



# Efeutos de l'autotomía y la rexeneración en llacértidos

Figura 1. Podarcis muralis (semeya de l'autora)

Por Irene Fernández Rodríguez

Doctora en Biología pola Universidad d'Uviéu  
irefdezrguez@hotmail.com

Algunos de los factores más influyentes nos ciclos de vida de los organismos son la fenología de ciertos acontecimientos clave y la cantidad de recursos que se destinen a ellos. N'otres pallabres, por mor de lo siempre acotao de los recursos vitales, las decisiones sobre cuándo y a ónde se destinen van definir los ciclos de vida de los individuos (Roff, 1992; van der Meer, 2019). Nesti escenariu, la inver-

sión nel desarrollu d'un rasgu va implicar una menor cantidad de recursos disponibles pa otros rasgos, desencadenando conflictos d'asignación de recursos, tamién conocíos como *trade-offs* d'asignación de recursos (Stearns, 1992). Los *trade-offs* son mui comunes nos organismos y tienen consecuencias tanto a nivel fisiolóxicu como evolutivu, constituyendo hasta la base de delles teorías de ciclos de vida (Stearns, 1992).



Los conflictos d'asignación varien en función del factor acotante: puen surdir cuando la dedicación de tiempu a una actividá implica l'abandonu d'otres, cuando'l desarrollu d'un rasgu funcional compromete'l desarrollu o rendimientu d'otros (*trade-off* funcional), o cuando los factores qu'acoten son la enerxía y los recursos disponibles pal desarrollu de dellos rasgos (*trade-off* d'asignación de recursos). Dalgunos exemplos clásicos de *trade-offs* d'asignación de recursos n'animales ye la inversión na reproducción actual frente a la reproducción futura, nel crecimentu frente a la reproducción, que, n'organismos con crecimentu indetermináu, implica la decisión de cuándo alcanzar la madurez sexual o nel tamañu del güevu frente al tamañu de la puesta, etc. (Elliott, 1994; Roff, 2002).

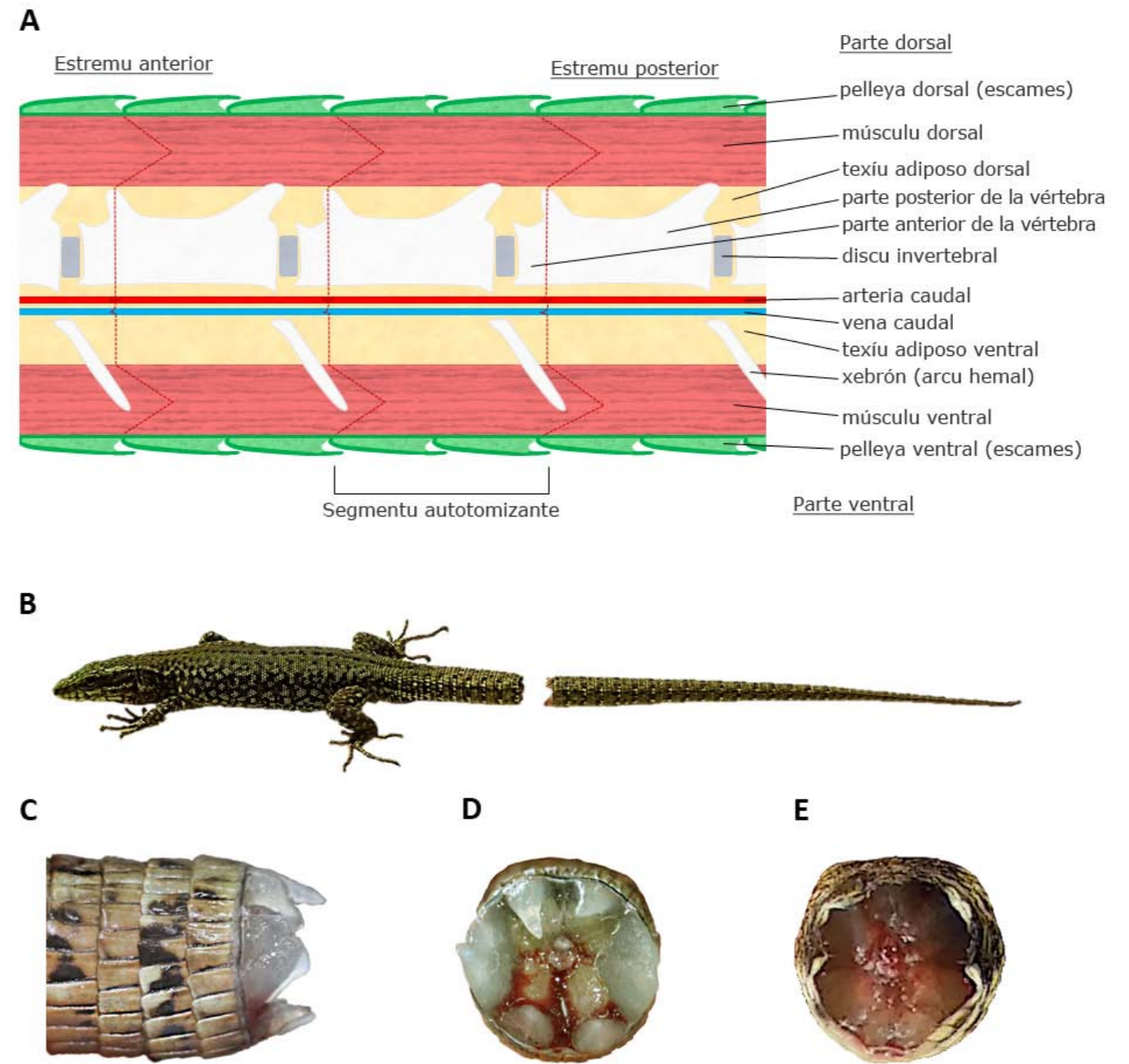
### ¿QUÉ YE L'AUTOTOMÍA?

Autotomía, del griegu aut(o)-(αὐτός), qu'actúa por o sobre sí mesmu, + -tomía (-τομία), corte, definióse, nun primer momentu, por Fredericq (1892) como la perda voluntaria (ye dicir, non traumática) d'una parte del cuerpu como un actu reflexu cuando l'animal se siente amezáu. Acordies con Emberts *et al.* (2019), l'autotomía evolucionó de manera independiente, pelo menos, nueve veces en dellos grupos animales, mesmo invertebraos que vertebraos. Los grupos animales capaces d'autotomizar partes del cuerpu son: cnidarios, anélidos, moluscos (gasterópodos, bivalvos y cefalópodos), platelmintos, nematodos, forónidos, artrópodos (insectos, arácnidos y decápodos), equinodermos, hemicordaos y vertebraos (anfibios, reptiles y mamíferos). L'autotomía suel dase al traviés de planos de partición predefiníos que faciliten la rotura, minimicen los costos asociaos a la firida reduciendo la perda de líquidos y la probabili-

dá de contrayer infeiciones y aceleren la curación de la firida (Maginnis, 2006). El beneficiu más común de l'autotomía ye sobrevivir a ataques non mortales de depredadores (Fleming *et al.*, 2007; Emberts *et al.*, 2019), pero, pa dellos animales, l'autotomía tamién ofrez otros beneficios, como solucionar complicaciones de la muda (Maginnis, 2008), eliminar toxines d'una parte del cuerpu (Moore *et al.*, 1989) o sobrevivir a daños físicos causaos por factores abióticos (Wulff, 2006).

Nos vertebraos, l'autotomía ye mui frecuente en reptiles y, sobre manera, en saurios, nos que ta perestendida en trece de les venti families de saurios (Clause & Capaldi, 2006). L'autotomía caudal en saurios ocurre al traviés de planos de partición presentes nes vértebres postpigales, que son con mayor frecuencia intravertebrales, por exemplu en llacértidos, escíncidos, geckos, cordílidos o teíidos, qu'intervertebrales, por exemplu en dalgunes especies d'agámidos. Los planos de partición intravertebrales altraviesen cada vértebra tresversalmente, pasando pel centru y pel arcu neural (ver Figura 1). Bellairs & Bryant (1985) revisaron dafechu les carauterístiques y mecanismos de l'autotomía caudal en saurios y, particularmente, en llacértidos.

En saurios, l'autotomía caudal úsase frecuentemente como estratexa d'antidepredación y tien una gran incidencia en poblaciones naturales de dalgunes especies, nes que más de la metá de la población adulta autotomizó la cola, a lo menos, una vez na vida (Arnold, 1988; Downes & Shine, 2001; Pafilis *et al.* 2008 pa llacértidos). L'autotomía caudal non solo permite al llagartu llibrase del depredador cuando lu agarra pela cola, sinón qu'amás crea una distraición efeutiva del depredador pa facilitar la fuxida al facer la cola movimientos complexos y saltos potentes al



#### ARRIBA

Figura 2. A, representación esquemática d'una seición llonxitudinal de la cola d'una llagartesa adulta, mostrando la zona de rotura por autotomía (*Iliaes coloraes*), altravés del músculu, la grasa, la vértebra y los vasos caudales. B, machu adultu de llagartesa de muria (*Podarcis muralis*) xusto dempués de l'autotomía caudal. C, D, vistas llateral y tresversal de la cola recién autotomizada d'un machu adultu de *P. muralis*. E, Vista tresversal del muñón de la cola d'un machu adultu de *P. bocagei* darréu de l'autotomía. Garrao de Fernández-Rodríguez [2021].

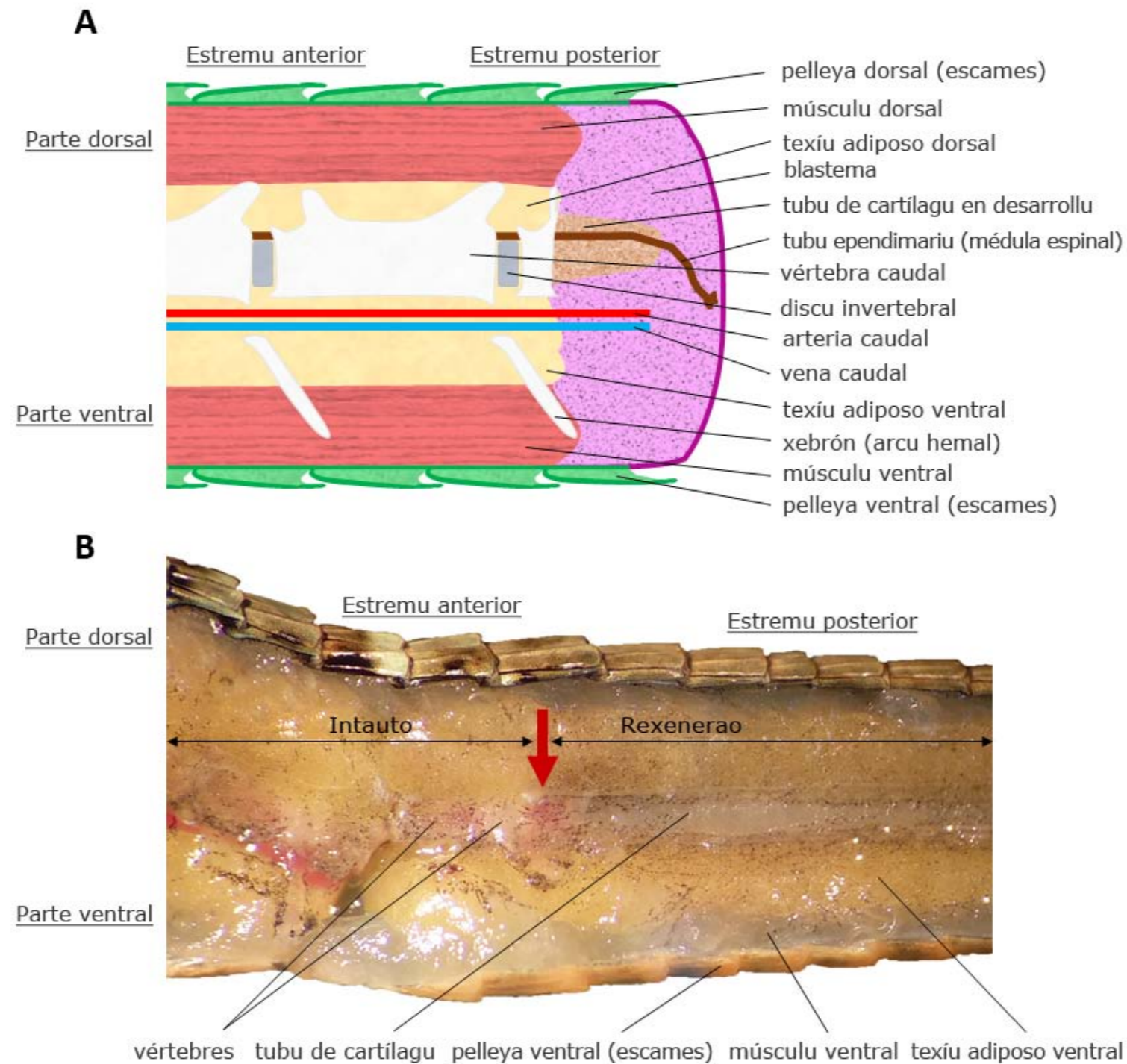


desprendese (Dial & Fitzpatrick, 1983; Arnold, 1988; Fernández-Rodríguez & Braña, 2020). Por embargu, en munches especies de saurios la cola tien un papel importante na llocomoción, na señalización social y na acumulación de reserves, y la perda d'esta pue tener consecuencias negativas a plazu curtiu, pudiendo inducir cambeos nel comportamientu del individu u disminuir la eficiencia d'otres funciones como l'alimentación, el empareyamientu o'l patrulléu.

### LA REXENERACIÓN N'ANIMALES

La rexeneración ye la restauración, parcial o completa, d'una parte del cuerpu perdida por una firida traumática o voluntaria (Maginnis, 2006), que permite'l reemplazu de les partes perdíes que nun son imprescindibles, pero que sí incrementen la probabilidad de sobrevivir o la capacidá d'inversión reproductora (Goss, 1969). La rexeneración orixinóse, probablemente, nos primeros animales col desarrollu de la multicelularidá (Bely & Nyberg, 2010), casi seguro que como un efeutu secundariu d'un accesu siguiu a los programes de desarrollu, que podríen ser reactivaos cada vez que s'amputaba una parte del cuerpu (hipótesis del epifenómenu, Goss 1992; Mani & Tlusty, 2021). Anguaño, la capacidá de rexenerar partes del cuerpu cambia considerablemente ente animales. Por exemplu, tolos llinaxes de metazoos basales (placozoos, poríferos, ctenófitos y cnidarios), xunto con dellos llofotrocozoos y deuteróstomos non craniaos, son quien a rexenerar cualesquier parte del cuerpu, mientras qu'esa capacidá de rexeneración completa nun ta en ecdisozoos y craniaos (pa una revisión completa, ver Bely & Nyberg, 2010).

En saurios, la rexeneración completa de la cola precisa de tres meses na mayor parte de les especies (Bellairs & Bryant, 1985) y ye un

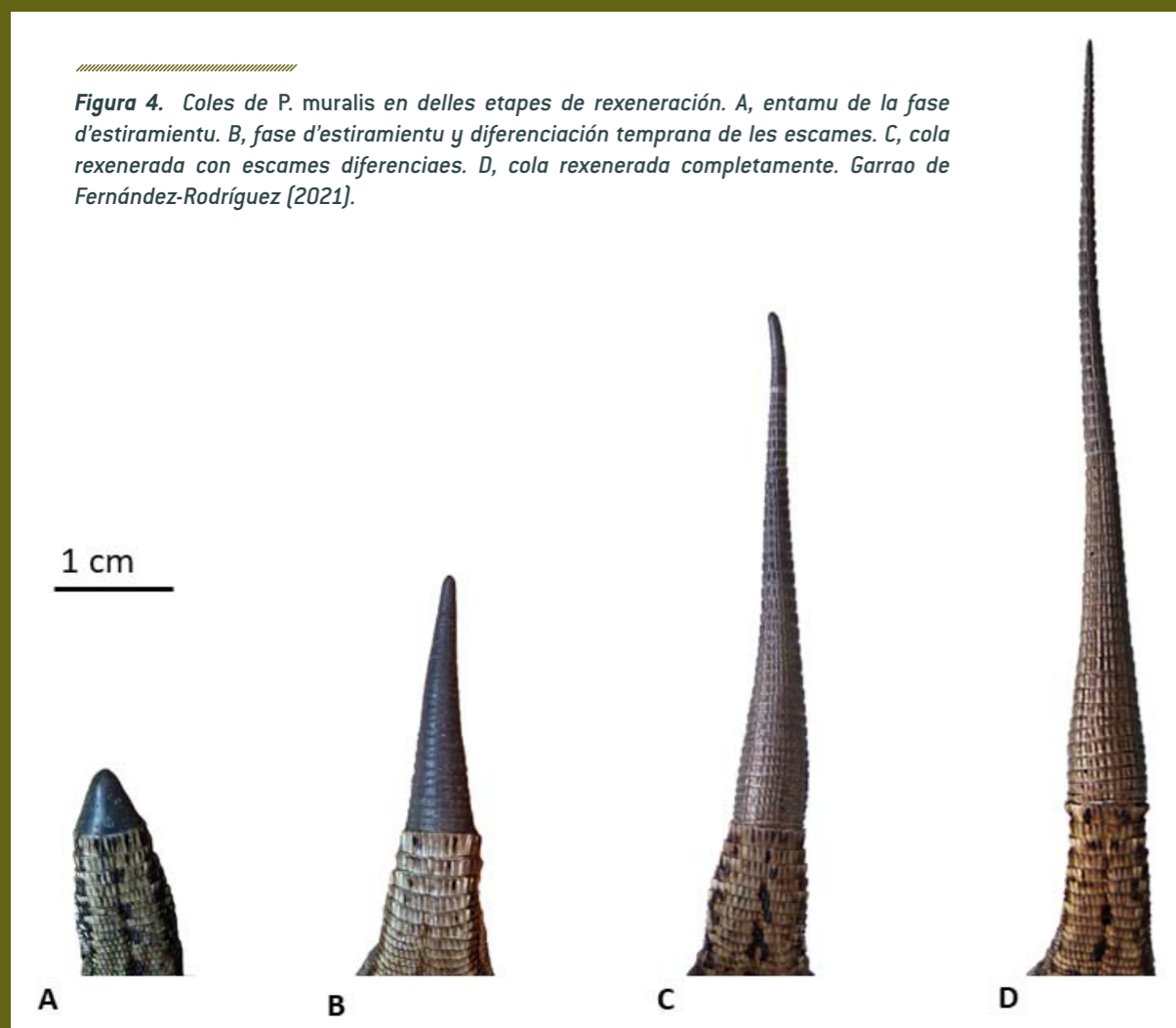


#### ARRIBA

**Figura 3.** A, representación esquemática d'una seición llonxitudinal d'una cola de llagartesa adulta dos o tres selmanes depués de l'autotomía, mostrando'l blastema poco depués del desprendimientu de la postiella. B, Seición llonxitudinal d'una cola de llagartesa de muria adulta (*P. muralis*), mostrando la porción intacta [izquierda] y la rexenerada [derecha]. El puntu onde'l tubu de cartilagu ta xuniu a los restos de vértebra ta marcáu con una flecha colorada. Garrao de Fernández-Rodríguez (2021).

procesu epimórficu, ye dicir, implica proliferación celular y la formación d'un blastema (Goss, 1969). La rexeneración dase en tres fases: I) recubrimientu y curación de la firida, II) desdiferenciación celular y formación del blastema, y III) proliferación celular y formación de la cola (Bryant *et al.*, 2002, Gilbert *et al.*, 2013). Les dos primeres fases tienen una duración curtiu y considérense como un periodu llátente, nel que nun hai crecimentu evidente de la cola. Darréu de la perda de la cola, los restos de faces musculares y texíos epiteliales contráyen pa zarrar la firida, y, nes hores siguientes, sequen y amancen xunto colos restos de sangre pa formar una postiella que va protexer la firida na curación y na formación del blastema (McLean & Vickaryous, 2011). Nestos primeros díes ocurre una importante migración y desdiferenciación celular baxo la postiella pa formar el blastema, que ye una masa de célules desdiferenciaes derivaes del texíu preesistente del muñón (Bellairs & Bryant, 1985). Al cabu de, más o menos, una selmana, la postiella cai y entama'l periodu de crecimentu y estiramientu (McLean & Vickaryous, 2011; Fernández-Rodríguez & Braña, 2020). Nesta fase inicial la porción rexenerada tien un color violeta escuru y la queratinización, formación d'escames y pigmentación, nun va ocurrir hasta dempués d'unes tres selmanes tres de l'autotomía (Bellairs & Bryant, 1985).

La cola rexenerada nun ye una reproducción perfectamente fiel, porque presenta delles diferencies estructurales. La mayor diferencia ye la exa esquelética, yá que, na cola rexenerada, esta exa ye un tubu continuu de cartilagu, en vez de vértebres ósees articulaes (Hughes & New, 1959 [ver Figures 2 y 3]). Esta diferencia tien importantes implicaciones funcionales, porque la exa continua de cartilagu non solo reduz



**Figura 4.** Coles de *P. muralis* en delles etapas de rexeneración. A, entamu de la fase d'estiramientu. B, fase d'estiramientu y diferenciación temprana de les escames. C, cola rexenerada con escames diferenciaes. D, cola rexenerada completamente. Garrao de Fernández-Rodríguez (2021).

la movilidad y la flexibilidad de la cola rexenerada, sinón qu'amás impide una nueva autotomía al traviés de la parte rexenerada, yá que la exa de cartílagu nun tien planos de partición. Poro, una nueva autotomía namás diba ser posible al traviés de les porciones anteriores de cola intautu. Amás, los paquetes musculares na cola rexenerada son variables en númeru y xúnense de manera irregular a la exa del cartílagu, mientras que los músculos de la cola intautu agrúpanse

regularmente en cuatro cuadrantes fixaos a la columna vertebral y participen tanto na movilidad de cada vértebra como na rotura nun puntu específicu na autotomía (Fischer *et al.*, 2012). A pesar d'estes diferencies morfolóxicas, la rexeneración permite la restauración de delles de les funciones perdíes tres l'autotomía caudal, proporcionando beneficios diversos qu'incrementen la probabilidad de sobrevivir y la continuidá xenética (*fitness*) del llagartu (Bateman & Fleming,

2009). Por embargu, la rexeneración implica una importante demanda d'enerxía y materiales, dalgo que pue torgar otros procesos con alta demanda enerxética, como'l crecimentu o la reproducción, con posibles consecuencias na sobrevivencia y la *fitness*. (Maginnis, 2006).

L'autotomía y la rexeneración de partes del cuerpu, magar los múltiples beneficios, puen provocar dellos *trade-offs* funcionales y d'asignación de recursos con una intensidá que pue variar en función del sexu, la fase del ciclu vital o les condiciones ambientales (Maginnis, 2006). El balance ente los costos y beneficios de l'autotomía y la rexeneración moldia la evolución y ye determinante pa la presencia o ausencia d'estos dos adautaciones nos animales. Poro, l'estudiu d'esti balance, incluyendo l'análisis de les implicaciones fisiolóxicas, funcionales y ecolóxicas, ye un enfoque apropiáu pa entender la evolución de l'autotomía y la rexeneración nos distintos grupos animales.

#### EFEUTOS DE L'AUTOTOMÍA CAUDAL NEL LLACÉRTIDU *Podarcis muralis* Efeutos na llocomoción

L'autotomía caudal ye común nel llacértidu *P. muralis*, nel que más del 50% de los individuos muestren signos d'autotomizar la cola a lo menos una vez na vida (Fernández-Rodríguez & Braña, 2020). L'autotomía caudal proporciona un beneficiu inmediatu pa sobrevivir al facilitar l'escape de la llagartesa distraendo al depredador (Arnold, 1988; Higham & Russell, 2010). Tres sobrevivir al ataque del depredador gracias al desprendimientu de la cola, la primer consecuencia inmediata de l'autotomía ta rellacionada cola capacidá de llocomoción del animal. La cola tien un papel importante na llocomoción de los saurios como contrapesu, ayudando a caltener

la estabilidad de la que cuerren o trepen, ya influyendo nes dinámiques del saltu (Arnold, 1988; Jusufi *et al.*, 2008), de manera que la perda pue alterar el centru de mases del animal y la biomecánica de la llocomoción. En particular, l'autotomía caudal perxudica dellos aspectos del rindimientu llocomotor de les llagarteses roques adultes, principalmente reduciendo la efeutividá de les dinámiques del saltu (Fernández-Rodríguez & Braña, 2020). Esti empeoramientu de la capacidá de llocomoción va afeutar probablemente a actividaes rutinaries de les llagarteses que dependen de la movilidad, como patrullar, consiguir alimentu, empareyase, etc. (Garland & Losos, 1944; Braña, 2003; Husak, 2006), amás de dificultar l'escape de nuevos ataques de depredadores. Nestes circunstancies, les llagarteses enfréntense de xuru a un mayor riesgu de depredación tres l'autotomía, incrementáu pola imposibilidad de recurrir a l'autotomía caudal de nuevu en futuros alcuentros con depredadores.

#### Cambeos de comportamientu tres l'autotomía

Por embargu, les llagarteses ensin cola munches veces recurren a comportamientos compensatorios, que reducen el riesgu de depredación. Acordies colos datos y análisis presentaos por Fernández-Rodríguez & Braña (2022b) sobre *P. muralis*, dalgunes d'estes alteraciones de comportamientu incluyen la intensificación de les fases tempranes de los mecanismos d'escape de depredadores (ver Putman *et al.*, 2015), pa reducir la probabilidad de detección por depredadores y disminuir la frecuencia d'ataques. Estos cambeos de comportamientu, como reducir la movilidad, incrementar l'usu del refuxu o disminuir la esploración (Fox *et al.*, 1981; Martín & Salvador, 1993b; Michelangeli *et al.*, 2020), probablemente incrementen la probabilidad inme-



**L'autotomía caudal ye común nel llacértidu *Podarcis muralis*, nel que más del 50% de los individuos muestren signos d'autotomizar la cola a lo menos una vez na vida. L'autotomía caudal proporciona un beneficiu immediatu pa sobrevivir al facilitar l'escape de la llagartesa distraendo al depredador**

diata de sobrevivir de les llagarteses ensin cola, pero a costa de reducir el rindimientu d'otres actividaes relevantes, como conseguir alimentu o empareyase (Martín & Salvador, 1993a; Martín & Avery, 1997). La disminución del rindimientu d'estes actividaes relevantes podría, de manera secundaria, afeutar a les tases del crecimentu de los exemplares nuevos o al éxitu reproductor de los adultos, con un potencial efeutu global na *fitness* del individu.

**CONSECUENCIAS DE LA REXENERACIÓN CAUDAL EN *P. muralis***

**La restauración de les capacidaes perdies**

Los costos funcionales y de comportamientu a curtiu-mediú plazu de l'autotomía caudal descritos enantes son, con una probabilidad grande, namás que temporales, de mou que desaparecen progresivamente a medida qu'avanza la rexeneración de la cola. En *P. muralis* l'estiramientu de la cola complétase en pasando dos o tres meses, y la diferenciación esterna de les escames tres trés o cuatro meses (observación personal de l'autora). La rexeneración dempués de l'autotomía permite la restauración de les funciones perdies cola parte desprendida (Goss, 1969; Clause & Capaldi, 2006), como se demostró en *P. muralis* pa cola capacidá de llocomoción (Fernández-Rodríguez & Braña, 2020). Polo tanto, la rexeneración incrementaría la probabilidad de sobrevivir cola restauración de delles capacidaes funcionales del animal (Lin et

al., 2017). Por embargu, la cola rexenerada caltién poco del so valor proteutor en futuros alcuentros con depredadores onde necesitaría recurrir de nuevo a l'autotomía. En primer llugar, porque la capacidá d'autotomía queda restrinxida a la porción anterior de la cola qu'entá ta intacta, yá que l'ausencia de planos de partición na cola rexenerada impiden que se pueda romper al traviés d'ella. Y, en segundu llugar, porque dalgunes carauterístiques esenciales qu'aumenten la eficacia de l'autotomía, por exemplu incrementen el beneficiu (Emberts et al., 2019), son los movimientos violentos y saltos fechos pola cola desprendida, sobre manera intensos nos primeros segundos tres del desprendimientu (Dial & Fitzpatrick, 1983; Fernández-Rodríguez & Braña, 2020). Estos movimientos iniciales fuertes refuercen sustancialmente la distraición del depredador, aumentando les posibilidaes de la llagartesa de sobrevivir al ataque y escapar (Bellairs & Bryant, 1985; Higham & Rusell, 2010). Como demostraron Fernández-Rodríguez & Braña (2020) en *P. muralis*, les coles rexeneraes muévense bastante menos y un tiempu menor que les intactes, de forma que'l valor antidepredador ye, ensin dulda, considerablemente inferior. En conclusión, la rexeneración caudal incrementa la eficacia de l'autotomía gracias a la reducción de los costos (a curtiu-mediú plazu) de la perda de la cola, pero nun restaura dafechu la eficacia de futures autotomíes caudales.

**LOS COSTOS PAL CRECIMIENTU**

Como bien demostraron Fernández-Rodríguez & Braña (2022a) la inversión en rexeneración caudal provoca una disminución de les tases de crecimentu en críes de llagartesa de muria (*P. muralis*) cuando s'enfrenten a una situación de baxa disponibilidad d'alimentu. Ye casi seguro que les críes y los exemplares nuevos encaren con relativa frecuencia esta baxa disponibilidad de recursos en condiciones naturales, n'especial si consideramos que: I) les críes nun conocen el territoriu y nun perfeicionaron entá les habilidaes pa identificar, abordar y cazar a les preses (Iraeta et al., 2012); II) les llagarteses nueves tienen un abanicu menos ampliu de preses potenciales, restrinxies mesmo en tamaño que n'espectru taxonómicu (ver Braña, 1981 pa *P. muralis*); III) les críes y los individuos nuevos entá nun tienen desarrollaes por completo les capacidaes de llocomoción (Iraeta et al., 2012), torga que ye tovía mayor pa los individuos ensin cola (Fernández-Rodríguez & Braña, 2020), que pue que tengan una eficiencia menor a la hora de conseguir alimentu.

Ensin dulda, el valor adautativu de l'autotomía y la rexeneración depende del balance ente los costos y los beneficios, determinante, en gran medida, de la seleición y mantenimientu (Arnold, 1988). Llegar a un tamaño corporal grande nos primeros meses de vida ye básico por dellos aspectos: incrementa l'espectru de preses potenciales, reduz el riesgu de depredación y permite enfrentar el primer periodu d'ivernación nuna condición física bona en términos de tamaño y reserves enerxétiques. Esto aumenta la probabilidad de sobrevivir de les llagarteses nueves y reduz el tiempu necesariu pa llegar a la madurez sexual (Bauwens, 1981; Peters, 1983; Brownikowski & Arnold, 1999). Por eso, invertir na

medra corporal abulta dalgo primordial, pero paez posible que la restauración plena de les capacidaes perdies proporcione beneficios grandes a plazu llargu, mesmo a costa de reducir les tases de crecimentu corporal, yá qu'estes capacidaes funcionales son esenciales tamién na edá adulta.

**CONSECUENCIAS DE LA REXENERACIÓN NA REPRODUCCIÓN**

En rrellación a los costos de la rexeneración n'etapes adultes, demostróse que la rexeneración tien efeutos negativos na inversión reproductora de les femes adultes de llagartesa de muria (*P. muralis*) tanto a plazu curtiu como llargu, reduciendo'l pesu de la puesta de güevos (Fernández-Rodríguez & Braña, 2022c). Amás, esta reducción ye más severa cuando la rexeneración ocurre al empar que'l desarrollu de los güevos baxo una estratexa de cría acordies a los recursos esternos disponibles (*income breeding*). Magar que los costos en *P. muralis* nun son tan estremos como n'otres especies (como *Ctenotus taeniolatus*, que nun pon güevos nel so rexeneración, [Taylor, 1984]), estos costos nun son nada intrescendentes. Poro, pa entender el balance de los costos y beneficios de la rexeneración nes etapes adultes, ha considerase l'impautu tanto na reproducción actual como futura. Esto significa que, pese a que la rexeneración de la cola implique una reducción na inversión simultánea en reproducción, va facer que xuba la probabilidad de sobrevivir y la reproducción futura, qu'acaba por traducise nuna mayor *fitness* total del individu.

El crecimentu corporal ye ún de los procesos que más enerxía y recursos demanda nes etapes primeres, mientras que, na estación reproductora, les femes adultes invierten la mayor parte de los recursos nel desarrollu de los güevos,

### La inversión en rexeneración caudal provoca una disminución de las tasas de crecimiento en crías de llagartesa de muria (*P. muralis*) cuando s'enfrenten a una situación de baxa disponibilidad d'alimentu

polo que puede considerarse que la reproducción ye'l procesu que más enerxía demanda nes femes adultes nesos meses. Paga la pena destacar les diferencies ente crías y femes adultes nel impautu de la rexeneración: les consecuencias paecen más severes pa la inversión reproductora de les femes (Fernández-Rodríguez & Braña, 2022a). De fechu, según esti estudiu, los individuos nuevos de *P. muralis* namás desacceleren les tasas de crecimiento na rexeneración cuando tienen pocos recursos, mientras que, según Fernández-Rodríguez & Braña (2022c), les femes de *P. muralis* reduxeron la inversión reproductora hasta teniendo alimentu *ad libitum*. Les femes de llagartesa de muria desarrollen hasta tres puestas de güevos al añu con un intervalu d'un mes ente puestas, onde caúna representa'l

30-40% de la masa corporal (Saint-Girons & Duguy, 1970; Ji & Braña, 2000), lo qu'implica una inversión de recursos mui intensa nun periodu de tiempu curtiu. Por embargu, el crecimiento de les crías, magar de ser rápidu, ye un procesu más continuu nel que la inversión ta más estendida nel tiempu, poro, ye probable que la inversión en crecimiento seya más gradual y menos intensa que na formación de la puesta. L'alta demanda enerxética de la reproducción, y especialmente la concentración nun periodu curtiu de tiempu, pue explicar parcialmente'l fechu de que les femes adultes de *P. muralis*, al contrariu que les crías, fueren incapaces a satisfacer los requerimientos enerxéticos de la reproducción y la rexeneración a la vez, hasta con una gran disponibilidad d'alimentu.



Figura 5. Más del 50% d'estes llagarteses muestren seños d'autotomía [semeya I. Fernández].

### Referencies bibliográfiques

- Arnold, E.N. (1988). Caudal autotomy as a defense. In: Gans, C. & Huey, R.B. (Eds.), *Biology of the Reptilia*. Vol. 16, Ecology B, Defense and Life History. Alan R. Liss, Inc., New York, pp. 237–273.
- Bateman, P.W. & Fleming, A. (2009). To cut a long tail short: a review of lizard caudal autotomy studies carried out over the last 20 years. *Journal of Zoology*, 277: 1–14.
- Bauwens, D. (1981). Survival during hibernation in the European common lizard, *Lacerta vivipara*. *Copeia*, 1981: 741–744.
- Bellairs, A. & Bryant, S.V. (1985). Autotomy and regeneration in reptiles. In: Gans, C. Billett, F. & Maderson, P.F.A. (Eds.), *Biology of the Reptilia*. Vol. 15, Development B. John Wiley and Sons, New York, pp. 301–410.
- Bely, A.E. & Nyberg, K.G. (2010). Evolution of animal regeneration: re-emergence of a field. *Trends in Ecology and Evolution*, 25(3): 161–170.
- Braña, F. (1981). Sobre la alimentación de *Podarcis muralis* (Reptilia: Lacertidae) en Asturias: espectro taxonómico y tamaño de las presas. Resúmenes de Comunicaciones de la V Reunión Bienal de la Real Sociedad Española de Historia Natural. Oviedo: 179.
- Braña, F. (2003). Morphological correlates of burst speed and field movement patterns: the behavioral adjustment of locomotion in wall lizards (*Podarcis muralis*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 80(1): 135–146.
- Brownikowski, A.M. & Arnold, S.J. (1999). The evolutionary ecology of life history variation in the garter snake *Thamnophis elegans*. *Ecology*, 80: 2314–2325.
- Bryant, S.V.; Endo, T. & Gardiner, D.M. (2002). Vertebrate limb regeneration and the origin of limb stem cells. *International Journal of Developmental Biology*, 46: 887–896.
- Clause, A.R. & Capaldi, E.A. (2006). Caudal autotomy and regeneration in lizards. *Journal of Experimental Zoology Part A Comparative Experimental Biology*, 305: 965–973.
- Dial, B.E. & Fitzpatrick, L.C. (1983). Lizard tail autotomy: Function and energetics of postautotomy tail movement in *Scincella lateralis*. *Science*, 219: 391–393.
- Downes, S. & Shine, R. (2001). Why does tail loss increase a lizard's later vulnerability to snake predators? *Ecology*, 82: 1293–1303.
- Elliott, J.M. (1994). *Quantitative Ecology and the Brown Trout*. Oxford Series in Ecology and Evolution, Oxford University Press.
- Emberts, Z.; Escalante, I. & Bateman, P.W. (2019). The ecology and evolution of autotomy. *Biological Reviews*, 94(6): 1881–1896.
- Fernández-Rodríguez, I. & Braña, F. (2020). The movement dynamics of autotomized lizards and their tails reveal functional costs of caudal autotomy. *Integrative Zoology*, 15(6): 511–521.
- Fernández-Rodríguez, I. & Braña, F. (2022a). Allocation costs of regeneration: tail regeneration constrains body growth under low food availability in juvenile lizards. *Oecologia*, 198(3): 853–864.
- Fernández-Rodríguez, I. & Braña, F. (2022b). Behavioural patterns in the early-stage antipredator response change after tail autotomy in adult wall lizards. *Journal of Experimental Zoology A: Ecological and Integrative Physiology*, 337: 250–257.
- Fernández-Rodríguez, I. & Braña, F. (2022c). Short-term and long-term consequences of regeneration on the reproductive investment of a multivoltine lizard. *Journal of Zoology*, 317(1): 56–67.
- Fernández-Rodríguez, I. (2021). Functional and trade-off conflicts in regenerating processes: consequences of autotomy in Lacertids (Squamata: Lacertidae). Ph.D. Thesis, University of Oviedo, Spain.
- Fischer, R.E.; Geiger, L.A.; Stroik, L.K.; Hutchins, E.D.; George, R.M.; Denardo, D.F.; Kusumi, K.; Rawls, J.A. & Wilson-Rawls, J. (2012). A histological comparison of the original and regenerated tail in the green anole, *Anolis carolinensis*. *The Anatomical Record*, 295: 1609–1619.
- Fleming, P.A.; Muller, D. & Bateman, P.W. (2007). Leave it all behind: a taxonomic perspective of autotomy in invertebrates. *Biological Reviews*, 82: 481–510.
- Fox, S.F.; Rose, E. & Myers, R. (1981). Dominance and the acquisition of superior home ranges in the lizard *Uta stansburiana*. *Ecology*, 62: 888–893.

- Fredericq, L. (1892). Nouvelles recherches sur l'autotomie chez le crab. *Archives de Biologie*, 12: 169–197.
- Garland, T. & Losos, J.B. (1994). Ecological morphology of locomotor performance in squamate reptiles. In: Wainwright, P.C. & Reilly, S.M. (Eds.), *Ecological morphology*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 240–302.
- Gilbert, E.A.; Payne, S.L.; Vickaryous, M.K. (2013). The anatomy and histology of caudal autotomy and regeneration in lizards. *Physiological & Biochemical Zoology*, 86: 631–44.
- Goss, R.J. (1969). *Principles of Regeneration*. 2nd edition. Academic Press, USA.
- Goss, R.J. (1992). The evolution of regeneration: Adaptive or inherent? *Journal of Theoretical Biology*, 159: 241–260.
- Higham, T.E. & Russell, A.P. (2010). Flip, flop and fly: modulated motor control and highly variable movement patterns of autotomized gecko tails. *Biology Letters*, 6: 70–73.
- Hughes, A. & New, D. (1959). Tail regeneration in the geckonid lizard, *Sphaeridactylus*. *Journal of Embryology and experimental Morphology*, 7: 281–302.
- Husak, J.F. (2006). Does speed help you survive? A test with collared lizards of different ages. *Functional Ecology*, 20: 174–179.
- Iraeta, P.; Salvador, A. & Díaz, J.A. (2012). Effects of caudal autotomy on postnatal growth rates of hatchling *Psammotomus algirus*. *Journal of Herpetology*, 46(3): 342–345.
- Ji, X. & Braña, F. (2000). Among clutch variation in reproductive output and egg size in the wall lizard (*Podarcis muralis*) from a lowland population of Northern Spain. *Journal of Herpetology*, 34(1): 54–60.
- Jusufo, A.; Goldman, D.I.; Revzen, S. & Full, R.J. (2008). Active tails enhance arboreal acrobatics in geckos. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105: 4215–4219.
- Lin, J.-W.; Chen, Y.-R.; Wang, Y.-H.; Hung, K.-C. & Lin, S.-M. (2017). Tail regeneration after autotomy revives survival: a case from a long-term monitored lizard population under avian predation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1847): 20162538.
- Maginnis, T.L. (2006). The costs of autotomy and regeneration in animals: a review and framework for future research. *Behavioral Ecology*, 17(5): 857–872.
- Maginnis, T.L. (2008). Autotomy in a stick insect (Insecta: Phasmida): predation versus molting. *Florida Entomologist*, 91: 126–127.
- Mani, S. & Tlustý, T. (2021). A comprehensive survey of developmental programs reveals a dearth of tree-like lineage graphs and ubiquitous regeneration. *BMC Biology*, 19(1): 111.
- Martín, J. & Avery, R.A. (1997). Tail loss affects prey capture 'decisions' in the lizard *Psammotomus algirus*. *Journal of Herpetology*, 31: 292–295.
- Martín, J. & Salvador, A. (1993a). Tail loss reduces mating success in the Iberian rock-lizard, *Lacerta monticola*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 32: 185–189.
- Martín, J. & Salvador, A. (1993b). Thermoregulatory behaviour of rock lizards in response to tail loss. *Behaviour*, 124: 123–136.
- McLean, K.E. & Vickaryous, M.K. (2011). A novel amniote model of epimorphic regeneration: the leopard gecko, *Eublepharis macularius*. *BMC Developmental Biology*, 11: 50.
- Michelangeli, M.; Melki-Wegner, B.; Laskowski, K.; Wong, B.B.M. & Chapple, D.G. (2020). Impacts of caudal autotomy on personality. *Animal Behaviour*, 162: 67–78.
- Moore, A.; Tabashnik, B.E. & Stark, J.D. (1989). Leg autotomy: A novel mechanism of protection against insecticide poisoning in diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae). *Journal of Economic Entomology*, 82(5): 1295–1298.
- Pafilis, P.; Pérez-Mellado, V. & Valakos, E. (2008). Postautotomy tail activity in the Balearic lizard, *Podarcis lilfordi*. *Naturwissenschaften*, 95: 217–221.
- Peters, R.H. (1983). *The ecological implications of body size*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Putman, B.J.; Coss, R.G. & Clark, R.W. (2015). The ontogeny of antipredator behavior: age differences in California ground squirrels (*Otospermophilus beecheyi*) at multiple stages of rattlesnake encounters. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 69: 1447–1457.
- Roff, D.A. (1992). *The Evolution of Life Histories: Theory and Analysis*. Chapman & Hall, New York.
- Roff, D.A. (2002). *Life History Evolution*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Saint Girons, H. & Duguy, R. (1970). Le cycle sexuel de *Lacerta muralis* L. en plaine et en montagne. *Bulletin du Muséum national d'histoire naturelle*, 42: 609–625.
- Stearns, S.C. (1992). *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, London.
- Taylor, J.A. (1984). Ecology of the lizard, *Ctenotus taeniolatus*; interaction of life history, energy storage and tail autotomy. Ph.D. Thesis, University of New England, Armidale, Australia.
- van der Meer, J. (2019). Metabolic theories in ecology: the dynamic energy budget theory and the metabolic theory of ecology. *Encyclopedia of Ecology (Second Edition)*, 3: 463–471.
- Wulff, J.L. (2006). Resistance vs. recovery: morphological strategies of coral reef sponges. *Functional Ecology*, 20: 699–708.