

# ECOLOGIA TERMICA, USO DEL HABITAT Y PATRONES DE ACTIVIDAD EN LA LAGARTIJA COLIRROJA *ACANTHODACTYLUS ERYTHRURUS* (SCHINZ, 1883) EN ESPAÑA CENTRAL

M. J. GIL, F. GUERRERO Y V. PEREZ-MELLADO

*Departamento de Biología Animal, Facultad de Biología, Universidad de Salamanca*

## RESUMEN

Se analizan algunos aspectos básicos de la ecología de la lagartija colirroja, *Acanthodactylus erythrurus*, tales como el uso del hábitat, los patrones de actividad y la ecología térmica y su relación con las características ambientales de la vertiente meridional de la Sierra de Gredos. En este área aparece asociado principalmente a medios abiertos con matorral disperso y en ningún caso ocupa medios con vegetación densa. Los patrones de actividad anual son ligeramente bimodales y la actividad horaria irregular y similar para todas las clases de edad y sexo. La lagartija colirroja presenta temperaturas corporales de actividad entorno a 36°C, que se mantienen uniformemente a lo largo del día y con una alta independencia respecto de la temperatura del aire y del sustrato. Los resultados obtenidos se discuten en base a los requerimientos ecológicos de la especie y considerando las limitaciones históricas y ecológicas de las especies de origen desértico.

*Palabras clave:* *Acanthodactylus erythrurus*, Lacertidae, ciclos de actividad, ecología térmica, estructura del hábitat.

## ABSTRACT

*Thermal ecology, habitat use and activity patterns of the spiny-footed lizard, Acanthodactylus erythrurus (Schinz, 1833) in central Spain*

We analyze basic aspects of the ecology of *Acanthodactylus erythrurus* such as habitat utilization, annual and diel activity patterns and thermal ecology in relation to environmental and structural characteristics of the southern slopes of the Sierra de Gredos (Central Iberian Peninsula). At the study site, the spiny-footed lizard appears associated with open areas and bare grounds covered by scattered shrubs. It is absent from vegetated areas. Annual activity patterns are slightly bimodal and diel activity index seems to be irregular and similar in all sex and age classes considered. Body temperatures of active animals, around 36°C, showed

minor variations throughout the day, and a remarkable independence from air and substrate temperatures. These results are discussed taking into account the ecological requirements of *A. erythrurus*, and its historical and ecological constraints, derived from its desert biogeographical origin.

*Key words:* *Acanthodactylus erythrurus*, Lacertidae, activity patterns, habitat structure, thermal ecology.

## INTRODUCCION

La regulación comportamental de la temperatura corporal a través de la selección de microclimas térmicamente favorables es una de las características más relevantes de la biología de los reptiles (Cowles y Bogert 1944) y les permite el mantenimiento de temperaturas corporales relativamente altas (Avery 1982, Huey 1982). La interacción entre la ecología térmica, el uso del hábitat y los ciclos de actividad es más acusada en aquellas formas que habitan medios desérticos y semidesérticos (Grant y Dunhan 1988, 1990, Grant, 1990) en los que existe una menor disponibilidad de temperaturas operativas favorables y en consecuencia la actividad y el uso del hábitat se encuentran restringidos (ver p.e. Adolph 1990). En los medios desérticos paleárticos los resultados obtenidos por distintos autores (ver p.e. Duvdevani y Borut 1974, Blanc 1980, Contastinou y Cloudsley-Thompson 1985, Pérez-Mellado 1992) indican una estrecha relación entre los patrones de actividad, los requerimientos térmicos y las características del medio físico y, tal y como indica Pérez-Mellado (1992), la caracterización térmica y ecológica de estas especies supone una estrecha adaptación a los medios desérticos. En esta situación puede resultar de gran interés conocer la caracterización ecológica de especies de origen desértico que presentan áreas de distribución más amplias, en medios con una mayor heterogeneidad espacial y, por ende, una mayor disponibilidad de microhábitats.

En el presente trabajo se analizan la ecología térmica, uso del hábitat y patrones de actividad de *Acanthodactylus erythrurus* en un medio del Sistema Central caracterizado por una alta diversidad paisajística y una acusada influencia humana. La comparación de estos resultados con los obtenidos por otros autores para esta especie en otras áreas de la Península Ibérica y para ésta y otras especies del género *Acanthodactylus* en el Norte de Africa nos puede permitir observar hasta qué punto *A. erythrurus* ha modificado los patrones de actividad y el uso del hábitat en su progresión hacia el norte de la Península Ibérica.

## MATERIAL Y METODOS

El estudio se ha llevado a cabo en la vertiente meridional de la Sierra de Gredos, área caracterizada por presentar un clima mediterráneo (Capel-Molina 1981) con veranos secos y calurosos e inviernos templados. *Acanthodactylus erythrurus* se distribuye entre los 400 y 1100 m de altitud, si bien las mayores abundancias aparecen entre 400 y 800 m (Gil 1992). Estas áreas se corresponden a los pisos meso y supramediterráneo (Rivas-Martínez 1963) y son las zonas más térmicas del área de estudio. En el área predominan los bosques abiertos de *Quercus pyrenaica* y *Quercus ilex*, cultivos y medios arenosos abiertos en los que destacan matorrales de *Lavandula stoechas* y *Cistus ladanifer* que se han originado, en general, como consecuencia de la sucesión secundaria tras la quema del monte.

El área de estudio ( $\approx 500 \text{ Km}^2$ ) fue visitada dos veces al mes en períodos de dos a tres días de duración desde 1988 a 1990. La búsqueda de individuos se realizó desde el amanecer hasta el anochecer en distintos niveles altitudinales y tipos de hábitats. Cuando un individuo era capturado se tomaban las temperatura corporal (TC, en los primeros segundos de captura), temperatura del aire (TA, a 50 cm sobre el suelo a la sombra) y la temperatura del substrato (TS, en el lugar de captura) mediante un termómetro de lectura rápida Schultheis. Además se tomaron los datos correspondientes a edad, sexo, hora de captura (hora solar) y tipo de actividad en el momento de visualización. Se han considerado las categorías de activos (ACT) si se encontraban en movimiento en el momento de la visualización, en helioterminia (HEL) si se hallaban expuestos al sol e inmóviles, en helioterminia-tigmo-termia (TIG) si encontrándose expuestos al sol presentaban un estrecho contacto con el substrato, a la sombra e inmóviles (SOM) y bajo piedra (BAJ) sin que esto presuponga inactividad.

Se han considerado igualmente una serie de categorías de hábitat (15 tipos de formaciones) y microhábitat (18 tipos), definidas previamente para un trabajo más general sobre la zona (Gil 1992). De las cuales *A. erythrurus* sólo ha sido hallado en cuatro tipos de hábitat y seis de microhábitat (ver Figura 1). Igualmente se ha obtenido información sobre el tipo de substrato y la altura sobre el suelo a la que se encontraban los individuos.

Para el análisis de los patrones de actividad, y debido a que la intensidad de muestreo no es uniforme en los distintos períodos se han transformado las frecuencias mensuales y horarias en índices basados en el número de veces (días o minutos) que se ha muestreado cada uno de los períodos (ver Tellería 1986), aplicándose el siguiente índice de corrección :

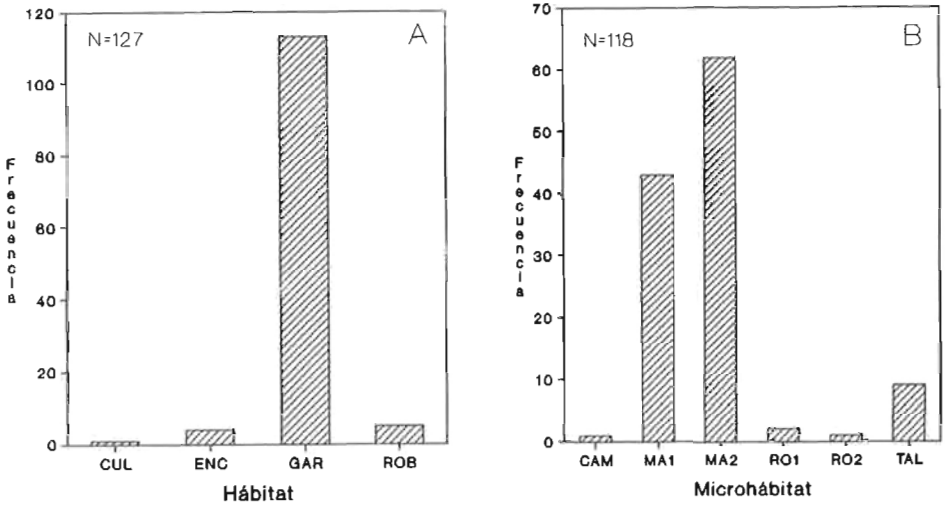


Figura 1. Representación de las distintas categorías de hábitat (A) y microhábitat (B) en las que ha sido localizado *A. erythrurus*. CUL: cultivos, ENC: encinar, GAR ; garrigas, ROB: robleal, CAM: caminos, MA1: matorral de 25 a 50 cm, MA2: matorral de 50 a 100 cm, RO1: rocas de 25 a 50 cm, RO2: rocas mayores de 50 cm. y TAL : taludes arenosos.

*Different habitat (A) and microhabitat (B) categories occupied by A. erythrurus at the study site. CUL : cultivated fields, ENC : holm oak forest, GAR : Garrigues, ROB : oak forests, CAM : Tracks, MA1 : Shrubs from 25 to 50 cm in height, MA2 : Shrubs from 50 to 200 cm in height, RO1 : Rocks from 25 to 50 cm in height, RO2 : rocks higher than 50 cm, TAL : sandy talus.*

$$\% p_i = \frac{m_i}{\sum_i m_i} * 100$$

$$\% l_i = \frac{O_i}{\% p_i}$$

$$\% c_i = \frac{l_i}{\sum_i l_i} * 100$$

donde  $m_i$  es el número de días o minutos muestreados en el período  $i$ ,  $\%p_i$  el porcentaje del muestreo correspondiente al período  $i$ ,  $O_i$  el número de observaciones en el período  $i$ ,  $l_i$  las observaciones corregidas respecto al porcentaje de muestreo y  $\%c_i$  el porcentaje corregido. Puesto que la densidad de población de

*A. erythrurus* en el área de estudio es baja (Gil, datos no publicados), consideramos que la posibilidad de observaciones repetidas de un mismo individuo es baja de modo que el riesgo de pseudoreplicaciones debe de ser reducido.

En los análisis sólo se han tenido en cuenta aquellos individuos en los que se pudo determinar de forma precisa el tipo de actividad y microhábitat, previamente a que la presencia del observador fuera detectada. Los ritmos de actividad han sido analizados estadísticamente a través de pruebas de estadística circular (Batschelet 1981). En aquellos casos en que fue posible, se ha utilizado estadística paramétrica para las comparaciones y análisis de covarianzas (ANCOVA) en las comparaciones de las rectas de regresión entre grupos (Steel y Torrie 1985).

## RESULTADOS

Dentro del conjunto de categorías de hábitat definidas destaca la ocupación casi exclusiva de la denominada como *garrigas* (Fig. 1), zonas abiertas de matorral disperso, siendo escasa su observación tanto en bosques de roble como de encina. En dichos medios suele aparecer ligado a matorrales de mediano a gran tamaño, fundamentalmente *Lavandula stoechas* y *Cistus ladanifer*, entre cuyas bases se mueven con rápidos desplazamientos.

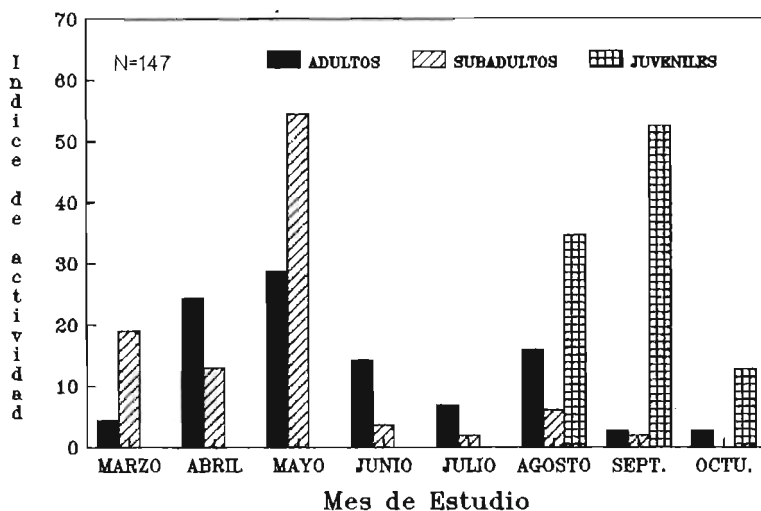


Figura 2. Distribución del índice de actividad mensual en las distintas clases de edad y sexo de *A. erythrurus*.

*Annual activity index of A. erythrurus (see text) for sex and age classes considered.*

Ocasionalmente puede aparecer asociado a otros microhábitats (Fig. 1), predominando entre estos los taludes y bordes de caminos. En todos los casos aparece de forma mayoritaria en substratos arenosos, característicos de los medios anteriormente descritos, correspondiéndose el 92 % de las observaciones con alturas sobre el suelo inferiores a 25 cm.

Se ha detectado actividad de *A. erythrurus* de Marzo a Octubre. Los máximos valores del índice de actividad se encuentran en Abril y Mayo (Fig. 2). La distribución de la actividad de Adultos y Subadultos conforman este patrón general, mientras que los juveniles aparecen en Agosto y su mayor índice se encuentra en el mes de Septiembre. En todos los casos la mayor parte de las observaciones se llevan a cabo en condiciones climatológicas estables, es decir, días despejados o con pocas nubes y con ausencia casi total de viento o brisa suave (Gil 1992).

La actividad horaria de *A. erythrurus* se encuentra comprendida entre las 0800 y 2000 horas solares (Fig. 3). Los máximos valores aparecen entre las 1200 y 1400 horas para adultos y subadultos, destacando en los juveniles la escasa actividad entre las 1300 y 1500 horas que es, por el contrario, mayoritaria en el segmento vespertino. Sin embargo en ningún caso se ha encontrado mediante una transformación circular (prueba de Watson-Williams) diferencias en la actividad de las tres clases de edad : adultos frente a subadultos ( $F = 1,39$ ,  $p = 0,23$ ), adultos frente a juveniles ( $F = 0,15$ ,  $p = 0,78$ ) y subadultos frente a juveniles ( $F = 0,16$ ,  $p = 0,69$ ).

Se han representado en la Figura 4 los porcentajes de las distintas categorías de actividad, para ello se ha dividido la actividad horaria en tres segmentos: matutino (de 7 a 11 horas), central (de 12 a 15 horas) y vespertino (de 16 a 19 horas). En los tres segmentos se observa que los mayores porcentajes se corresponden con individuos observados activos (en movimiento), seguido de aquellos que se encontraban en helioterapia. Sólo en los dos últimos segmentos horarios aparecen individuos en tigmoterapia-helioterapia o a la sombra. Mientras que los porcentajes de individuos activos no varían en los tres segmentos, no ocurre así con los observados en helioterapia, cuyos porcentajes disminuyen gradualmente a lo largo del día.

Se ha resumido en la Tabla 1 la estadística descriptiva de las temperaturas corporales de *A. erythrurus* para las distintas clases de edad y sexo. Esta especie mantiene temperaturas corporales comprendidas entre 27 y 40,6°C, siendo en todos los casos las medias próximas a 36°C. En el estudio de las temperaturas corporales, tanto por edades como por sexos, no se han encontrado diferencias estadísticamente significativas en ninguno de los tres análisis: ANOVA de una vía de las temperaturas corporales ( $F = 0,48$ ,  $p = 0,49$ ), ANCOVA de la temperatura corporal sobre la ambiental ( $F = 0,84$ ,  $p = 0,37$ ) y ANCOVA de la temperatura corporal sobre la del substrato ( $F = 0,36$ ,  $p = 0,55$ ).

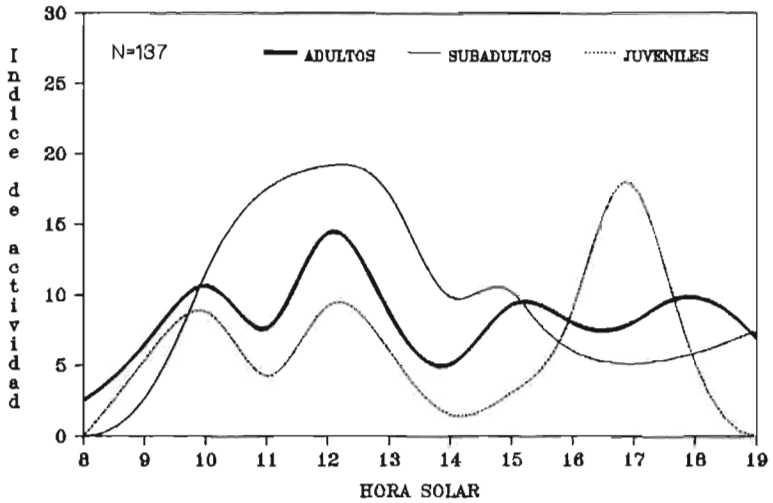


Figura 3. Variaciones en el índice de actividad horaria de las distintas clases de edad y sexo de *A. erythrurus*.  
*Diel activity index of A. erythrurus for sex and age classes considered.*

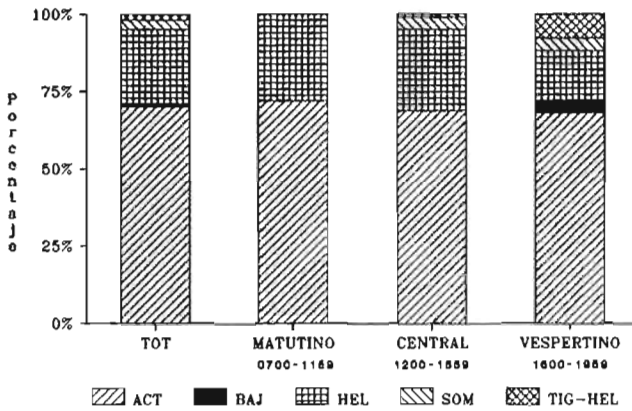


Figura 4. Representación de los porcentajes de los tipos de actividad en los tres segmentos horarios. ACT: activo, BAJ: bajo piedra, HEL: heliotermia, SOM: a la sombra y TIG-HEL: tigmotermia-heliotermia.  
*Distribution of activity categories of A. erythrurus throughout of whole day (TOT) and the three hourly segments (Matutino: morning period, Central and Vespertino: evening period). ACT: active animal, BAJ: under stone, HEL: basking, SOM: in the shade, TIG-HEL: basking + tigmothermy.*

TABLA 1

Estadística descriptiva de las temperaturas corporales de las distintas clases de edad y sexo en *A. erythrurus*. N = número de individuos estudiados,  $\bar{X}$  = media, d.t. = desviación típica, mín = mínimo, máx = máximo.

*Descriptive statistics of body temperatures of active individuals of A. erythrurus of sex and age classes considered. N = sample size,  $\bar{X}$  = average, d.t. = standard deviation, mín = minimum, máx = maximum.*

	TOTAL	♂♂ ADULTOS	♀♀ ADULTAS	SUBADULTOS	JUVENILES
N	96	23	19	46	8
$\bar{X}$	35,5	35,4	36,3	35,2	35,6
d.t.	2,7	0,6	0,6	2,5	3,1
mín	27,0	27,0	29,5	28,0	29,6
máx	40,6	39,9	40,6	39,6	39,8

TABLA 2

Medias de las temperaturas corporales (TC) y de los residuos de las regresiones de la temperatura corporal (TC) sobre la temperatura del aire (TA) y del substrato (TS). Las líneas continuas indican los grupos homogéneos que aparecen en función de los meses de estudio.

*Average body temperatures (TC) and average of residual values of the regression of TC on air (TC/TA) and substrate (TC/TS) temperatures throughout the studied months. Vertical lines join statistical homogeneous groups ( $p > 0.05$ ).*

MES	TC	GRUPOS	MES	TA/TC	GRUPOS	MES	TS/TC	GRUPOS
3	32,60		7	-1,39		3	-0,86	
4	33,63		3	-0,77		4	-0,46	
5	35,95		4	-0,22		7	0,06	
7	36,35		8	0,28		5	0,15	
6	36,84		5	0,33		8	0,59	
8	37,81		6	1,18		6	0,91	



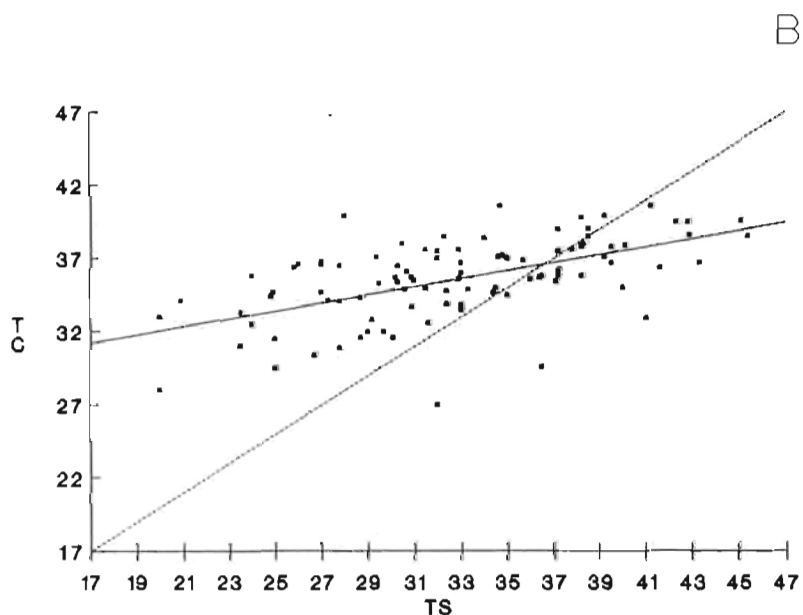
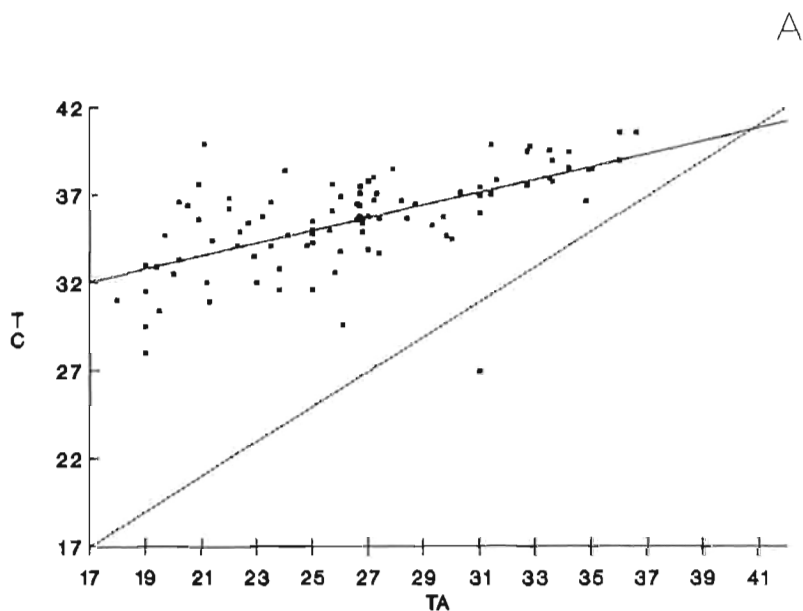


Figura 5. Recta de regresión de la temperatura corporal sobre la temperatura ambiental (a) y de la temperatura corporal sobre la del substrato (b) para *A. erythrurus*. La línea punteada representa la recta de termoconformidad.

*Regression lines of body temperatures of A. erythrurus on air temperature (A) and substrate temperature (B). The dotted line represents thermoconformity.*

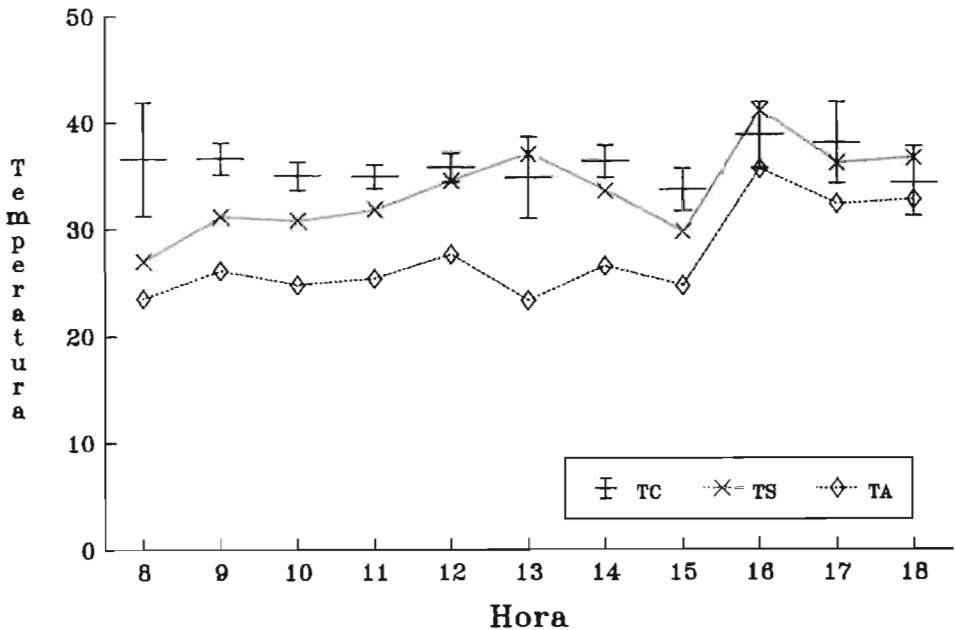


Figura 6. Variación horaria de los valores medios de las temperaturas corporal (TC) e intervalos de confianza para la misma, ambiental (TA) y del substrato (TS) en las que se encuentra activa la lagartija colirroja.

*Hourly variation of body, air and substrate temperature of active individuals of A. erythrurus at the study site (vertical lines represent 95% confidence limits of mean).*

Las rectas de regresión de la temperatura corporal sobre la temperatura ambiental y de substrato presentan en ambos casos pendientes estadísticamente diferentes de 0 y de 1 (prueba t,  $p < 0,01$ ) aunque se encuentran más próximas a cero ( $y = 25,86 + 0,36x$  e  $y = 26,54 + 0,27x$  respectivamente) presentando en ambos casos interceptos muy elevados (Fig. 5 a y b); el coeficiente de correlación parcial de la temperatura corporal con la ambiental es mayor que con la temperatura del substrato ( $r = 0,63$  y  $r = 0,57$  respectivamente).

El análisis de la variación de la temperatura corporal por meses en la especie considerada en su conjunto ha revelado que existen diferencias estadísticamente significativas ( $F = 10,16$ ,  $p < 0,01$ ). Aunque los valores medios son muy próximos en todos los casos, la prueba SNK muestra una agrupación en la que destacan los meses más extremos (Tabla 2). En dicho análisis han sido eliminados los meses de Septiembre y Octubre ya que los tamaños

de muestra son demasiado reducidos. Sin embargo, si se repite el análisis utilizando los residuos de la regresión de la temperatura corporal sobre la ambiental y sobre la del substrato dichas diferencias desaparecen (ANCOVA  $F = 1,87$ ,  $p = 0,09$  y  $F = 1,47$ ,  $p = 0,13$  respectivamente).

Finalmente utilizando los intervalos horarios en los que se encuentra activo *A. erythrurus*, no existen diferencias estadísticamente significativas en las temperaturas de actividad ( $F = 1,46$ ,  $p = 0,15$ , Fig. 6).

## DISCUSION

La distribución geográfica de *A. erythrurus* en la vertiente meridional de la Sierra de Gredos parece claramente condicionada por aspectos relacionados con su origen norteafricano (ver también Salvador 1974, Pérez-Mellado 1983, para otras áreas de la Península Ibérica) y que limitan su aparición a los valles más termófilos y mediterráneos de esta vertiente (Ciudad et al. 1988).

Todos los trabajos sobre *A. erythrurus* señalan la ocupación de medios específicos, entre los que destacan dunas, "monte blanco", arenales costeros y en general medios abiertos (Valverde 1967, Mellado 1980, Blanc 1980, Pérez-Mellado 1981), siendo en todos los casos los substratos arenosos y escaso el uso de la dimensión vertical (Mellado 1980, Pollo y Pérez-Mellado 1989, Busack y Jaksic 1982). La presencia de este tipo de substratos, así como el grado de cobertura vegetal podrían ser factores limitantes para su distribución en un área determinada (Cissé y Karns 1977). Varias características morfológicas y ecológicas apuntan en este sentido : así la morfología de sus patas, con largos dedos, les permiten correr con rapidez sobre substratos blandos (Cissé y Karns 1977, Arnold 1989), en estos medios *A. erythrurus* utilizaría una técnica de escape basada en rápidas carreras entre las bases de la cubierta vegetal (Mellado 1980) y la escasa cobertura y alto grado de insolación le permitiría tener un período de termorregulación tigmotérmica previo a la actividad superficial y una alta eficacia termorreguladora (ver más abajo).

La aparición de *A. erythrurus* en este tipo de medios ha sido señalada para el sudeste español desde el Plio-Pleistoceno (Barbadillo 1989). La influencia humana sobre el bosque mediterráneo ha podido facilitar la progresión de esta especie hacia el interior continental. Así, a finales del Neolítico, la presión humana sobre el medio es más pronunciada originándose en dicho período organizaciones estructurales como las garrigas (Vernet 1990) apropiadas para esta especie. De la misma forma, como señala Pérez-Mellado (1991), el proceso de adehesado del bosque mediterráneo ha favorecido la aparición de zonas despejadas de vegetación arbustiva y substratos blandos idóneos para la misma.

El período de actividad anual de *A. erythrurus* es superior al señalado para otras áreas del Sistema Central (Pérez-Mellado 1981, Pollo y Pérez-Mellado 1989) si bien no llega a estar activo todo el año, como ocurre en otras zonas más mediterráneas (Busack 1976, Seva 1982). La climatología de los niveles altitudinales ocupados en el área de estudio permite períodos de letargo invernal más cortos que en otros medios más fríos del Sistema Central (Pérez-Mellado 1982) y desplazar los máximos valores del índice de actividad mensual a períodos anteriores.

Las características térmicas de los hábitats ocupados permiten también una ampliación de los ciclos de actividad diarios, con rangos superiores a los hallados en zonas de climatología más fría. Sin embargo, los máximos valores del índice de actividad horaria son mucho más tardíos que para otras especies de Lacertidae en el mismo área (Gil 1992). Se ha señalado que *Acanthodactylus*, como otros muchos saurios de medios desérticos, estaría sólo activo superficialmente en los rangos más altos de temperaturas corporales (Duvdevani y Borut 1974). Para ello, tal y como señala Seva (1987) una parte importante de la termorregulación se realizaría en las horas, lo que se vería favorecido por la alta conductividad térmica del sustrato arenoso. Nuestros resultados apoyan este planteamiento, ya que *A. erythrurus* presenta desde los primeros momentos de actividad superficial temperaturas corporales elevadas. Esta estrategia podría reducir el riesgo de depredación al disminuir la duración del período de termorregulación heliotérmica y explicaría la casi completa ausencia de observaciones de ejemplares en helioterminia durante la mañana obtenida por otros autores (Pollo y Pérez-Mellado 1989).

Mientras que el ciclo de actividad mensual es ligeramente bimodal, reduciéndose su presencia en los meses más calurosos, los patrones de actividad horarios se reparte irregularmente a lo largo del día; a pesar de que en este período, en el área de estudio, se registran altas temperaturas. Esta situación difiere de la acusada bimodalidad que ha sido señalada como característica en los medios desérticos y, específicamente, en otras especies de *Acanthodactylus* (Pérez-Mellado 1992) e indica una menor restricción térmica de los ciclos de actividad.

Las temperaturas corporales medias obtenidas son superiores a las señaladas por Seva (1982) y Pollo y Pérez-Mellado (1989) y equivalentes a las encontradas por Busack (1978) y Pough y Busack (1978). Los medios en los que se encuentra esta especie en el área de estudio son más similares a los señalados por estos últimos autores. Cabe pensar que las características estructurales de dichos medios, entre las cuales destaca una estructura profundamente parcheada, permitirían una conducta de helioterminia de cambio efectiva y la adquisición de temperaturas corporales superiores y por lo tanto una alta eficacia termorreguladora. Así, las temperaturas medias de

actividad registradas se encuentran en todos los casos dentro del rango de temperaturas preferidas (intervalo al 80% de 35,7 a 39,3°C, Mediana = 37,2°C, Bauwens com. per.) al igual que para el óptimo de la velocidad de carrera, aunque en este caso el rango es muy amplio (intervalo al 80% del óptimo de 30,0 a 41,3°C, Mediana = 38°C. Bauwens com. per.).

Otros resultados apuntan también hacia una alta precisión termorreguladora; así en las rectas de regresión TA/TC y TS/TC los valores de las pendientes son bajos y a lo largo del día *A. erythrurus* mantiene sus temperaturas corporales en un rango muy estrecho. En cualquier momento de su actividad su temperatura es superior a la ambiental y las diferencias se incrementan positivamente para valores bajos de la temperatura ambiental. En relación a las temperaturas del sustrato, son capaces de mantenerse activos con temperaturas inferiores a la de los medios arenosos que ocupa, especialmente en las horas centrales del día de los meses más calurosos, períodos en los que la temperatura del mismo puede superar ampliamente los 40°. Se ha señalado (Pérez-Mellado 1981, Seva 1982) que esta especie poseería un mecanismo de hipotermia que permitiría una cierta independencia térmica del hábitat ocupado y que también aparece como un rasgo común a otras formas de medios xéricos (Heatwole 1976, Avery 1979). En este mecanismo podrían verse implicadas características morfológicas tales como la elevada longitud relativa de los dedos, así como el aquillamiento de las laminillas subdigitales que han sido interpretadas como una adaptación anatómica que favorecería el aislamiento térmico del sustrato e impediría el sobrecalentamiento (Arnold 1973, 1989), si bien no existen pruebas experimentales que apoyen esta hipótesis.

La temperatura corporal presenta una correlación similar con la temperatura ambiental y con la del sustrato, aunque en otros casos se han encontrado valores superiores en relación a la temperatura del sustrato (Duvdevani y Borut 1974, Pérez-Mellado 1992) y que han sido contrastados en otras formas desérticas (Templenton, 1970). Dichos autores apuntan que estas características hacen que puedan ser considerados como tigmotermios primarios. Sin embargo en otras poblaciones se encuentran valores similares para ambos coeficientes (Busack 1976, Pough y Busack 1978) por lo que ambas formas de termorregulación (heliotermia y tigmotermia) tendrían una importancia similar en las mismas. En cualquier caso, la única forma segura de demostrar la importancia y eficacia relativa de ambas formas de termorregulación será la experimentación en termogradientes.

En resumen *A. erythrurus* aparece en medios específicos con sustratos arenosos y escasa cobertura vegetal que restringen su distribución en el área de estudio y para los cuales presenta adaptaciones morfológicas y ecológicas específicas. El carácter templado de este área restringe sus patrones de actividad mensual y horario y amortigua la acusada bimodalidad hallada en

medios áridos y desérticos. Sin embargo el alto grado de insolación de los medios abiertos le permiten tener una alta eficacia termorreguladora y probablemente un período de termorregulación previo en las horas al igual que en estas áreas. Estas características al igual que la estrategia de obtención del alimento (Gil et al., en prensa) tendrían un carácter conservador para esta especie y en consecuencia el proceso de adehesado del área de estudio habría facilitado su progresión geográfica y altitudinal.

#### AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Dr. D. Bauwens la información sobre temperatura preferidas y óptimos de velocidad de carrera en *A. erythrurus* y a dos revisores anónimos los interesantes comentarios aportados sobre el manuscrito. Este trabajo fue parcialmente subvencionado por la CICYT del M.E.C. PB90-0526-C02-01.

#### BIBLIOGRAFIA

- ADOLPH, S. C. (1990). Influence of behavioral thermoregulation on microhabitat use by two *Sceloporus* lizards. *Ecology* 71:315-327.
- ARNOLD, E. N. 1973. Relationships of the palearctic lizards assigned to the genera *Lacerta*, *Algyroides* and *Psammotromus* (Reptilia: Lacertidae). *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Zool.* 25:291-365.
- (1989). Towards a phylogeny and biogeography of the Lacertidae: relationships within an Old-World family of lizards derived from morphology. *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Zool.)* 55:209-257.
- AVERY, R. A. (1979). Lizards: a study in thermoregulation. The Institute of Biology's. *Studies in Biology*. No. 101. E. Arnold. London.
- AVERY, R. A.; J. D. BEDFORD y C. P. NEWCOMBE. (1982). The role of thermoregulation in Lizard Biology: Predatory Efficiency in a Temperate Diurnal Basker. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 11:262-267.
- BARBADILLO, L. J. (1989). Los Reptilia (Sauria y Amphisbaenia) de los yacimientos Plio-pleistocénicos de la cuenca Guadix-Baza (sudeste español). pp. 151-165 en Alberdi, M. T. y F. P. Bonadonna (ed.). *Geología y paleontología de la cuenca de Guadix-Baza. Trabajos sobre el neógeno-Cuaternario*. Museo Nacional de Ciencias Naturales. Madrid.
- BATSCHLET, E. (1981). *Circular statistics in biology*. Academic Press. London.
- BLANC, C. P. (1980). Studies on the *Acanthodactylus* of Tunisia IV. Geographic distribution and habitats. *J. Herpetol.* 14:391-398.
- BUSACK, S. D. (1976). Activity cycles and body temperatures of *Acanthodactylus erythrurus*. *Copeia*. 1976:826-830.
- (1978). Body temperatures and live weights of five Spanish amphibians and reptiles. *J. Herpetol* 12: 256-258.

- BUSACK, S. D. y F. M. JAKSIC. (1982) Autoecological observations of *Acanthodactylus erythrurus* (Sauria: Laceridae) in Southern Spain. *Amphibia-Reptilia* 3:237-255.
- CAPEL-MOLINA, J. J. (1981). *Los climas de España*. Oikos-Tau, Barcelona.
- CISSE, M. y D. R. KARNS. (1977). Aspects of the ecology of *Acanthodactylus dumerili* Milne-Edwards (Sauria: Lacertidae) in Senegal. *Bull. I.I.F.A.M.* 39 (sér. A):190-217.
- CIUDAD, M.J.; M. LIZANA y V. PEREZ-MELLADO. (1988). Distribución de los reptiles en la sierra de Gredos. *Cuadernos abulenses*. 8:141-165.
- CONSTANTINO, C. y J. L. CLOUDSLEY-THOMPSON. (1985). The circadian rhythm of locomotor activity in the desert lizard *Acanthodactylus schmidti*. *J. interdiscipl. Cycle Res.* 16:107- 111.
- COWLES, R. B. y C. M. BOGERT. (1944). A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 83:267-295.
- DUVDEVANI, I. y A. BORUT. (1974). Mean body temperature and heat absorption in four species of *Acanthodactylus* lizards (Lacertidae). *Herpetologica* 30:176-181.
- GIL, M. J. (1992). *Estudio de la comunidad de saurios de la vertiente meridional de la Sierra de Gredos*. Tesis Doctoral. Univ. Salamanca.
- GIL, M.; GUERRERO, F. y PEREZ-MELLADO, V. (En prensa) *Trophic ecology of Acanthodactylus erythrurus in the Iberian Peninsula. Is there a dietary shift ? Lacertids in the Mediterranean Basin*.
- GRANT, B. W. (1990). Trade-offs in activity time and physiological performance for thermoregulating desert lizards, *Sceloporus merriami*. *Ecology* 71:2323-2333.
- GRANT, B. W. y A. E. DUNHAM. (1988). Thermally imposed time constraints on the activity of the desert lizard *Sceloporus merriami*. *Ecology* 69:167-176.
- (1990). Elevational covariation in environmental constraints and life histories of the desert lizard *Sceloporus merriami*. *Ecology* 71:1765-1776.
- HEATWOLE, H. (1976). *Reptile Ecology*. Univ. Queensland Press, Sta. Lucia, Queensland.
- HUEY, R. B. (1982). Temperature, physiology, and the ecology of reptiles. pp. 25-91 en Gans, C. y Pough, F. H.(ed.). *Biology of the Reptilia*. Vol. 12. Academic Press, London.
- MELLADO, J. (1980). Utilización del espacio en una comunidad de lacertidos del matorral mediterráneo en la Reserva biológica de Doñana. *Doñana Acta Vert.* 7:41-59.
- PEREZ-MELLADO, V. (1981). *Los Lacertidae del Oeste del Sistema Central*. Tesis Doctoral. Univ. Salamanca.
- (1982). Estructura de una taxocenosis de Lacertidae (Sauria, Lacertidae) del Sistema Central. *Mediterránea* 6:39-64.
- (1983). La herpetofauna de Salamanca, un análisis biogeográfico y ecológico. *Salamanca Rev. Prov. Est.* 9- 10:9-78.
- (1991). Los anfibios y reptiles de la dehesa. Pp. 817-841 en *El Libro de las Dehesas Salmantinas*. Biblioteca de educación ambiental serie B. Vol 7. Junta de Castilla y León (Ed.), Valladolid.

- (1992). Ecology of lacertid lizards in a desert area of eastern Morocco. *J. Zool. (Lond.)* 226: 369-386.
- POLLO, C. y V. PEREZ-MELLADO. (1989). Activity and thermoregulation in three mediterranean species of Lacertidae. *Herpetol. J.* 1:343-350.
- POUGH, F. H. y S. D. BUSACK. (1978). Metabolism and activity of the Spanish fringed-toed lizard (Lacertidae: *Acanthodactylus erythrurus*). *J. Therm. Biol.* 3:203-205.
- RIVAS-MARTINEZ, S. (1963). Estudio de la vegetación y flora de las Sierras de Guadarrama y Gredos. *Anales Inst. Bot. Cavanilles.* 21: 13-325.
- SALVADOR, A. (1974). *Guía de los Anfibios y Reptiles Españoles*. I.C.O.N.A., Madrid.
- SEVA, E. (1982). *Taxocenosis de lacértidos en un arenal costero alicantino*. Pub. Univ. de Alicante, Alicante.
- (1987). Estímulos térmicos y conductas de adquisición de calor en la Actividad de *Acanthodactylus erythrurus* (Sauria: Lacertidae). II Congreso Nacional de Herpetología, Salamanca.
- STEEL, G. D. y TORRIE, J. H. (1985) *Bioestadística: Principios y Procedimientos*. McGraw-Hill, Mexico.
- TELLERIA, J. L. (1986). *Manual para el Censo de los Vertebrados Terrestres.* J. L. Tellería (ed.), Madrid.
- TEMPLETON, J. R. (1970). Reptiles. Pp. 167-221 en G. C. Whittow (ed.). *Comparative Physiology of Thermoregulation*. Academic Press, New York.
- VALVERDE, J. A. (1967). Estructura de una Comunidad de Vertebrados Terrestres. *Monog. Est. Biol. Doñana* Vol. 1, 219 pp.
- VERNET, J. L. (1990). Man and vegetation in the mediterranean area during the last 20,000 years. Pp. 161-168 en F. di Castri; A. J. Hansen, y M. Debussche (ed.). *Biological Invasions in Europe and the Mediterranean Basin*. Kluwer Academic Publishers, Netherlands.

Recibido 2, dic. 1992; revisado 16 feb. 1993; aceptado 22 feb. 1993