).

Modelos de coloración del pliegue gular en *Anolis*

Las principales causas de la variación en los pliegues gulares son sus patrones de coloración que, son usados desde principios de siglo en las descripciones taxonómicas de especies (Shwartz y Henderson, 1923).

La combinación de colores del pliegue gular con movimientos de cabeza, en anolis, son clasificadas en simples, compuestas o complejas (Fig. 1). Las simples comprenden la extensión de un pliegue gular de un solo color y un patrón simple de oscilación de cabeza. Las compuestas ocurren cuando el pliegue presenta un color central rodeado por un segundo color y un patrón de oscilación de la cabeza relativamente simple. Las complejas resultan cuando el pliegue posee un patrón de dos o más colores, y una oscilación de la cabeza relativamente independiente a la extensión del pliegue gular (Vitt y Cadwell, 2009). Esta clasificación es un mero intento de ordenar la información, porque toda la variedad de combinaciones no está reflejada.

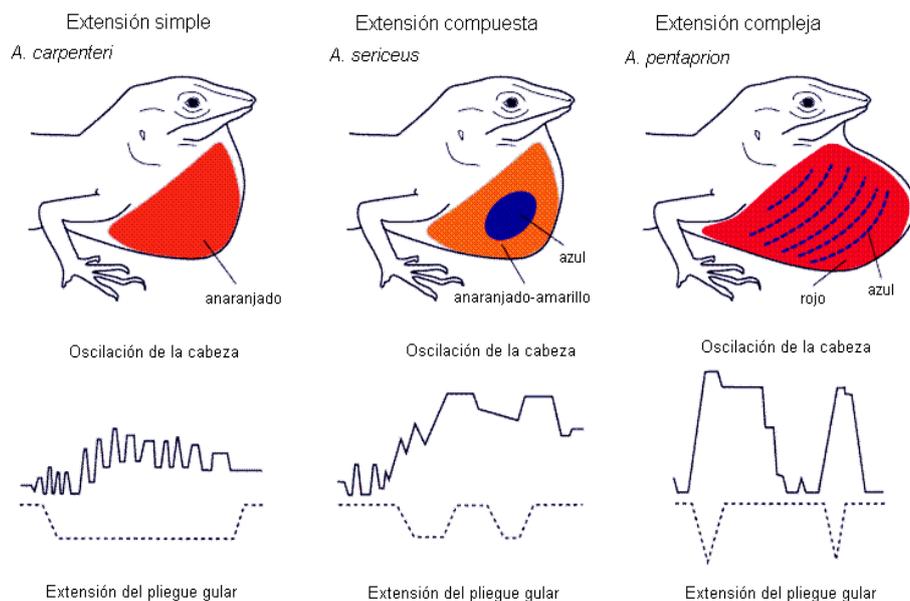


Fig 2. Tres tipos de extensiones visuales en el género *Anolis*. Tomado de Vitt y Cadwell, 2009.

Anteriormente hemos planteado la dependencia de las características del pliegue con las funciones que realizan. En ese sentido, se hacen más notables algunos pliegues que presentan una marca central o mancha de color contrastante, por ejemplo, *A. sericeus* o *A. cupreus* con un pliegue tricolor. Sin embargo, anolinos como *A. homolechis* y *A. argenteolus*, que poseen un patrón de colores basado en grises o blanquecinos, será el menos vistoso, pero posiblemente el de menos vulnerabilidad ante los depredadores.

Otro ejemplo de pliegues notables, son las especies que viven en climas estacionalmente secos, donde la reproducción está limitada a la época lluviosa del año. Estas especies poseen pliegues de colores muy brillantes y vistosos. En contraste, la mayoría de las especies de ambientes no estacionales, que se desarrollan en bosques lluviosos o en bosques muy húmedos poseen menos colorido en sus pliegues, muchos son opacos o blanquecinos. Esta asociación de los colores de los pliegues con los ambientes, es aparentemente entre las especies, pero también se produce dentro de las especies (Fitch y Hillis, 1984). Según Nicholson *et al.* (2007) la coloración del pliegue constituye una señal tanto para individuos coespecíficos como los heteroespecíficos. Algunas especies son muy parecidas entre sí externamente y la principal diferencia morfológica es la coloración del pliegue gular, tales como: *A. homolechis* (color blanco o grisáceo claro) y *A. jubar* (color varía entre amarillo pálido y naranja oscuro); *A. guafe* (color blanco amarillento) y *A. confusus* (color amarillo); *A. rubribarbus* (con bandas semilunares amarillas y rojas) y *A. imias* (color naranja claro con bandas anaranjadas oscuras).

Las especies de *Anolis* en el Caribe, presentan un total de 13 colores reconocidos para el pliegue gular (rojo, amarillo, verde, verde-amarillo, azul, naranja, negro, blanco, durazno, gris, rosa, violeta, carmelita). Los colores amarillo, naranja y rojo son los más comunes, aparecen entre 42–83 % del total de las especies.

Los pigmentos en el pliegue gular de *Anolis*

La coloración del pliegue gular y de la piel corporal en *Anolis* resulta de una combinación de pigmentos carotenoides, pteridinas, melaninas y colores estructurales (Cooper y Greenberg, 1992).

La dermis de los anolis y otros reptiles contienen grupos cromatóforos que están constituidos por tres capas principales (Fig. 3). Más superficialmente se encuentran los xantóforos que contienen pterinosomas (pteridinas) y vesículas de carotenoides que absorben longitudes de onda corta (carotenoides 400-500 nm y pterinas 340-500nm). Debajo se encuentran los iridóforos que contienen plaquetas cristalinas que reflejan y dispersan la luz formando colores estructurales. Finalmente, debajo de los iridóforos se encuentran los melanóforos (contienen melanina), que absorben la luz a lo largo del espectro (Macedonia *et al.*, 2000). Cualquier cambio en un componente de una unidad cromatófora puede alterar dramáticamente el color expuesto (Grether *et al.*, 2004).

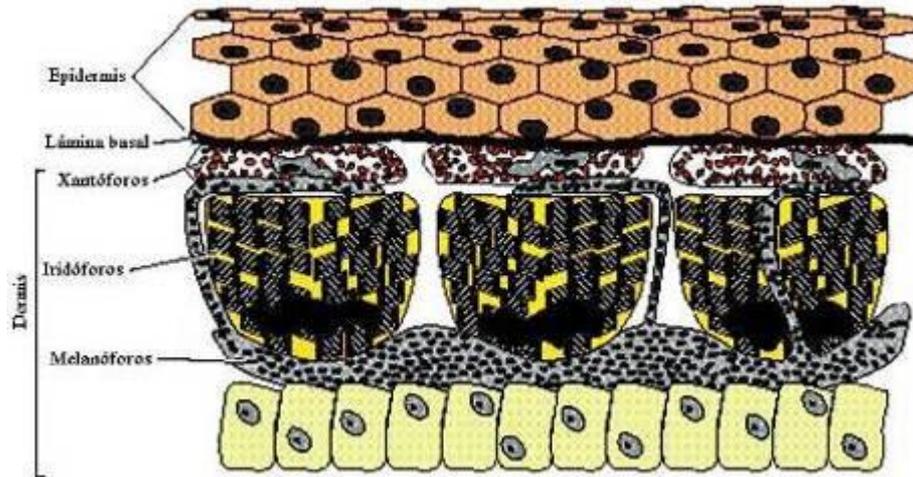


Fig 3. Capas de cromatóforos en piel de lagartos. Tomado de Vitt y Cadwell, 2009.

La coloración ultravioleta en el pliegue gular de Anolis

Fleishman *et al.* (1993) informó la señalización ultravioleta, en tres especies de *Anolis* de Puerto Rico, no obstante al encontrar que el pico de reflectancia ultravioleta estaba ausente en dos especies de la misma localidad, concluyó que la capacidad de los anolis de Puerto Rico, para emitir en el ultravioleta, es dependiente del microhábitat y la disponibilidad de luz, pues la reflectancia fue común en especies de hábitats abiertos y fue mínima en especies de bosque denso (donde la luz ultravioleta es absorbida por la canopia).

Esto corresponde con lo planteado por Fleishman (1992), acerca de que la diversidad en el color de los pliegues se debe en parte al grado de visibilidad de los diferentes colores en las condiciones de iluminación de diferentes microhábitats, porque estos se diferencian en la calidad espectral. Según Endler (1993) para ser muy llamativo un parche de color, debe tener un espectro de reflectancia que corresponda con la intensidad de luz del ambiente y simultáneamente contraste con el fondo.

Causas de la diversidad de pliegues gulares en Anolis

La variación en la morfología del pliegue gular de los anolis es impresionante y algunos autores han estudiado la evolución de los mismos (Fitch y Hillis, 1984; Rand y Williams, 1970; Nicholson *et al.*, 2007); estos autores plantean tres hipótesis que explican la diversidad observada en los pliegues.

La primera de ellas es el **reconocimiento de las especies**, y predice que las especies simpátricas evolucionan para diferenciar a los individuos coespecíficos y heteroespecíficos, lo cual implica diferencias en los patrones de pliegues gulares (Rand y Williams, 1970). La cualidad del reconocimiento contribuye a evitar el cruzamiento entre dos individuos de especies diferentes y así asegurar la perpetuación de un determinado genofondo (Losos, 2009).

Como la conducta en los anolis está determinada por los sentidos visuales, determina en la selección de la pareja los individuos que mejor se comuniquen. Esta es la base de la teoría conductiva sensorial (Endler, 1992), que ha sido aplicada a las especies con comunicaciones acústicas y visuales. La efectividad de las señales de la extensión de los pliegues y la oscilación de la cabeza depende del contexto ambiental. Colores diferentes son más detectables en ambientes diferentes (Endler, 1993, Fleishman, 2000). Explicado de manera simple: en un bosque tupido, las pocas luces que penetran son en primera instancia las longitudes de onda para la luz verde y amarilla del espectro electromagnético; consecuentemente, los pliegues que tienden a ser amarillos y blancos son favorecidos. Mientras que en las áreas abiertas, está disponible todo el espectro electromagnético y los colores de pliegue óptimos para las señales visuales, son aquellos de tonalidades oscuras, pues tienen propiedades de baja reflectividad y transmisión y así contrastan más con el entorno brillante (Fleishman, 2000).

La segunda hipótesis es la **convergencia de ecomorfos** (Harmon *et al.*, 2005), que plantea que las especies que viven en hábitats de similar estructura poseen una morfología del pliegue gular semejante. Es conocido que el color y el tamaño del pliegue están fuertemente asociados con los hábitats estacionales; tal vez haya alguna compensación para el débil desarrollo de uno por el fuerte desarrollo del otro (Fitch y Hillis, 1984). Aún así Nicholson *et al.* (2007), analizaron esta teoría en los anolis del Caribe y no encontraron evidencias que las soporten. Pues las especies de un mismo tipo de hábitat eran encontradas a menudo en ambientes de intensidades luminosas muy diferentes y distribuidas desde el bosque interior hasta espacios abiertos.

Entre las características más llamativas y estudiadas se encuentra la coloración brillante típicamente desarrollada por los machos.

La tercera hipótesis hace referencia a la **selección sexual**, plantea que la mayoría de los ornamentos en aves y peces y la coloración del pliegue gular, garganta y vientre de varios lagartos, son sexualmente seleccionadas (Andersson, 1994). Para los anolis del continente, Fitch y Hillis (1984) presentaron evidencia de que la selección del macho por la hembra podría explicar en parte, una asociación entre la morfología del pliegue gular, el hábitat y la etapa reproductiva.

En los anolis, los machos llaman a las hembras mediante señales visuales que consisten en elevaciones del cuerpo, erizamiento de crestas, extensiones del pliegue gular y persecuciones (Rodríguez y Larramendi, 2003). En este cortejo, las hembras responden a los cabeceos o a las extensiones de los pliegues gulares, o a los dos, y a veces arquean sus cuellos para indicar receptividad.

Aunque la hembra no tenga muchas opciones para escoger, debido a la territorialidad de los machos (Jensen *et al.*, 2001), los machos se esfuerzan en sus proyecciones visuales para ser aceptados. En esas proyecciones los machos deben sugerir sus capacidades de fertilidad mediante indicadores que las hembras reconozcan y seleccionen. Por ejemplo, estudios recientes indican que los colores amarillo y rojo en los pliegues de *A. humilis* y *A. sagrei*, son producidos por pterinas y carotenoides, pigmentos que son utilizados en las plumas de las aves como señales de buena salud (Steffen y McGraw, 2007). Si el color del pliegue varía entre los individuos en dependencia de las condiciones de salud, quizás reflejen las diferencias en las habilidades para ingerir determinado grupo de nutrientes en sus alimentos (Losos, 2009). Otro ejemplo se produce en la hembra de *A. carolinensis*, la cual prefiere a los machos con pliegues rojos a los machos con pliegues de colores más pálidos y opacos (Vitt y Cadwell, 2009).

Sin embargo, en los estudios realizados para comprobar la teoría de la selección sexual se encuentran opiniones que la contradicen o al menos que la dejan en dudas. Greenberg y Noble (1944) encontraron que el color del pliegue gular no afecta significativamente la preferencia de las hembras cuando había 1m entre ellas y los machos; además concluyeron que el despliegue de un pañuelo rojo en *A. carolinensis* tiene valor significativo en la atracción de las hembras, a una distancia aproximadamente de 4m. Crews (1975) también investigó este efecto cuando hay mayor cercanía en *A. carolinensis* y encontró que las hembras fueron menos receptivas sexualmente a los machos que no podían extender el pañuelo. Sugiere entonces que la habilidad de extenderlo es más importante que el color. Tokarz (2002) y Tokarz *et al.* (2005), al determinar la proporción de hembras que copulan en *Anolis sagrei* no detectaron influencia de la extensión del pliegue gular en la selección de pareja cuando están muy cerca y plantean que el movimiento de la cabeza puede ser suficiente para llamar la atención de las hembras.

Los pliegues femeninos

En la mayoría de las especies, las hembras no poseen pliegue gular desarrollado lo que constituye un carácter de dimorfismo sexual. Ellas muestran todas las gradaciones, desde las especies en las cuales no hay huella del pliegue, hasta aquellas que muestran el mismo indicio del macho. Presumiblemente, en cada instancia el desarrollo del pliegue en el macho y en la hembra, está estrechamente relacionado con la estructura social y la conducta (Fitch y Hillis, 1984). En algunas especies, las hembras poseen un pliegue más pequeño que el del macho, en otras el pliegue es más grande (Fitch y Hillis, 1984). La coloración de los pliegues también puede diferir entre los sexos, en los machos tiende a ser más intenso y de patrón más complejo que en las hembras (Bartlett y Bartlett, 2003).

Desafortunadamente, es poco conocido el uso que le dan las hembras al pliegue gular. Una pequeña información de tres especies, permite hacer algunas generalidades. Las hembras de *A. carolinensis* usan raramente el pliegue en encuentros intersexuales (Jenssen *et al.*, 2000), mientras que la hembra de *A. valencienni* lo usa principalmente para disuadir los cortejos de los machos, incluyendo a aquellos de otras especies (Hicks y Trivers, 1938). Las hembras de *A. carolinensis* y *A. bahorucoensis* usan sus pliegues en encuentros intrasexuales (Orrel y Jenssen, 2003).

Métodos para medir la coloración del pliegue de los Anolis

En animales, especialmente en aves, la coloración es el resultado de procesos complejos que incluyen componentes físicos, plumaje, sistema sensorial del observador potencial y las condiciones ambientales (Endler, 1992). Los estudios de coloración de los anolis se han basado en su mayoría en observaciones visuales y descripciones verbales. Este método tiene

el inconveniente de tener poca repetitividad y de que el juicio del color en los humanos es subjetivo, debido al estrecho espectro de visión (Schmits-Ornes, 2006).

Actualmente se aplican técnicas como la espectrofotometría (Macedonia et al 2003), para cuantificar la coloración del pliegue en relación con la iluminación del ambiente entre poblaciones de *A. carolinensis*; este es un método costoso y exacto que detecta un espectro más amplio de ondas, pero no mide la coloración de los animales de manera holística, lo cual es importante para interacciones entre aspectos de la señal visual (Endler y Mielke, 2005).

Otro método de reciente uso es la combinación de fotografía digital y programas informáticos, menos costoso que el anterior, aunque continua con la limitación de detectar solo porción visible del espectro (Stevens *et al.*, 2007; Urgellés, 2010).

El pliegue gular del género *Anolis* es un rasgo distintivo de ese género que es empleado hábilmente en su comunicación visual. La gran radiación de este género en el Caribe, generó una inmensa variación del pliegue causa de aislamiento reproductivo en la mayoría de las especies. Todavía queda mucho por descubrir acerca de este pintoresco órgano, sobretodo por el vertiginoso desarrollo de nuevas tecnologías.

Referencias Bibliográficas.

- Andersson, M. 1994. *Sexual Selection*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- Bartlett, R.D. y P. Bartlett. 2003. *Reptiles and Amphibians of the Amazon: An Ecotourist's Guide*. University Press of Florida: Gainesville, FL.
- Cooper, W.E. y N. Greenberg 1992. *Reptilian coloration and behavior*. In: Gans C, Crews D, eds. *Biology of the Reptilia: Hormones, Brain and Behavior Series*. Chicago: University Press. pp 578.
- Crews, D. 1975. Inter and intraindividual variation in display patterns in the lizard, *Anolis carolinensis*. *Herpetologica* 31: 37- 47.
- Endler, J.A. 1992. Signals, signal conditions, and the direction of evolution. *American Naturalist* 139:S125–153.
- Endler, J.A. 1993. The color of light in forests and its implications. *Ecological Monographs* 63:1–27.
- Endler, J.A. y P.W. Mielke 2005. Comparing entire colour patterns as birds see them. *Biological Journal of the Linnean Society* 86: 405–431.
- Fitch H.S. y D.M. Hillis 1984. The *Anolis* dewlap: Interspecific Variability and Morphological Associations with Habitat. *COPEIA* 2: 315-325.
- Fleishman, L.J. 1992. The influence of sensory system and the environment on motion patterns in the visual displays of anoline lizards and other vertebrates. *American Naturalist*. t 139:S36–S61.
- Fleishman L.J., E.R. Loew y M. Leal 1993. Ultraviolet vision in lizards. *Nature* 365:397.
- Fleishman, L.J. 2000. Signal function, signal efficiency and the evolution of anoline lizard dewlap color. In: Y. Espmark, T. Amundsen, and G. Rosenqvist, eds., *Animal Signals: Signalling and Signal Design in Animal Communication*. Tapir Academic Press: Trondheim, Norway Pp. 209–236.
- Fleishman, L.J. y M. Persons 2001. The influence of stimulus and background colour on signal visibility in the lizard *Anolis cristatellus*. *Journal of Experimental Biology* 204: 1559–1575.
- Font E. y L.C. Rome 1990. Functional morphology of dewlap extension in the lizard *Anolis equestris* (Iguanidae). *Journal of Morphology* 206: 245–258.
- Greenberg B. y G.K. Noble 1944. Social behavior of the American chameleon (*Anolis carolinensis* Voigt). *Physiological Zoology* 17:392–439.
- Grether, G.F., G.R. Kolluru y K. Nersissian 2004. Individual colour patches as multicomponent signals. *Biology Review* 79: 583-610.
- Harmon L.J., J.J. Kolbe, J.M. Cheverud y J.B. Losos 2005. Convergence and the multidimensional niche. *Evolution* 59: 409–421.
- Jenssen, T.A., K.S. Orrell y M.B. Lovern 2000. Sexual dimorphisms in aggressive signal structure and use by a polygynous lizard, *Anolis carolinensis*. *COPEIA* 2000: 140–149.
- Jenssen, T.A., M.B. Lovern y J.D. Congdon 2001. Field-testing the protandry-based mating system for the lizard, *Anolis carolinensis*: Does the model organism have the right model? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 50:162–172.
- Leal, M. y J.A. Rodríguez-Robles 1997. Signalling displays during predator-prey interactions in a Puerto Rican anole, *Anolis cristatellus*. *Animal Behaviour* 54:1147–1154.
- Losos, J.B. 1985. An experimental demonstration of the species-recognition role of *Anolis* dewlap color. *COPEIA* 1985: 905–910.
- Losos, J.B. 2009. *Lizards in an evolutionary tree*. University of California Press. Berkeley, Los Angeles, London.
- Macedonia, J.M., S. James, L.W. Wittle, y D.L. Clark. 2000. Skin pigments and coloration in the Jamaican radiation of *Anolis* lizards. *Journal of Herpetology* 34:99-109.
- Macedonia, J.M., A.C. Echernacht y J.W. Walguarnery 2003. Color variation, habitat light, and background contrast in *Anolis carolinensis* along a geographical transect in Florida. *Journal of Herpetology* 37:467-478.
- Nicholson, K.E., L.J. Harmon y J.B. Losos 2007. Evolution of *Anolis* lizard dewlap diversity. *PLoS One* 2(3):274.
- Orrell, K.S. y T.A. Jenssen 2003. Heterosexual signalling by the lizard *Anolis carolinensis*, with intersexual comparisons across contexts. *Behaviour* 140: 603–634.
- Rand, A.S. y E.E. Williams 1970. An estimation of redundancy and information content of anole dewlaps. *American Naturalist* 104: 99-103.
- Rodríguez, L.S., A.B. Torres y A.M. Hernández 2003. Trepadores excelentes. En *Anfibios y Reptiles de Cuba*. Ed. Lourdes Rodríguez Shettino. UPC print, Vaasa, Finlandia. p. 110-127.
- Savage, J.M. 2002. *The Amphibians and Reptiles of Costa Rica*. University of Chicago Press: Chicago.
- Schmits-Ornes, A. 2006. Using colour spectral data in studies of geographic variation and taxonomy of birds: examples with two hummingbirds genera, *Anthracothorax* and *Eulampis*. *Journal of Ornithology* 147: 495-503.
- Shwartz, A. y R.W. Henderson 1923. *A guide to the identification of the amphibians and reptiles of the West Indies (exclusive of Hispaniola)*. Milwaukee Public Museum, Milwaukee.
- Steffen, J.E. y K.J. McGraw 2007. Contributions of pterin and carotenoid pigments to dewlap coloration in two anole species. *Comparative Biochemistry and Physiology* 146: 42–46.
- Stevens, M., C.A. Párraga, I.C. Cuthill, J.C. Partridge y T.S. Troscianko 2007. Using digital photography to study animal coloration. *Biological Journal of the Linnean Society* 90: 211- 237.
- Tokarz, R.R. 2002. An experimental test of the importance of the dewlap in male mating success in the lizard *Anolis sagrei*. *Herpetologica* 58:87-94.
- Tokarz, R.R., A.V. Paterson y S. Mcmann 2005. Importance of dewlap display in male mating success in free-ranging brown anoles (*Anolis sagrei*). *Journal of Herpetology* 39 (1): 174–177.

Urgellés, Y. 2010. Morfometría y coloración del pliegue gular en tres subespecies de *Anolis jubar* (Sauria: Iguanidae) :pp1-74.
Vitt, L.J. y J.P. Cadwell 2009. *Herpetology*. 3ra Edición, Academic Press. Burlington.

Coloración del pliegue gular en *Anolis* (Sauria: Iguanidae)

Coloring of the gular fold in *Anolis* (Sauria: Iguanidae)

Entre los animales que mejor ejemplifican la comunicación visual están los lagartos de la familia Iguanidae. Muchas de sus especies tienen estructuras y colores llamativos en combinación con patrones conductuales diversos. Dentro de los iguánidos, los lagartos del género *Anolis* son los de mayor irradiación adaptativa en Cuba y el Caribe. Poseen excelente vista, con una gama cromática que se extiende hasta el ultravioleta; un rasgo característico del género, es el pliegue gular, órgano especializado para la comunicación visual, presente sobre todo en aquellos que viven en los bosques, donde no son fáciles de distinguir dentro del follaje.

Among the animals that best exemplify visual communication are the lizards of the Iguanidae family. Many of its species have striking structures and colors in combination with diverse behavioral patterns. Within the iguanids, the lizards of the genus *Anolis* are the ones with the greatest adaptive radiation in Cuba and the Caribbean. They have an excellent view, with a color range that extends to the ultraviolet; A characteristic feature of the genus, is the gular fold, specialized organ for visual communication, present mainly in those who live in the forests, where they are not easy to distinguish within the foliage.

