

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID  
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS  
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA ANIMAL I  
(ZOOLOGÍA DE VERTEBRADOS)



**CONSECUENCIAS ECOLÓGICAS DE LA  
PERDIDA DE LA COLA EN LA LAGARTIJA  
SERRANA (LACERTA MONTICOLA)**


**JOSE MARTIN RUEDA**

**Septiembre 1992**

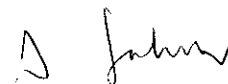
Memoria que presenta **JOSE MARTIN RUEDA** para optar al Título de Doctor en Ciencias Biológicas. Dirigida por **ALFREDO SALVADOR MILLA**, Doctor en Ciencias Biológicas por la Universidad Complutense de Madrid e Investigador Científico del Consejo Superior de Investigaciones Científicas con destino en la Unidad de Ecología Evolutiva del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid.

Firmado:

Vº Bº:

A handwritten signature in black ink, appearing to read "Jose Martin Rueda", written over a horizontal line.

El Autor

A handwritten signature in black ink, appearing to read "Alfredo Salvador Milla", written over a horizontal line.

El Director

Madrid, Septiembre 1992

# INDICE

<b>AGRADECIMIENTOS</b> .....	1
<b>INTRODUCCION</b> .....	3
ESTADO ACTUAL DEL TEMA.....	6
OBJETIVOS E HIPOTESIS.....	8
<b>METODOLOGIA GENERAL</b> .....	11
AREA DE ESTUDIO.....	11
ESPECIE DE ESTUDIO.....	12
DISEÑO EXPERIMENTAL.....	14
RESULTADOS.....	16

## **Capítulo 1. CONSECUENCIAS DE LA PERDIDA DE LA COLA EN EL USO DEL HABITAT.**

INTRODUCCION.....	20
MATERIAL Y METODOS.....	22
Métodos de muestreo.....	22
Disponibilidad de microhábitats.....	23
Uso de microhábitats.....	24
Análisis de los datos.....	25
RESULTADOS.....	27
Uso de microhábitats en primavera.....	27
Uso de microhábitats en verano.....	30
Selección de hábitat.....	34
Amplitud de uso del hábitat.....	35
DISCUSION.....	35

Uso del hábitat y morfología.....	35
Demandas conflictivas con el uso del hábitat...	37

**Capítulo 2. CONSECUENCIAS DE LA PERDIDA DE LA COLA  
SOBRE EL COMPORTAMIENTO DE TERMORREGULACION.**

INTRODUCCION.....	40
MATERIAL Y METODOS.....	43
Diseño experimental.....	43
Temperaturas corporales en el campo.....	43
Temperaturas corporales seleccionadas.....	44
Comportamiento termorregulador.....	45
Análisis de los datos.....	47
RESULTADOS.....	47
Temperaturas corporales en el campo.....	47
Temperaturas corporales seleccionadas.....	49
Comportamiento termorregulador.....	52
Soleamientos.....	52
Distancia al refugio.....	56
Lugares de soleamiento.....	56
Tiempo disponible para otras actividades...	60
DISCUSION.....	62
Precisión termorreguladora.....	62
Uso del hábitat y termorregulación.....	63
Comportamiento antipredatorio.....	64

**Capítulo 3. CONSECUENCIAS DE LA PERDIDA DE LA COLA  
SOBRE LA DIETA Y LAS ESTRATEGIAS DE BUSQUEDA  
DEL ALIMENTO.**

INTRODUCCION.....	68
MATERIAL Y METODOS.....	71
Diseño experimental.....	71
Disponibilidad de invertebrados.....	72
Dieta de las lagartijas.....	72
Comportamiento alimenticio.....	73
Análisis de los datos.....	74
RESULTADOS.....	76
Disponibilidad de invertebrados.....	76
Dieta de las lagartijas.....	76
Electividad.....	79
Tamaño de presa.....	79
Tasas de alimentación y tiempo de manejo.....	82
Microhábitat y tácticas empleadas para la captura de presas.....	83
DISCUSION.....	85
Oportunismo en la dieta.....	85
Ingestión de alimento.....	86
Estrategias de búsqueda de alimento.....	88

**Capítulo 4. CONSECUENCIAS DE LA PERDIDA DE LA COLA  
SOBRE LOS PATRONES DE MOVIMIENTO Y TAMAÑO DEL  
DOMINIO VITAL DE MACHOS REPRODUCTORES.**

INTRODUCCION.....	91
MATERIAL Y METODOS.....	92
Diseño experimental.....	92
Uso del tiempo y patrones de movimiento.....	94
Tamaño del dominio vital.....	96
Análisis de los datos.....	97
RESULTADOS.....	98
Uso del tiempo.....	98
Patrones de movimiento.....	98
Tamaño del dominio vital.....	104
DISCUSION.....	104
Uso del tiempo y patrones de movimiento.....	104
Tamaño del dominio vital.....	107

**Capítulo 5. CONSECUENCIAS DE LA PERDIDA DE LA COLA SOBRE  
EL STATUS SOCIAL Y EXITO REPRODUCTIVO.**

INTRODUCCION.....	110
MATERIAL Y METODOS.....	112
Diseño experimental.....	112
Observaciones de comportamiento.....	113
RESULTADOS.....	115
Condición corporal.....	115

Interacciones sociales.....	117
Periodo reproductivo.....	117
Periodo postreproductivo.....	117
Movimientos de los machos y hembras próximas..	120
Cortejos y cópulas.....	121
DISCUSION.....	123
<b>CONCLUSIONES.....</b>	<b>127</b>
<b>REFERENCIAS.....</b>	<b>129</b>

## AGRADECIMIENTOS

A Alfredo Salvador, director de esta tesis, por ser más un colega de trabajo que un jefe, y por su ayuda en el campo, elaboración de los datos, y comentarios críticos.

A mis padres y a parte de mi familia por pensar que una tesis es más importante que ganar dinero a toda costa y ser una persona "respetable".

A Pilar, por todo lo que ya sabes, por estar siempre cerca, y porque las rebajas de Mayo no están nada mal.

A mis compañeros del Departamento de Ecología Evolutiva por su apoyo, y por crear un ambiente científico muy distinto del de otros grupos.

Pedro Jordano, Raymond B. Huey, Ross D. Johnston, Pilar López y los "réferis" anónimos de Oikos han contribuido con sus comentarios y críticas a la mejora de algunos capítulos de esta tesis (pero no son en absoluto responsables de los errores). Luisma Carrascal me ayudó además con su asesoramiento estadístico e informático, y Alberto Martín, Bernardino Torres "Nino", Jesús Benzal y Pilar López colaboraron en el trabajo de campo.

Durante la realización de la tesis conté con la ayuda de una beca del Museo Nacional de Ciencias Naturales (C.S.I.C.) en la Estación Biológica de "El Ventorrillo". Además, parte de los gastos se solventaron a cargo del proyecto DGICYT PB88-0009, mientras que, curiosamente, no he recibido ningún tipo de subvención del Quinto Centenario.

Esta tesis ha sido en gran parte posible gracias a nuestra estancia en El Ventorrillo. Por aquí pasaron muchas personas y algunos han llegado a ser buenos amigos. Citándolos según un modelo "randomizado" son: Sección de pajareros (Luisma Carrascal, Lali Moreno, Pablo Veiga, Juan Moreno, Juanjo Sanz, Ingrid Mozetich, Rodrigo Muñoz-Pulido), Sección murcielagueros (Jesús Benzal), "Guiris" (Ross D. Johnston (Roly), Rob S. Williams, Philip W. Bateman, David Robinson, Tamara, Pascal, Maimy ...), Liqueólogos (Ana Pintado, Frank Sojo, Amparo, Leopoldo G. Sancho, Fernando Balladares), Entomólogos (Ana, Jose Luis Nieves, Curso de la Autónoma), los integrantes de los sendos Cursos del Ventorrillo (equipo editorial del Ventorrillo J. Ransiobehav. Ecol., y Ecological Chaos Group), y en especial Bernardino Torres "Nino" por su asesoramiento técnico y apoyo logístico en muchas de las fases del trabajo.



Un agradecimiento especial a los perros del Ventorrillo (Molino, Boli, Linda, Canelo, Katy, el otro, Katy II, Coco, Canelo mastín, Fanny (Catalina), Dick (Gregorio), Frodo y a los visitantes anónimos) por su ayuda incondicional e imprescindible para aumentar nuestros conocimientos de "animal behaviour".

Fundamentales para la supervivencia en la alta montaña y el intercambio de ideas han sido en Navacerrada: Richard, Teckel, Cuatrocaminos (Gargantón), Felipes, e incluso el Obispo. Y en Cercedilla: Mickey (Español), Jamonería, Rancho y Mansión del loco. Gracias también a Felipe, José Luís, Juan Carlos, Fernando, Luis, y Valeriano, por su apoyo logístico, y su paciencia con los científicos que cobramos sin trabajar en nada útil.

A las lagartijas protagonistas de esta tesis por su paciencia con el tratamiento experimental y su buena disposición para dejarse espiar continuamente. No sé si les habrá servido de algo esta investigación, pero al menos serán algo más famosas y espero que mejor comprendidas.

A los responsables de la Estación de Valdesquí por permitirnos el acceso a la zona donde se desarrolló el trabajo de campo, y por no destrozarse esta ladera como el resto de sus instalaciones para los esquiadores. Al Comandante ... por darse cuenta que soy un inútil para servir a la Patria y dejar que me dedicara a la investigación sin perder un año de mi vida. A todos aquellos que han hecho todo lo posible por que esta tesis no se terminara nunca, por ser incapaces de lograrlo, y a las personas y colectivos que a pesar de su insistencia no han podido hacerme olvidar lo que significa una hipótesis nula y un nivel de significación. La vida así es más dura, pero por lo menos es de verdad.

# **INTRODUCCION**

## INTRODUCCION

La autotomía de partes del cuerpo como método de defensa frente al ataque de un predador es una característica destacada de muchos organismos (Edmunds 1974). Entre los invertebrados, se encuentra en crustáceos, equinodermos, anélidos y bivalvos (McVean 1975, Vermeij 1982), y entre los vertebrados en ciertos roedores (McVean 1975), algunas salamandras (Maiorana 1977, Ducey y Brodie 1983), unas pocas serpientes (Willis *et al.* 1982), algún anfisbenio (Gans 1978) y numerosos saurios, los cuales autotomizan su cola cuando son atrapados por un predador (Bellairs y Bryant 1985, Arnold 1988). La autotomía caudal se refiere a la fractura de la cola que tiene lugar de una manera voluntaria, regular y predecible por ciertas regiones más frágiles (planos de fractura) prefijadas con anterioridad (Bellairs y Bryant 1985). Además, en la mayoría de los casos la cola puede ser regenerada después de su pérdida con mayor o menor velocidad, aunque la nueva cola no es una réplica perfecta de la original.

La autotomía parece ser una adaptación para incrementar las posibilidades de supervivencia en un encuentro con un predador (Congdon *et al.* 1974, Dial y Fitzpatrick 1983), pero los costes asociados al periodo de regeneración pueden reducir el fitness de un individuo (Arnold 1988). Entre estos costes se ha identificado la pérdida de agilidad (Snyder 1949, Arnold 1984), ya que la

## Introducción

---

cola sirve para mantener el equilibrio durante la locomoción en hábitats terrestres (Vitt y Ohmart 1975, Ballinger et al. 1979), arbóreos (Ballinger 1973), acuáticos (Bartholomew et al. 1976, Daniels 1985) e incluso aéreos (Schiotz y Volsoe 1959). También se ha demostrado experimentalmente que la pérdida de la cola conlleva una disminución de la velocidad de carrera en el Teiido *Cnemidophorus sexlineatus* (Ballinger et al. 1979), en los Iguánidos *Dipsosaurus dorsalis* (Pond 1981), *Cophosaurus texanus* y *Uma notatus* (Punzo 1982) y en el Lacértido *Podarcis sicula* (Arnold 1984). Aunque a veces la pérdida de la cola incrementa la velocidad de carrera, como en el Gecónido *Phyllodactylus marmoratus* (Daniels 1983). En general, estos cambios hacen más vulnerables a la predación a los individuos sin cola (Congdon et al. 1974, Daniels 1983, Dial y Fitzpatrick 1984, Daniels et al. 1986). Sin embargo, se ha observado que algunas especies pueden compensar los costes de la autotomía mediante la modificación de su comportamiento defensivo, por ejemplo, haciéndose más crípticos y escondedizos (Formanowicz et al. 1990).

La cola funciona a veces como una señal intraespecífica (Carpenter y Ferguson 1977), y su pérdida puede inducir una reducción del status social de los individuos, como ha sido demostrado en juveniles (Fox y Rotsker 1982) y subadultos de *Uta stansburiana* (Fox et al. 1990), así como en *Anolis carolinensis* (Henning 1979).

## Introducción

---

La regeneración de la cola es un proceso energéticamente costoso que puede requerir un incremento del alimento ingerido o un desvío de energía de otras funciones como el crecimiento somático (Vitt et al. 1977, Ballinger y Tinkle 1979, pero ver Vitt y Cooper 1986) o la reproducción (Dial y Fitzpatrick 1981, Vitt y Cooper 1986). En las hembras, la pérdida de la cola reduce el tamaño de la puesta o la masa y contenido energético de los huevos (Smyth 1974, Dial y Fitzpatrick 1981). La pérdida de la cola conlleva una disminución de las reservas de grasa allí almacenadas (Vitt et al. 1977, Pond 1981, Daniels 1984), y esto puede conducir a una disminución de la supervivencia de los individuos que inician la hibernación sin cola (Bauwens 1981).

La frecuencia de colas regeneradas en una población ha sido interpretada como un índice de la presión depredadora sobre esa población (entre otros Schoener 1979, Turner et al. 1982, Piana 1986). Sin embargo, una alta tasa de colas regeneradas en una población parece más bien reflejar múltiples intentos de depredación por un depredador poco eficiente (Jacksic y Greene 1984, Medel et al. 1988). Además, la cola puede ser perdida en otras circunstancias como accidentes o enfrentamientos sociales entre conspecíficos (Norris 1953, Vitt et al. 1974, Vitt 1981). Aún así, la evidencia de que la pérdida de la cola puede reducir la supervivencia y el éxito reproductor de los individuos permite predecir que la autotomía podría jugar

## **Introducción**

---

un importante papel como reguladora de la tasa de crecimiento del tamaño de la población en muchas especies (Harris 1989).

La posesión de autotomía caudal se ha señalado como determinada por selección natural (Vitt *et al.* 1977). En aquellas especies que la poseen, la posibilidad de escapar de un predador perdiendo la cola sería más ventajosa que los costes que conlleva esta pérdida. La alta incidencia de colas regeneradas que se observa en poblaciones naturales de muchas especies apoyaría esta idea. Según esto, se pueden reconocer dos estrategias dentro de los saurios: la autotomía autoinducida de la cola seguida de regeneración, y la retención de la cola, que si se pierde accidentalmente tiene poca o ninguna regeneración. La autotomía es probablemente la condición primitiva de los saurios (Ethridge 1967), y en aquellas especies en las que su pérdida supone un gasto excesivo se favorece la retención de la cola.

## **ESTADO ACTUAL DEL TEMA**

Recientemente muchos aspectos de la autotomía caudal han sido revisados, tales como su distribución sistemática detallada y mecanismos histológicos (Bellairs y Bryant 1985), historia evolutiva (Arnold 1984) y aspectos ecológicos y de comportamiento (Arnold 1988). Se conocen numerosos efectos de la pérdida de la cola. Sin embargo, la

## Introducción

---

mayoría de los costes se conocen a partir de experimentos en laboratorio. Falta analizar cómo afectan estos costes a los distintos aspectos de la ecología de los individuos en poblaciones naturales.

Los mecanismos de autotomía en una especie determinada de saurio pueden ser mantenidos solamente si son adaptativos. Por tanto, los individuos que han perdido la cola deberían ser capaces de hacer frente a las desventajas de su condición para lograr sobrevivir durante el periodo de regeneración y transmitir sus genes a las generaciones futuras. Sin embargo, los estudios realizados hasta ahora han examinado principalmente los costes y prácticamente no se conoce qué cambios de comportamiento tienen lugar en los individuos sin cola destinados a compensarlos.

La presente tesis se enmarca dentro de este contexto; se quieren investigar las consecuencias que la pérdida de la cola tiene sobre la ecología de la lagartija serrana (*Lacerta monticola*), un lacértido de pequeño tamaño que se encuentra casi exclusivamente en hábitats rocosos de algunas montañas de la Península Ibérica (Salvador 1984). Además, se quiere comprobar si los individuos sin cola son capaces de compensar las desventajas aparentes de su condición mediante flexibilidad de comportamiento. Para ello se ha abordado el estudio mediante el método experimental, comparando individuos que han perdido la cola (inducida experimentalmente), con individuos control con la cola intacta.

### OBJETIVOS E HIPOTESIS

A continuación se detallan los objetivos concretos perseguidos e hipótesis planteadas para cada uno de ellos:

- *Selección de microhábitat:* se quiere examinar en el campo los efectos de la pérdida de la cola en el uso del hábitat. La habilidad para usar hábitats con distinta estructura depende de los modos de locomoción y de las características morfológicas de los individuos (Losos 1990 a, b). Puesto que la pérdida de la cola conlleva alteraciones en la locomoción, se puede predecir que las lagartijas sin cola restringirán el uso de microhábitats a aquellos para los que sus características morfológicas y de locomoción estén mejor adaptadas.

- *Comportamiento de termorregulación:* se van a examinar los efectos de la condición de la cola en las temperaturas corporales alcanzadas y precisión termorreguladora en el campo, temperaturas seleccionadas en un gradiente térmico, y comportamiento termorregulador. Los cambios de comportamiento para compensar la pérdida de la cola podrían afectar a la capacidad de precisión termorreguladora de los individuos. Sin embargo, dado que muchos procesos fisiológicos tiene un óptimo de temperaturas prefijado (Huey 1982), se puede predecir que las lagartijas sin cola deberían modificar su



## Introducción

---

comportamiento para lograr la misma precisión termorreguladora que los individuos con cola, al tiempo que compensan los costes de la pérdida de la cola, como por ejemplo un mayor riesgo de predación.

- *Dieta y estrategias de búsqueda del alimento:* se van a estudiar las consecuencias de la pérdida de la cola sobre la dieta, tasas de capturas de presas y estrategias de búsqueda del alimento. Se trata de testificar la hipótesis de que los individuos sin cola incrementan su tasa de ingestión de alimento para poder regenerar la cola (Dial y Fitzpatrick 1981), y, por otra parte, examinar si las técnicas empleadas para cazar y la dieta varían como respuesta a un mayor riesgo de predación.

- *Patrones de movimiento y dominios vitales:* se va a estudiar como afecta la pérdida de la cola a los patrones de movimiento de los individuos, y en especial las consecuencias sobre los recorridos de los machos por el dominio vital para buscar hembras. Puesto que los machos se mueven más durante la estación reproductora, las modificaciones de comportamiento para compensar la pérdida de la cola deberían afectar más a los machos que a las hembras (Trivers 1976, Stamps 1977, Rose 1981). Se puede predecir que los machos que han perdido la cola alterarán sus patrones de movimiento (Ballinger et al. 1979, Pond 1981, Punzo 1982), y sufrirán un incremento en el riesgo de

## Introducción

---

predación (Magnhagen 1991). Para compensar esto, deberían restringir sus movimientos y en consecuencia su dominio vital debería ser menor.

- *Status social y éxito reproductivo*: se va a analizar la relación entre condición de la cola, status social y éxito reproductivo de los individuos. Se va a comprobar si la hipótesis de que la pérdida de la cola conlleva un descenso del status social de los individuos (Fox y Rotsker 1982, Fox et al. 1990) es aplicable a los individuos adultos. Si este cambio de status tiene lugar, los machos con cola serán dominantes y lograrán un mayor número de cópulas con las hembras. Por otro lado, la cola puede funcionar como una señal del potencial reproductivo de las hembras (Fox et al. 1990), de modo que las hembras sin cola deberían ser menos atractivas para los machos y tendrían un menor número de cópulas.

# **METODOLOGIA GENERAL**

# METODOLOGIA GENERAL

## AREA DE ESTUDIO

El trabajo de campo fue llevado a cabo en la Sierra de Guadarrama, concretamente en la cara oeste del Cerro de Valdemartín, a unos 2.5 Km del Pto. de Cotos (40° 49' N, 3° 58' W), dentro de la provincia de Madrid, a una altitud de unos 1900 m. El clima es riguroso, siendo la temperatura media del mes más frío (Enero) de -4.1 °C, y la media del mes más cálido (Julio) 21.9 °C. La precipitación anual media en el área es de 1170 mm, gran parte de ésta en forma de nieve, que generalmente cubre el área desde Diciembre a Abril ( $\bar{x}$  = 87.6 días) (Montero y González 1984).

En el área de estudio predominan rocas de granito, que forman extensas graveras, junto a matorrales de piorno serrano (*Cytisus oromediterraneus*) y enebro rastrero (*Juniperus communis* subsp. *alpina*) (Izco 1984). Entre los matorrales de estas dos especies, se desarrollan pastizales de gramíneas como *Festuca indigesta*, *Deschampsia flexuosa*, *Pseudoarrhenatherum longifolius*, *Agrostis capilaris*, etc., junto a otras plantas herbáceas como *Rumex suffruticosus*, *Hieracium vahlii*, *Jasione crispa*, etc. En las graveras se desarrollan comunidades glerícolas con *Digitalis purpurea*, *Senecio pyrenaicus*, y los helechos *Cryptogramma crispa* y *Dryopteris oreades* (Para más detalles sobre la vegetación ver Izco 1984 y Rivas-Martínez et al. 1987).

### ESPECIE DE ESTUDIO

La lagartija serrana (*Lacerta monticola* Boulenger, 1905) es una especie de lacértido de pequeño tamaño endémica de la Península Ibérica (Salvador 1984). Sus poblaciones se encuentran casi exclusivamente en las altas montañas del centro y norte de España (Cordillera Cantábrica, Pirineos y Sistema Central), excepto algunas poblaciones localizadas casi a nivel del mar en el noroeste (Elvira y Vigal 1982). Se trata de una especie depredadora generalista que se alimenta de una amplia variedad de artrópodos (Domínguez et al. 1982, Ortega-Rubio 1991, Pérez-Mellado et al. 1991).

En el Sistema Central se encuentra la subespecie *L. monticola cyreni* (Müller y Hellmich 1937), que en la Sierra de Guadarrama se localiza entre los 1750 y 2350 m de altitud. En ésta población, la talla mínima (Longitud cabeza-cloaca, LCC) de los individuos reproductores es de 61 mm en los machos y 67 mm en las hembras. Está activa desde finales de Abril a Octubre. La reproducción ocurre en Mayo y Junio, dando lugar a una sola puesta de 4-9 huevos en Julio, y los recién nacidos aparecen a mediados de Agosto (Palacios y Salvador 1974, Salvador 1984, Elvira y Vigal 1985) (Datos sobre otras poblaciones se pueden encontrar entre otros en Martínez-Rica 1977, Pérez-Mellado 1982, Barbadillo 1985, Argüello y Salvador 1988, Pérez-

## Metodología general

---

Mellado et al. 1988, Argüello 1990 a, b, Braña et al. 1990, y Galán 1991).

En las parcelas de estudio *L. monticola* es la única especie de Saurio presente, aunque un poco más abajo convive con algunos individuos minoritarios de *Podarcis muralis*. En las parcelas también viven dos ofidios, *Coronella austriaca* y *Vipera latastei*, que parecen ser habituales predadores de *L. monticola*. En una ocasión se observó a un ejemplar de *C. austriaca* comiendo la cola autotomizada de un individuo de *L. monticola* que escapó con éxito del ataque (observación personal). Respecto a otros posibles predadores, no existe ninguna referencia de predación por aves (Martín y López 1990), aunque en el área de estudio hemos observado dos ataques sin éxito por parte de un cuervo (*Corvus corax*) y un roquero rojo (*Monticola saxatilis*). Por último, la comadreja (*Mustela nivalis*) es el único mamífero presente en las parcelas que podría capturar alguna lagartija. A pesar de la aparente escasez de predadores la pérdida de la cola es un hecho habitual en esta población como lo demuestra una proporción relativamente elevada (aproximadamente 60 %) de individuos con la cola regenerada (datos inéditos) lo que indicaría frecuentes intentos de captura por predadores poco eficientes (Jacksic y Greene 1984, Medel et al. 1988).

### DISEÑO EXPERIMENTAL

El trabajo de campo se llevó a cabo durante los meses de Mayo a Septiembre de 1990 en cuatro parcelas de 50 x 50 m, cada una, separadas una de otra por unos 75 m para evitar que los individuos migraran de una a otra. Las parcelas fueron elegidas con el fin de obtener muestras con la misma disponibilidad de microhábitats (análisis posteriores confirmaron que no había diferencias entre parcelas en la disponibilidad de microhábitats). Cada parcela fue cuadrículada mediante estacas y marcas de pintura sobre las rocas situadas cada 5 m. Aleatoriamente se asignaron dos de las parcelas al tratamiento experimental, y las otras dos quedaron como parcelas control. Se trataba así de obtener un réplica de cada tratamiento (Hurlbert 1984) para poder detectar otras posibles causas no relacionadas con la pérdida de la cola.

Las parcelas eran recorridas regularmente entre las 7.00 y las 14.00 h (hora solar) para buscar lagartijas. El esfuerzo de muestreo fue similar en todas las parcelas, siendo cada una de ellas visitada un día por semana. Los individuos eran capturados mediante lazo, y a continuación se midieron, con una precisión de 1 mm, y pesaron, con una pesola de 0.05 g de precisión. Así mismo, se les asignó un código individual permanente, mediante corte de dedos, y otro temporal mediante marcas de pintura que permitiera la identificación a distancia.

## Metodología general

---

En las parcelas experimentales a algunos individuos (al final del experimento, aproximadamente al 60 % de los machos adultos y al 30 % de las hembras adultas presentes) se les cortó la cola a unos 17 mm de la cloaca. Dado el crecimiento relativamente rápido de la cola, cuando fue posible se cortó la cola a cada individuo una vez al comienzo de la estación reproductora (Mayo-Junio) y otra vez al comienzo del verano (Julio). De este modo se obtuvieron dos poblaciones (parcelas experimentales) en la que parte de los individuos habían perdido su cola.

Para estudiar el comportamiento de las lagartijas con y sin cola se realizaron seguimientos de los individuos marcados (en el caso de los individuos sin cola, al menos una semana después de cortarles la cola). Cada individuo fue observado a distancia con prismáticos, y sus pautas de conducta fueron registradas en un magnetófono.

Las observaciones sobre cortejos y cópulas fueron muy escasas en el campo. Por eso y con el fin de poder analizar este aspecto, se realizó adicionalmente un estudio sobre la pérdida de la cola, comportamiento social y reproductor de *L. monticola* en un cercado en condiciones seminaturales. Los estudios en cercados seminaturales se consideran útiles para hacer detalladas observaciones de patrones de comportamiento naturales así como para manipular las condiciones del medio (ver por ej. Rummel y Roughgarden 1983, Zucker 1987, Deslippe et al. 1990, y capítulo 5 para una descripción más detallada). Para ello se capturaron



## **Metodología general**

---

individuos vivos en el área de estudio que fueron trasladados a la Estación de "El Ventorrillo", donde se construyó el cercado. Este consistía en una pared de plástico enterrada en el sustrato y sujeta por estacas. El interior estaba cubierto de hierba, rocas y matorrales. Los individuos fueron medidos, pesados y marcados con corte de dedos y pintura. Una semana después se cortó la cola a la mitad de los machos y de las hembras, y se realizaron observaciones de comportamiento. Cada individuo fue repintado, medido y pesado una vez a la semana.

Aspectos más detallados de los métodos empleados y técnicas específicas aparecen descritos en cada uno de los capítulos.

## **RESULTADOS**

Se presenta a continuación un resumen de los datos que han podido ser tomados durante el trabajo de campo. De todo el conjunto de datos parte han sido desestimados por su escasez dada la dificultad de obtener observaciones de los individuos sin cola durante el periodo postreproductor, o bien no incluidos aquí por su irrelevancia para el tema de esta tesis.

- *Características de la población:* En total se han marcado 289 individuos (64 machos adultos, 82 hembras adultas y el resto subadultos y juveniles), de los cuales a

## Metodología general

---

139 se les cortó la cola al menos una vez. La densidad de población se estimó mediante el método de las múltiples recapturas de Schnabel (Seber 1973), observándose una densidad media de  $104 \pm 19$  machos adultos/Ha (media para las cuatro parcelas) y  $180 \pm 25$  hembras adultas/Ha.

- *Seguimientos de individuos:* Durante el periodo reproductor se han seguido en el campo aproximadamente 130 individuos focales (machos y hembras adultos) durante aproximadamente 30 minutos de media cada uno (mínimo de 20 min), lo que supone un tiempo total aproximado de 65 horas de observaciones comportamentales registradas. Puesto que la actividad de los individuos decrece drásticamente al acabar el periodo reproductivo (datos inéditos) no se pudo obtener una muestra significativa del periodo postreproductor que permitiera analizar los comportamientos de los individuos en este periodo. Sin embargo, para el periodo reproductivo y a partir de estos seguimientos se obtuvieron datos de comportamiento termorregulador (capítulo 2), estrategias de búsqueda del alimento (capítulo 3), y uso del tiempo y patrones de movimiento (capítulo 4).

- *Uso de microhábitats:* Durante la estación reproductora (Mayo-Junio) se obtuvieron 73 observaciones de individuos con cola (parcelas control) y 41 de individuos a los que habíamos quitado la cola al menos hacía una semana

## Metodología general

---

(parcelas experimentales). Durante la estación postreproductora (Julio-Agosto) se obtuvieron 58 muestras en las parcelas control y 48 en las experimentales. No se ha incluido a los subadultos, juveniles o recién nacidos por el escaso número de datos obtenidos. Como complemento se han realizado muestreos de disponibilidad de microhábitats (120 puntos determinados al azar en las cuatro parcelas). Los resultados de este apartado se exponen en el capítulo 1.

- *Termorregulación:* Se han obtenido un total de 208 medidas de temperaturas corporales de individuos con la cola entera, y 60 de individuos sin cola, asociadas con sus correspondientes temperaturas ambientales. Para completar este aspecto se midieron las temperaturas seleccionadas en un gradiente en el laboratorio. Estos datos junto a los de comportamiento termorregulador obtenidos a partir de seguimientos focales se presentan en el capítulo 2.

- *Dieta:* Se obtuvieron un total de 68 muestras de excrementos de individuos diferentes (42 con cola, 26 sin cola) durante el periodo reproductor a partir de los que se identificaron 505 presas, y 75 muestras durante el periodo postreproductor (48 con cola, 27 sin cola) de los que se identificaron 281 presas. Además se tomaron 312 muestras de disponibilidad de invertebrados en el medio durante el periodo reproductor, y 366 durante el postreproductor. En

## Metodología general

---

el capítulo 3 se presentan los datos de la dieta durante el periodo reproductor. Puesto que no se pudieron obtener suficientes datos de comportamiento del periodo postreproductor los datos de alimentación de este periodo no se han incluido.

- *Dominios vitales:* durante el periodo reproductor se obtuvieron localizaciones de casi todos los individuos marcados, sin embargo para evitar distorsiones producidas por diferentes tamaños de muestra se ha preferido considerar un mínimo de diez localizaciones como el número necesario para describir un dominio vital (ver métodos en el capítulo 4). Teniendo en cuenta esta limitación se han obtenido los dominios vitales en la época reproductora de 23 machos adultos (con una media de  $19.5 \pm 3.1$  puntos por individuo). Se han excluido los datos de hembras e individuos subadultos debido al menor número de localizaciones.

- *Interacciones sociales y cópulas:* En las observaciones llevadas a cabo en el cercado seminatural se observaron un total de 237 interacciones sociales entre machos durante el periodo reproductivo que permitieron establecer claramente el status social de cada individuo (capítulo 5). Además se observaron 55 cortejos de los cuales en 21 ocasiones se concluyó la cópula.

## **Capítulo 1**

# **CONSECUENCIAS DE LA PERDIDA DE LA COLA EN EL USO DEL HABITAT**

# Capítulo 1.

## CONSECUENCIAS DE LA PERDIDA DE LA COLA EN EL USO DEL HABITAT

### INTRODUCCION

Numerosas especies de saurios muestran preferencias por determinadas características estructurales del hábitat (Heatwole 1977, Schoener 1977) y en algunas especies estas preferencias están asociadas con caracteres morfológicos aparentemente adaptativos (Moermond 1979, Pounds 1988). La eficiencia con la que puede ser usado un hábitat depende de los modos de locomoción empleados y de las características morfológicas desarrolladas para usar el microhábitat preferido (Pounds 1988, Losos 1990 a, b).

La cola es uno de los apéndices más importantes de las lagartijas que puede intervenir en múltiples funciones de locomoción, como por ejemplo para guardar el equilibrio en los desplazamientos tanto en hábitats terrestres, como acuáticos, arbóreos e incluso aéreos (Schiotz y Volsoe 1959, Ballinger 1973, Ballinger *et al.* 1979, Pond 1981, Punzo 1982, Vitt y Ballinger 1982, Daniels 1985).

La morfología de la cola está relacionada con el método de búsqueda del alimento y con el comportamiento de escape ante los predadores. Las especies de lagartijas que se caracterizan por poseer una táctica de búsqueda activa

## Uso del hábitat

---

del alimento ("widely foraging") tienen colas relativamente largas y se valen de la velocidad de carrera para escapar de los predadores (Vitt 1983). También, numerosas especies de lagartijas autotomizan su cola cuando son atacadas por un predador. La autotomía produce un beneficio inmediato de supervivencia. Sin embargo, los costes asociados al periodo de regeneración (Arnold 1988) pueden reducir el fitness del individuo.

En análisis previos de la asociación entre caracteres morfológicos, comportamiento locomotor, y la estructura del microhábitat se han excluido los datos de individuos sin cola (Pounds 1988, Losos 1990 a, b). Sin embargo, se podría suponer que la habilidad para usar hábitats con distinta estructura puede depender de la condición de la cola (intacta, rota o regenerándose). Así, se puede predecir que las lagartijas sin cola restringirán el uso de microhábitats a aquellos para los que por sus características morfológicas y de locomoción estén mejor adaptadas.

Algunas lagartijas del Género *Lacerta* (Familia *Lacertidae*) tienen características morfológicas en su cabeza y cuerpo que parecen apropiadas para refugiarse dentro de las grietas típicas de muchas formaciones rocosas (Arnold 1973). Sin embargo, la cola parece de menor importancia para la locomoción en estas especies que viven en las rocas que en aquellas que se mueven por el suelo (Arnold 1973). Las colas funcionalmente pasivas incluyen

## Uso del hábitat

---

aquellas sin otra función específica más que la autotomía para el escape de predadores (Vitt *et al.* 1977).

En este capítulo se examinan experimentalmente en el campo los efectos de la pérdida de la cola en el uso del hábitat de la lagartija serrana (*Lacerta monticola*). Se presentan datos que muestran un incremento en el uso de las rocas por las lagartijas sin cola durante la estación no reproductora (verano), y una ausencia de diferencias entre individuos con y sin cola durante la estación reproductora (primavera)(Martín y Salvador en prensa a).

## MATERIAL Y METODOS

### Métodos de muestreo

El trabajo de campo fue llevado a cabo en la Sierra de Guadarrama, concretamente en la cara oeste del Cerro de Valdemartín, desde Mayo a Agosto de 1990 en cuatro parcelas de 50 x 50 m cada una, separadas una de otra por unos 75 m (de aquí en adelante llamadas A, B, C y D). Las parcelas fueron elegidas con el fin de obtener muestras con la misma disponibilidad de microhábitats. Cada parcela fue cuadrículada mediante estacas situadas cada 5 m. Dos de las parcelas fueron asignadas al tratamiento experimental (parcelas B y C) y las otras dos quedaron como controles (parcelas A y D).



## Uso del hábitat

---

### Disponibilidad de microhábitats

Para medir la disponibilidad de microhábitats se optó por un muestreo al azar, eligiendo por sorteo 30 puntos por parcela de entre las 121 marcas de cada una. A partir de cada uno de estos puntos se definieron dos transectos perpendiculares de 10 m de longitud cada uno, que se cruzaban en dicho punto. La dirección de las líneas era determinada por la posición del sol en cada momento. Utilizando una barra colocada verticalmente, se anotaba a intervalos de 1 m a lo largo de los transectos considerados los contactos con la barra a nivel de sustrato de hierba, hojarasca, rocas de pequeño tamaño (<25 cm de diámetro), rocas medianas (entre 25 y 100 cm), rocas grandes (> 100 cm) y suelo desnudo. Usando el mismo procedimiento anotamos los contactos con algún tipo de vegetación a 5, 10, 25, y 50 cm de altura, Así como el tipo de vegetación con el que se producía cada contacto, vegetación herbácea, piornos (*C. oromediterraneus*), o enebros (*J. communis*). Anotamos también la distancia al refugio más cercano disponible que en general se trataba de una grieta en la roca, o una mata espesa de vegetación. Este procedimiento produce una muestra de 20 puntos, que permiten calcular las coberturas de sustrato y vegetación, el número de contactos con cada tipo de vegetación, y la distancia media al refugio para cada punto de muestreo. El método es similar al del punto-

## Uso del hábitat

---

central ("point-centered method") empleado en otros estudios de selección de hábitat de aves y reptiles (ver por ej., Noon 1981, Wiens y Rotenberry 1981, Scheibe 1987, Carrascal et al. 1989). Se midieron 15 puntos al azar durante primavera y otros 15 distintos durante el verano. Análisis preliminares no mostraron diferencias en la disponibilidad de microhábitats entre parcelas o estaciones por lo que los datos de disponibilidad se han reunido en los análisis subsiguientes.

## Uso de microhábitats

Se efectuaron recorridos regulares por las cuadrículas de las parcelas, entre las 7.00 y 14.00 h (hora solar), para buscar lagartijas. El esfuerzo de muestreo fue similar en todas las parcelas, siendo cada una de ellas visitada un día por semana. Las lagartijas eran capturadas mediante lazo, y para cada individuo anotamos la longitud cabeza-cuerpo y longitud de la cola, peso y su localización en la parcela la primera vez que era observado. Cada ejemplar era marcado mediante corte de dedos asignándole un código individual, y también se les marcaba con pintura en el dorso para identificarles temporalmente sin necesidad de recapturarlo. En las parcelas control para cada individuo capturado tomamos los datos del microhábitat ocupado a partir del lugar donde era observado por primera vez,

## **Uso del hábitat**

---

utilizando el mismo procedimiento que para medir la disponibilidad de microhábitats. En las parcelas experimentales se le cortaba la cola a algunos individuos a unos 17 mm de la cloaca en su primera captura. En estas parcelas se usó el mismo procedimiento de muestreo pero los datos de microhábitat eran tomados en la primera recaptura de cada individuo sin cola después de un periodo mínimo de una semana. Solamente individuos adultos han sido incluidos en los análisis.

## **Análisis de los datos**

Se ha utilizado un análisis de componentes principales (PCA) (Calvo 1989), para reducir las catorce variables de microhábitat a un pequeño número de componentes independientes entre sí que ofrezcan una síntesis de la multidimensionalidad del nicho espacial. Para analizar la variación estacional se realizaron análisis separados con los datos de primavera y verano. Realizamos dos PCA, uno para cada estación, con las muestras de disponibilidad y de uso por las lagartijas. Como paso previo a los análisis, los datos originales fueron sometidos a transformación de la raíz cuadrada, con el fin de conseguir normalidad (Sokal y Rohlf 1981). Solamente los autovalores mayores de uno fueron retenidos para análisis posteriores. La solución factorial inicial fue rotada por el procedimiento Varimax

## Uso del hábitat

---

(Nie *et al.* 1975) y las correlaciones mayores de 0.5 de las variables originales con las componentes fueron consideradas significativas (Hair *et al.* 1979). Se determinaron la media y el error standard de las coordenadas de cada observación de lagartijas en cada una de las componentes principales, y se evaluó la diferencia entre parcelas de estas coordenadas por medio de tests de Kruskal-Wallis. Cuando era detectada una diferencia significativa, se compararon las parcelas por pares mediante tests de la *U* de Mann-Whitney para ver cuales diferían entre sí (Paulissen 1988, Castilla y Bauwens 1991).

Las coordenadas en cada componente fueron también usadas para determinar si *L. monticola* utiliza los microhábitats disponibles de una forma distinta a la que cabría esperar por azar. La distribución de los valores de las coordenadas en las muestras de disponibilidad fue comparada con la correspondiente a la de las observaciones de *L. monticola* por medio del test de Kolmogorov-Smirnov (Zar 1984). La desviación standard de las coordenadas en cada PC se utilizó como una medida de amplitud de hábitat, mediante el cálculo para cada parcela y estación del producto de todas las desviaciones standard para todos los PCs.

# RESULTADOS

### Uso de microhábitats en primavera

Las variables que describen los microhábitats usados por *L. monticola* en las parcelas controles y experimentales durante la primavera aparecen indicadas en la Tabla 1.1. El análisis de componentes proporcionó tres factores, con autovalores mayores de uno, que explican en conjunto un 65.8 % de la varianza observada (Tabla 1.2). La primera componente (PC-1) está correlacionada positivamente con la cobertura de *J. communis*, hojarasca, y con los contactos de vegetación entre 10 y 25 cm de altura, mientras que está correlacionada negativamente con la distancia al refugio. Así, este PC-1 describe un gradiente desde los microhábitats con vegetación densa de enebro rastrero, con mucha hojarasca acumulada en el sustrato y que ofrece un buen refugio, a los lugares abiertos (graveras o pastizales) lejos de un refugio. La segunda componente (PC-2) está correlacionada positivamente con la cobertura de *C. oromediterraneus* y los contactos de vegetación a 50 cm de altura, y negativamente con las rocas grandes. Así, este PC-2 representa un gradiente desde los pastizales con matorrales de piorno altos y poco densos a las graveras, formadas por rocas de gran tamaño. Por último la tercera componente (PC-3) está correlacionada positivamente con la cobertura de hierba y los contactos de vegetación a 5 cm de

## Uso del hábitat

---

**TABLA 1.1** - Microhábitats medidos en el campo en puntos elegidos al azar (30 puntos/parcela) y usados por los individuos de *L. monticola* con cola y sin cola durante la primavera. Los valores representan la medias ( $\pm 1$  S.E.) del número de contactos (ver métodos).

---

Variable	Disponible (N = 120)	Con cola (N = 73)	Sin cola (N = 41)
<i>Contactos en el sustrato:</i>			
Hierba	6.8 $\pm$ 0.4	6.8 $\pm$ 0.6	5.1 $\pm$ 0.8
Hojarasca	5.7 $\pm$ 0.3	3.4 $\pm$ 0.5	2.7 $\pm$ 0.5
Rocas < 25 cm	1.4 $\pm$ 0.1	2.4 $\pm$ 0.3	2.2 $\pm$ 0.4
Rocas > 25 cm < 1 m	1.7 $\pm$ 0.2	3.6 $\pm$ 0.4	4.3 $\pm$ 0.6
Rocas > 1 m	3.0 $\pm$ 0.3	2.6 $\pm$ 0.4	4.7 $\pm$ 0.7
Suelo desnudo	1.2 $\pm$ 0.1	0.7 $\pm$ 0.1	0.5 $\pm$ 0.2
<i>Contactos con la vegetación:</i>			
5 cm de altura	6.5 $\pm$ 0.3	5.2 $\pm$ 0.5	4.1 $\pm$ 0.5
10 cm de altura	5.6 $\pm$ 0.2	4.9 $\pm$ 0.4	4.0 $\pm$ 0.5
25 cm de altura	6.3 $\pm$ 0.3	4.9 $\pm$ 0.5	4.1 $\pm$ 0.6
50 cm de altura	3.1 $\pm$ 0.2	2.5 $\pm$ 0.4	1.7 $\pm$ 0.4
<i>Número total de contactos (5-50 cm):</i>			
Hierba	4.7 $\pm$ 0.3	1.5 $\pm$ 0.3	1.8 $\pm$ 0.5
<i>C. oromediterraneus</i>	6.7 $\pm$ 0.5	6.7 $\pm$ 0.9	3.5 $\pm$ 1.0
<i>J. communis</i>	10.0 $\pm$ 0.7	9.3 $\pm$ 1.2	8.8 $\pm$ 1.4
<i>Distancia al refugio</i>			
más cercano (cm)	27.2 $\pm$ 1.3	23.2 $\pm$ 2.1	22.3 $\pm$ 2.4

---

## Uso del hábitat

---

**TABLA 1.2** - Correlaciones de las variables estructurales del hábitat en primavera con las tres primeras componentes principales.

---

Variable	PC-1	PC-2	PC-3
<i>Sustrato:</i>			
Hierba	-0.21	0.49	0.50
Hojarasca	0.79	0.26	0.12
Rocas < 25 cm	-0.30	0.22	-0.58
Rocas > 25 cm < 1 m	-0.30	-0.31	-0.45
Rocas > 1 m	-0.19	-0.67	-0.02
Suelo desnudo	0.08	0.13	-0.06
<i>Vegetación:</i>			
5 cm de altura	0.47	0.25	0.63
10 cm de altura	0.77	0.24	0.31
25 cm de altura	0.72	0.49	0.12
50 cm de altura	0.44	0.74	0.05
<i>Número de contactos:</i>			
Hierba	-0.02	0.15	0.85
<i>C. oromediterraneus</i>	0.05	0.89	0.10
<i>J. communis</i>	0.89	-0.14	0.06
<i>Distancia al refugio</i>	-0.55	-0.06	0.38
% Var. explicada	36.6	17.7	11.5

---

## Uso del hábitat

---

altura, y negativamente con las rocas pequeñas. Este PC-3 describe un gradiente desde los pastizales abiertos con hierba alta y sin matorrales hasta las graveras de piedras de pequeño tamaño y suelos con piedras.

La comparación de las coordenadas de los microhábitats ocupados por *L. monticola* en cada una de las parcelas revela la ausencia de diferencias significativas en el PC-1 (Test de Kruskal-Wallis,  $H = 3.05$ ,  $P = 0.38$ ) y en el PC-3 ( $H = 0.24$ ,  $P = 0.97$ ). En cambio, sí se encontraron diferencias en el PC-2 ( $H = 23.56$ ,  $P < 0.001$ ). Sin embargo, la parcela experimental C no resultó significativamente diferente de ambas parcelas control (Test de la *U* de Mann-Whitney,  $P > 0.10$  en ambos casos), lo que indica que la pérdida de la cola no parece ser enteramente responsable de las diferencias encontradas en el PC-2.

## Uso de microhábitats en verano

Las variables que describen los microhábitats usados por *L. monticola* en las parcelas controles y experimentales durante el verano aparecen indicados en la Tabla 1.3. El análisis de componentes proporcionó cuatro factores, con autovalores mayores de uno, que explican en conjunto un 74.5 % de la varianza observada (Tabla 1.4). La primera componente (PC-1) está correlacionada positivamente con la cobertura de *J. communis*, hojarasca, y con los contactos de



## Uso del hábitat

---

vegetación a 5, 10 y 25 cm de alturas. Igual que en primavera este *PC-1* describe un incremento en matorrales densos y bajos de enebro. La segunda componente (*PC-2*) está correlacionada positivamente con la cobertura de hierba en el sustrato y aérea, y con los contactos de vegetación a 5 cm de altura. Este *PC-2* describe un incremento en vegetación herbácea. La tercera componente (*PC-3*) está correlacionada positivamente con la cobertura de *C. oromediterraneus* y con los contactos de vegetación a 50 cm de altura. Así, este *PC-3* describe un incremento en matorrales altos y abiertos de piornos. La cuarta componente (*PC-4*) está correlacionada positivamente con el suelo desnudo y con el suelo herbáceo, lejanos del refugio, y negativamente con la cobertura de rocas grandes. Este *PC-4* describe un gradiente desde las áreas abiertas lejos de refugios a las graveras de rocas grandes.

En la comparación de las coordenadas de los microhábitats de las distintas parcelas no se encontraron diferencias significativas en el *PC-1* ( $H = 5.51$ ,  $P = 0.14$ ) ni en el *PC-2* ( $H = 0.92$ ,  $P = 0.82$ ), pero sí se encontraron en el *PC-3* ( $H = 16.19$ ,  $P < 0.01$ ) y en el *PC-4* ( $H = 12.34$ ,  $P < 0.01$ ). Las comparaciones por pares de parcelas en el *PC-3* no mostraron diferencias significativas entre las dos parcelas control (A:  $x \pm SE = 0.12 \pm 0.16$ ; D:  $0.10 \pm 0.14$ ; Test de la *U* de Mann-Whitney,  $P = 0.63$ ), pero sí entre las dos parcelas experimentales (B:  $-0.73 \pm 0.11$ ; C:  $-0.08 \pm 0.21$ ;  $P = 0.03$ ), no siendo la parcela C significativamente

## Uso del hábitat

---

**TABLA 1.3** - Microhábitats usados por los individuos de *L. monticola* con cola y sin cola durante el verano. Los valores representan la medias ( $\pm 1$  S.E.) del número de contactos (ver métodos).

---

Variable	Con cola (N = 58)	Sin cola (N = 48)
<i>Contactos en el sustrato:</i>		
Hierba	5.1 $\pm$ 0.4	3.5 $\pm$ 0.5
Hojarasca	3.8 $\pm$ 0.5	3.5 $\pm$ 0.5
Rocas < 25 cm	2.0 $\pm$ 0.3	1.5 $\pm$ 0.3
Rocas > 25 cm < 1 m	3.5 $\pm$ 0.3	4.2 $\pm$ 0.5
Rocas > 1 m	4.4 $\pm$ 0.5	7.0 $\pm$ 0.8
Suelo desnudo	1.0 $\pm$ 0.2	0.2 $\pm$ 0.1
<i>Contactos con la vegetación:</i>		
5 cm de altura	5.1 $\pm$ 0.4	4.6 $\pm$ 0.6
10 cm de altura	4.9 $\pm$ 0.5	4.6 $\pm$ 0.6
25 cm de altura	4.5 $\pm$ 0.5	3.4 $\pm$ 0.5
50 cm de altura	2.1 $\pm$ 0.3	1.6 $\pm$ 0.3
<i>Número total de contactos (5-50 cm):</i>		
Hierba	2.9 $\pm$ 0.4	3.6 $\pm$ 0.7
<i>C. oromediterraneus</i>	6.7 $\pm$ 1.0	3.0 $\pm$ 0.7
<i>J. communis</i>	7.2 $\pm$ 1.1	7.6 $\pm$ 1.3
<i>Distancia al refugio</i>		
más cercano (cm)	20.7 $\pm$ 1.4	19.0 $\pm$ 1.1

---

## Uso del hábitat

---

**TABLA 1.4** - Correlaciones de las variables estructurales del hábitat en verano con las cuatro primeras componentes principales.

Variable	PC-1	PC-2	PC-3	PC-4
<i>Sustrato:</i>				
Hierba	-0.01	0.76	0.24	0.43
Hojarasca	0.78	-0.10	0.44	0.09
Rocas < 25 cm	-0.14	-0.09	-0.02	-0.02
Rocas > 25 cm < 1 m	-0.40	-0.38	-0.20	-0.48
Rocas > 1 m	-0.39	-0.32	-0.45	-0.54
Suelo desnudo	0.03	-0.11	0.11	0.87
<i>Vegetación:</i>				
5 cm de altura	0.57	0.61	0.19	-0.01
10 cm de altura	0.81	0.24	0.23	-0.04
25 cm de altura	0.75	0.09	0.49	0.17
50 cm de altura	0.39	0.08	0.78	0.01
<i>Número de contactos:</i>				
Hierba	0.04	0.89	0.04	-0.10
<i>C. oromediterraneus</i>	0.04	0.17	0.91	0.17
<i>J. communis</i>	0.94	-0.05	-0.14	0.01
<i>Distancia al refugio</i>	-0.41	0.47	-0.18	0.58
% Var. explicada	36.6	18.1	10.2	8.0

---

## Uso del hábitat

---

diferente de las dos parcelas control ( $P > 0.5$  en ambos casos). No hubo diferencias significativas en el PC-4 entre las dos parcelas control (A:  $-0.14 \pm 0.12$ ; D:  $-0.07 \pm 0.20$ ,  $P = 0.97$ ) ni entre las dos experimentales (B:  $-0.71 \pm 0.10$ ; C:  $-0.70 \pm 0.10$ ,  $P = 0.69$ ), pero sí hubo diferencias significativas ( $P < 0.01$ ) en todas las comparaciones posibles por pares entre una parcela control y una experimental. Esto indica que los microhábitats ocupados por las lagartijas sin cola en las parcelas experimentales estaban afectados por la pérdida de la cola. Las lagartijas sin cola usaron las rocas grandes en mayor medida que las lagartijas con cola.

## Selección de hábitat

Los matorrales de piorno (*C. oromediterraneus*) fueron usados en proporción a su disponibilidad por las lagartijas durante la primavera (PC-2; Tests de Kolmogorov-Smirnov,  $D = 0.14$ ,  $P = 0.18$ ) y el verano (PC-3;  $D = 0.15$ ,  $P = 0.12$ ). Sin embargo, otros microhábitats no fueron usados en proporción a lo esperado. En primavera *L. monticola* utiliza los matorrales densos de enebro rastrero (*J. communis*) algo menos de lo que cabría esperar, y utiliza espacios más abiertos (PC-1;  $D = 0.20$ ,  $P < 0.05$ ). También, usan frecuentemente las graveras de rocas al tiempo que evitan los pastizales (PC-3;  $D = 0.37$ ,  $P < 0.001$ ). Durante el verano los resultados fueron similares, excepto que las

## Uso del hábitat

---

áreas abiertas fueron menos usadas. Los matorrales de enebro (PC-1;  $D = 0.23$ ,  $P < 0.01$ ) y los pastizales (PC-2;  $D = 0.26$ ,  $P < 0.001$ ) fueron usados menos de lo esperado por su disponibilidad, y las lagartijas usaron menos las áreas abiertas mientras que seleccionaron rocas de gran tamaño (PC-4;  $D = 0.33$ ,  $P < 0.001$ ).

## Amplitud de uso del hábitat

La amplitud de los microhábitats ocupados por las lagartijas en las parcelas control y experimentales fue similar durante la primavera (Control:  $A = 0.97$ ,  $D = 0.63$ ; Experimental:  $B = 0.84$ ,  $C = 0.74$ ). Sin embargo, estos valores parecen ser menores en las parcelas experimentales durante el verano (Control:  $A = 0.59$ ,  $D = 0.47$ ; Experimental:  $B = 0.27$ ,  $C = 0.38$ ), sugiriendo una reducción de la amplitud de los microhábitats usados por las lagartijas sin cola.

## DISCUSION

### Uso del hábitat y morfología

En la Sierra de Guadarrama, *L. monticola* no está restringida a hábitats rocosos (Arnold 1987), sino que también usa los matorrales, los pastizales y el suelo

## Uso del hábitat

---

desnudo. Los datos muestran que al menos durante el verano las lagartijas sin cola incrementan el uso de rocas grandes y disminuyen el uso de suelos desnudos. Estos cambios estacionales en el uso del microhábitat sugieren la existencia de una flexibilidad de comportamientos. Sin embargo, la experiencia puede ser importante (Adolph 1990 b), porque las lagartijas adultas pueden haber perdido su cola más de una vez en su vida (Tinkle 1967).

Las restricciones morfológicas podrían, al menos parcialmente, ser responsables de estos cambios en el uso de microhábitats. La pérdida de la cola provoca falta de equilibrio y disminución de la velocidad de carrera (Ballinger *et al.* 1979, Pond 1981, Punzo 1982). Ambas características pueden ser más importantes para el escape de los predadores en suelos desnudos o áreas con vegetación que en las rocas. Además, los individuos sin cola parecen ser más torpes que los que tiene la cola intacta y su locomoción podría ser energéticamente más costosa. Las lagartijas sin cola podrían aumentar las posibilidades de escapar de un predador reduciendo la distancia a un posible refugio. La velocidad de carrera es relativamente poco importante en las rocas porque en estas las grietas son abundantes. De este modo, incrementando el uso de las rocas se favorecería la probabilidad de supervivencia de las lagartijas sin cola.

## Uso del hábitat

---

### **Demandas conflictivas con el uso del hábitat**

Las lagartijas sin cola pueden enfrentarse a demandas conflictivas entre el uso de las rocas y otros requerimientos, tales como la termorregulación. Los microclimas térmicos varían espacial y temporalmente (Grant y Dunham 1988), y el medio ambiente térmico puede restringir el uso de determinadas estructuras del hábitat. Una estrategia de termorregulación precisa puede requerir un uso más flexible del hábitat (Christian *et al.* 1983). Estas restricciones térmicas pueden complementar a las restricciones morfológicas para explicar la variación estacional en el uso del suelo desnudo. Los suelos con hierba o arenosos se calientan más deprisa y llegan a alcanzar temperaturas más elevadas que otros microhábitats (ver capítulo 2). Sin embargo, no ofrecen refugio frente a los depredadores. El efecto de calentamiento de la capa de aire que envuelve al sustrato ("boundary layer effect") y la radiación térmica de estos parches pueden ser útiles para incrementar las tasas de calentamiento de las lagartijas por la mañana temprano (Bakken 1989). Así, el uso de suelo desnudo o con hierba puede ser favorable en primavera a pesar del mayor riesgo de predación, pero no en verano cuando las lagartijas pueden solearse satisfactoriamente en sitios más seguros.

Otro conflicto puede darse entre el uso de hábitat y las necesidades de alimentación. Un uso mayor de los

## Uso del hábitat

---

microhábitats rocosos podría alterar la dieta de las lagartijas sin cola. *Lacerta monticola* es un predador generalista que se alimenta de diversos tipos y tamaños de artrópodos (Domínguez et al. 1982, Pérez-Mellado et al. 1991). Se ha sugerido que la tasa de ingestión de alimento debe incrementarse en lagartijas sin cola, incluso aunque un incremento en el tiempo dedicado a buscar alimento suponga una probabilidad mayor de exposición a un posible predador (Dial y Fitzpatrick 1981). En el área de estudio la disponibilidad de invertebrados es menor en las rocas que en las zonas con vegetación (ver capítulo 3). Como consecuencia de esto, las lagartijas sin cola podrían crecer más despacio (Vitt et al. 1977, Ballinger y Tinkle 1979) y podrían usar sus reservas de grasa más rápidamente (Vitt et al. 1977, Dial y Fitzpatrick 1981, Daniels 1984). También, podrían invertir menos en la reproducción (Smyth 1974, Dial y Fitzpatrick 1981, Vitt y Cooper 1986) y su supervivencia invernal decrecería (Bauwens 1981).

Los requerimientos reproductivos de las lagartijas sin cola podrían verse afectados también por el cambio en el uso de microhábitats. La estación reproductiva de *L. monticola* tiene lugar en primavera. Los machos deben moverse frecuentemente por su dominio vital para localizar a las hembras y así incrementar su éxito reproductivo. Para copular con una hembra un macho debe primero encontrarla en su área de campeo y cortejarla después allí (Stamps 1983). Este conflicto puede ser más importante para los machos que



## Uso del hábitat

---

para las hembras. Los machos están mucho más activos en la estación reproductora, usan más sus reservas de grasa y comen menos (Rose 1981). Durante el verano ambos sexos acumulan reservas de grasa para sobrevivir a la hibernación y poder reproducirse el siguiente año. Si las lagartijas sin cola no modificasen su uso del hábitat durante la primavera serían capaces de atender la demanda conflictiva de la reproducción.

En conclusión, la pérdida de la cola afecta a la asociación entre las lagartijas y los microhábitats, restringiéndolas a aquellos hábitats para los cuales por sus características morfológicas y de locomoción están mejor adaptadas.

## **Capítulo 2**

# **CONSECUENCIAS DE LA PERDIDA DE LA COLA SOBRE EL COMPORTAMIENTO DE TERMORREGULACION**

## Capítulo 2.

# CONSECUENCIAS DE LA PERDIDA DE LA COLA SOBRE EL COMPORTAMIENTO DE TERMORREGULACION

## INTRODUCCION

Los saurios son capaces de responder comportamentalmente a las variaciones de las características térmicas del medio ambiente, y así mantener su temperatura corporal dentro de unos márgenes relativamente estrechos, a través de modificaciones en la frecuencia de soleamientos, ritmos de actividad y uso del microhábitat (Huey 1974, 1982, Waldschmit y Tracy 1983, Grant y Dunham 1988, Adolph 1990 a). Sin embargo, estos cambios de comportamiento son a veces muy costosos en términos de tiempo y energía gastados (Huey y Slatkin 1976), y entonces los saurios pueden alterar su temperatura corporal preferida (Christian *et al.* 1983) o incluso adoptar una estrategia termoconformista estando activos con temperaturas más variables (Hertz 1981, Hertz y Huey 1981).

Cuando pierden la cola, algunos saurios son capaces de compensar los costes de la autotomía mediante la modificación de su comportamiento defensivo, por ejemplo, haciéndose más crípticos y escondedizos (Formanowicz *et al.* 1990). Sin embargo tales modificaciones de su comportamiento (por ej., en los niveles de actividad,

## Termorregulación

---

frecuencia de soleamientos, tasas de movimiento o uso de microhábitat) podrían afectar al comportamiento termorregulador ya que los microclimas varían espacial y temporalmente (Grant y Dunham 1988). Si estos cambios tuviesen lugar, las lagartijas sin cola no serían capaces de alcanzar su temperatura corporal preferida (Bennett y Dawson 1976, Huey 1982, Waldschmidt y Tracy 1983). Sin embargo, ésto no sería adaptativo, ya que muchas funciones fisiológicas como la misma regeneración de la cola son menos eficaces a bajas temperaturas (Dawson 1975, Maderson y Licht 1968).

La termorregulación en climas fríos, al igual que en la alta montaña, es particularmente costosa. Las lagartijas que ocupan estos hábitats deben dedicar una gran parte de su tiempo a la termorregulación (Pearson y Bradford 1976, Beuchat 1989, Van Damme *et al.* 1989). Las lagartijas de montaña son muchas veces incapaces de alcanzar temperaturas corporales óptimas, y entonces pueden experimentar una reducción de su capacidad de carrera (Hertz *et al.* 1983, Van Damme *et al.* 1989, 1990 b, Bauwens *et al.* 1990). Como la pérdida de la cola también reduce la velocidad de carrera (Ballinger *et al.* 1979, Pond 1981, Punzo 1982, Arnold 1984), la autotomía en la alta montaña podría ser especialmente desventajosa para compaginar las necesidades de termorregulación y la defensa frente a los predadores. En consecuencia, los cambios de comportamiento asociados con la autotomía podrían tener un efecto importante sobre la termorregulación.

## Termorregulación

---

En este capítulo se plantean dos preguntas: ¿Difieren las lagartijas con y sin cola en sus temperaturas corporales o en la precisión de termorregulación?, ¿Cambian las lagartijas sin cola su comportamiento termorregulador para compensar los costes de la pérdida de la cola?. La hipótesis que se plantea es que las lagartijas sin cola son capaces de compensar su menor capacidad de carrera y mayor riesgo de predación mediante la modificación de su comportamiento termorregulador, de modo que puedan obtener la misma precisión termorreguladora que las lagartijas con cola.

Para comprobar esta hipótesis se estudió experimentalmente el efecto de la pérdida de la cola en el comportamiento termorregulador y las respuestas a la variación horaria en el medio ambiente térmico de la lagartija serrana (*Lacerta monticola*) en una localidad de alta montaña de el centro de España. Concretamente, se examinaron los efectos de la condición de la cola en: (1) las temperaturas corporales alcanzadas en el campo y la precisión termorreguladora, (2) la temperatura corporal seleccionada en un gradiente térmico en el laboratorio, (3) el porcentaje de tiempo invertido, frecuencia, duración media y máxima de los periodos de soleamiento, (4) la distancia al refugio más cercano durante los soleamientos como una medida del riesgo de predación percibido por la lagartija, (5) el uso del hábitat y su relación con las

## **Termorregulación**

---

temperaturas ambientales, y (6) el tiempo dedicado al descanso en la sombra y a otras actividades no relacionadas con la termorregulación. Por último, se discute la importancia de la condición de la cola y los comportamientos asociados para el balance entre costes y beneficios de la termorregulación (Huey y Slatkin 1976).

## **MATERIAL Y METODOS**

### **Diseño experimental**

El trabajo de campo fue llevado a cabo en la Sierra de Guadarrama, concretamente en la cara oeste del Cerro de Valdemartín, durante los meses de Mayo y Junio de 1990 en las cuatro parcelas de estudio de 50 x 50 m cada una. Las lagartijas sin cola se comportaron como escondedizas y su capturabilidad fue más baja. Por eso, para incrementar el tamaño de muestra los datos de la dos parcelas control (individuos con cola) y de las dos parcelas experimentales (individuos sin cola) fueron respectivamente reunidos. Solamente se utilizaron individuos adultos en los análisis.

### **Temperaturas corporales en el campo**

Se efectuaron recorridos regulares por las cuadrículas de las parcelas, entre las 7.00 y 14.00 h (hora solar), para buscar lagartijas. El esfuerzo de muestreo fue similar

## **Termorregulación**

---

en todas las parcelas, siendo cada una de ellas visitada un día por semana. Las lagartijas eran capturadas mediante lazo, e inmediatamente se les medía su temperatura corporal (=cloacal,  $T_c$ ), la del aire (con el termómetro en la sombra y a 3 cm sobre el punto donde era vista por primera vez,  $T_a$ ), y la del sustrato ( $T_s$ ), con un termómetro digital (precisión: 0.1 °C)(Avery 1982). Para cada individuo sólo se tomó una medida. También se anotó para cada individuo la longitud de cabeza-cuerpo y longitud de la cola, con una precisión de 1 mm, y peso (mediante una pesola de 0.05 g de precisión). Cada ejemplar era marcado mediante corte de dedos asignándole un código individual, y también con pintura en el dorso para identificarles temporalmente a distancia. En las parcelas experimentales a algunos de los individuos se les cortó la cola a unos 17 mm de la cloaca en su primera captura. Las temperaturas corporales de estas lagartijas sin cola fueron tomadas tras un periodo mínimo de una semana después de cortarles la cola.

### **Temperaturas corporales seleccionadas**

La temperatura corporal seleccionada por las lagartijas con y sin cola fue determinada en un gradiente fototérmico durante el mes de Junio de 1991. Se capturaron lagartijas en las parcelas de estudio (9 con cola, 7 sin cola) que fueron inmediatamente trasladadas al laboratorio de la estación de "El Ventorrillo" (distante 5 km en línea

## **Termorregulación**

---

recta) donde fueron medidas al siguiente día. El gradiente (100 x 75 cm) estaba lleno de arena y rocas. Una luz de 200-W suspendida sobre uno de los extremos del gradiente producía un gradiente de temperaturas del aire desde 18 a 50 °C. Las temperaturas corporales seleccionadas (Tsel) de los individuos activos fueron medidas con un intervalo de dos horas usando el mismo termómetro empleado en el campo. El rango de temperaturas corporales seleccionado fue definido como el 50 % alrededor de la media ( $\bar{x} \pm 0.674 s$ ) de todas las Tsel medidas (Van Damme *et al.* 1990 b).

### **Comportamiento termorregulador**

Cada parcela fue visitada una vez por semana para realizar observaciones de comportamiento. Las lagartijas eran observadas con prismáticos a una distancia de 5-7 m, y el tiempo pasado en cada comportamiento grabado en una grabadora de bolsillo. Solamente observaciones de 20 min o más largas fueron usadas. El tiempo medio de observación por individuo fue  $26.4 \pm 0.8$  min, totalizando unas 36 h de observación.

El comportamiento de las lagartijas fue clasificado de acuerdo a las siguientes definiciones. "SOLEANDOSE": la lagartija permanece expuesta al sol sin moverse durante una parada prolongada (más de 15 seg), con el cuerpo más o menos aplastado contra el sustrato. "DESCANSANDO": la lagartija permanece en un lugar sombreado como una grieta o



## Termorregulación

---

bajo un matorral durante un periodo prolongado de tiempo. "MOVIENDOSE": la lagartija corre más de dos segundos y más de 10 cm (si se mueve menos de este tiempo y distancia se consideraron movimientos de acomodación). "OTROS": incluye comportamientos no relacionados directamente con la termorregulación, como "Alerta" (la lagartija permanece sin moverse con la cabeza elevada. Este comportamiento es frecuentemente seguido de cortas carreras para capturar presas), "Comiendo" (se refiere a las capturas de presas), "Interacción social" y "Comportamiento sexual". Los movimientos de acomodación fueron incluidos aquí también.

Durante los periodos de soleamiento se anotó la duración de cada soleamiento entre dos movimientos. La frecuencia de soleamientos fue medida como el número de episodios de soleamiento por minuto de observación.

*Lacerta monticola* escapa de los predadores corriendo una corta distancia hacia una grieta o al interior de un matorral (observación personal). La distancia a la que se encuentra el refugio más próximo puede ser considerada como una medida del riesgo de predación percibido por la lagartija (Carrascal *et al.* en prensa). Así, para cada observación calculamos la distancia media ponderada al refugio más próximo mantenida durante todos los soleamientos. Para estimar la distancia media a los refugios disponibles en el medio (hipótesis nula), se seleccionaron 120 puntos al azar (30 puntos por parcela, ya que análisis preliminares no mostraron diferencias

## **Termorregulación**

---

significativas entre parcelas); cada punto consistía en una media de 20 medidas aleatorias alrededor del punto elegido al azar (ver métodos en el capítulo 1).

Durante las observaciones también se anotaron los sustratos usados por las lagartijas durante los soleamientos (roca, hierba o matorral), así como las temperaturas de la roca (Troca), y de la hierba (Thierba) expuestas al sol, como posibles lugares de soleamiento.

### **Análisis de los datos**

Se ha usado el análisis unifactorial y bifactorial de la varianza (ANOVA) para evaluar diferencias en las medias entre periodos horarios y entre lagartijas con y sin cola, la correlación de Pearson para analizar las relaciones entre la  $T_c$  y la  $T_a$ , y el test de la  $F_{max}$  para comparar la homogeneidad de las varianzas de las  $T_c$  (Sokal y Rohlf 1981).

## **RESULTADOS**

### **Temperaturas corporales en el campo**

No se encontraron diferencias en las  $T_c$  de machos y hembras con cola ( $F_{1,206} = 2.82, P > 0.05$ ) ni tampoco entre machos y hembras sin cola ( $F_{1,58} = 1.80, P > 0.05$ ), por lo tanto los análisis posteriores están basados en

## Termorregulación

---

**TABLA 2.1** - Temperatura ( $\bar{x} \pm 1$  SE, y rango entre paréntesis) corporal (Tc), del aire (Ta) y del sustrato (Ts), de individuos de *L. monticola* con y sin cola. *N* = tamaño de muestra.

---

	<i>N</i>	Tc	Ta	Ts
Con cola	208	29.38 $\pm$ 0.20 (18.4-35.2)	18.33 $\pm$ 0.30 (5.2-29.0)	22.66 $\pm$ 0.35 (8.8-34.3)
Sin cola	60	29.54 $\pm$ 0.38 (17.5-34.4)	18.37 $\pm$ 0.52 (9.2-28.0)	23.26 $\pm$ 0.64 (13.0-34.2)
Total	268	29.42 $\pm$ 0.18 (17.5-35.2)	18.34 $\pm$ 0.26 (5.2-29.0)	22.79 $\pm$ 0.31 (8.8-34.3)

---

## Termorregulación

---

muestras conjuntas de ambos sexos. Las lagartijas con y sin cola no difirieron en las temperaturas corporales medias ( $F_{1,266} = 0.13$ ,  $P = 0.73$ ) ni ambientales ( $P > 0.5$  en ambos casos) (Tabla 2.1). Tampoco las varianzas de las  $T_c$  de ambos grupos de lagartijas difirieron significativamente (con cola:  $\sigma^2 = 9.0$ ; sin cola:  $\sigma^2 = 8.8$ ;  $F_{max} = 1.02$ ,  $P > 0.05$ ), sugiriendo que la precisión termorreguladora fue similar en ambos grupos. La  $T_c$  de las lagartijas con y sin cola estuvo ligeramente correlacionada con las correspondientes  $T_a$  (Con cola:  $r = 0.30$ ; Sin cola:  $r = 0.26$ ;  $P < 0.0001$  en ambos casos) (Fig. 2.1). La  $T_c$  media varió entre horas pero no entre lagartijas con y sin cola (ANOVA bifactorial; efecto horario:  $F_{7,252} = 3.63$ ,  $P < 0.001$ ; efecto de la cola:  $F_{1,252} = 0.85$ ,  $P = 0.40$ ; interacción de factores:  $F_{7,252} = 0.43$ ,  $P = 0.88$ ) (Fig. 2.2).

### Temperaturas corporales seleccionadas

Las temperaturas corporales seleccionadas no difirieron significativamente ( $F_{1,54} = 0.48$ ,  $P = 0.50$ ) entre lagartijas con cola ( $\bar{x} \pm SE = 32.2 \pm 0.3$ ,  $N = 31$ ) y sin cola ( $\bar{x} \pm SE = 31.9 \pm 0.3$ ,  $N = 25$ ). Tampoco se encontraron diferencias entre sexos ( $F_{1,54} = 1.80$ ,  $P = 0.18$ ; datos agrupados). Muchas lagartijas en el campo se encontraron activas por debajo del rango de  $T_{sel}$ , el 66.8 % de todas las medidas de  $T_c$  en el campo de lagartijas con cola, y el 63.3 % de las  $T_c$  de lagartijas sin cola se situaron por debajo de este rango.

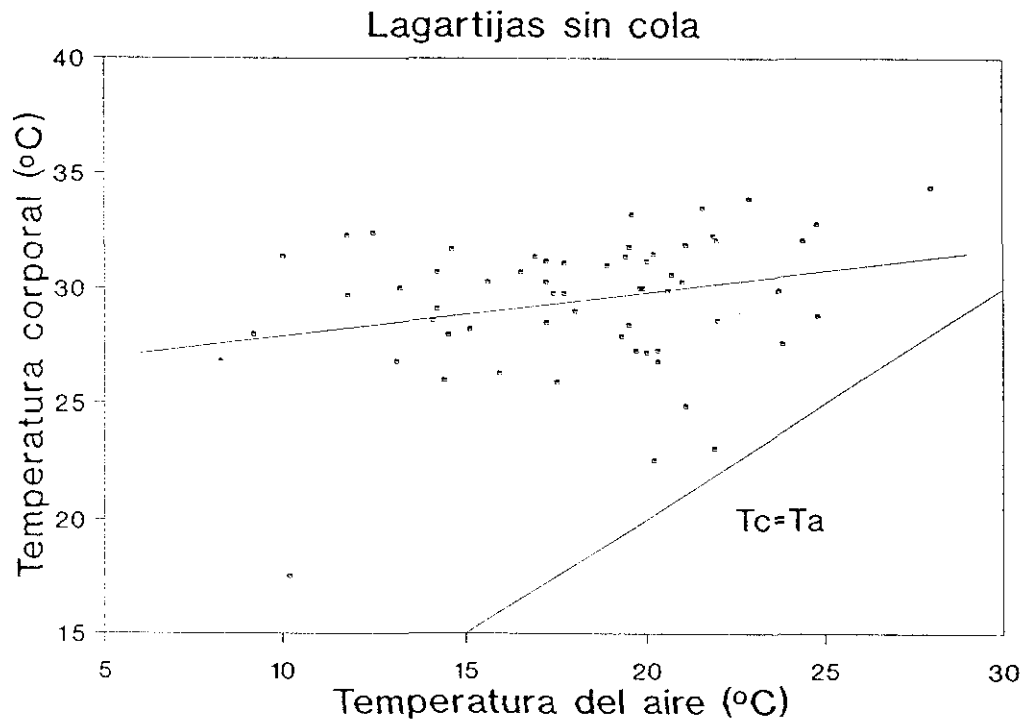
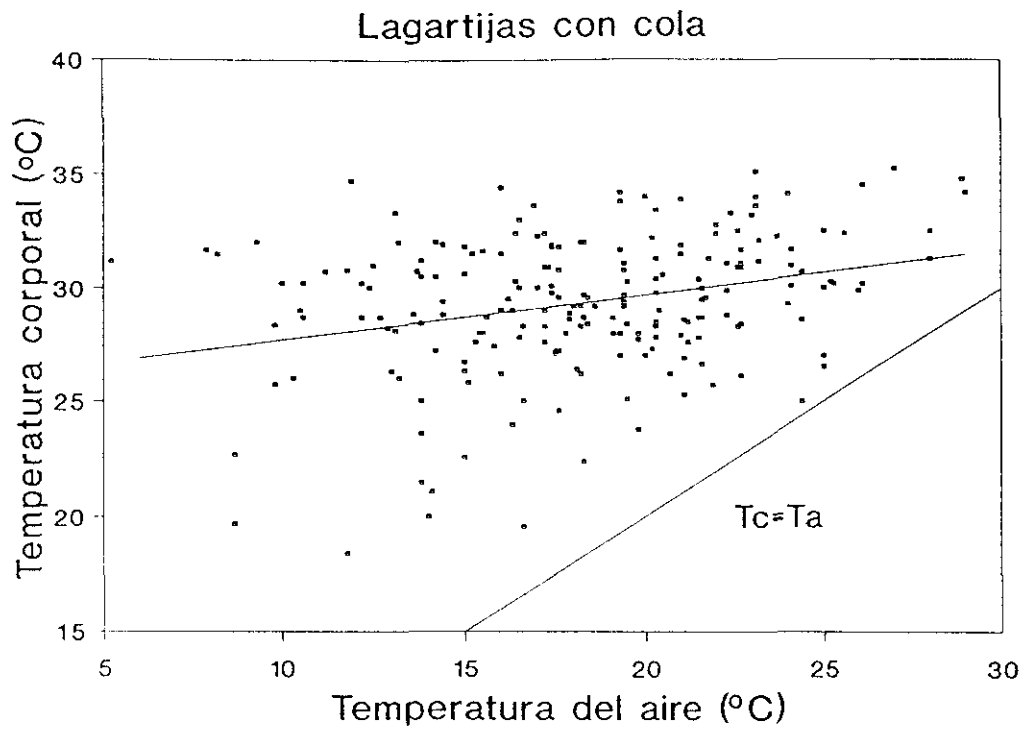
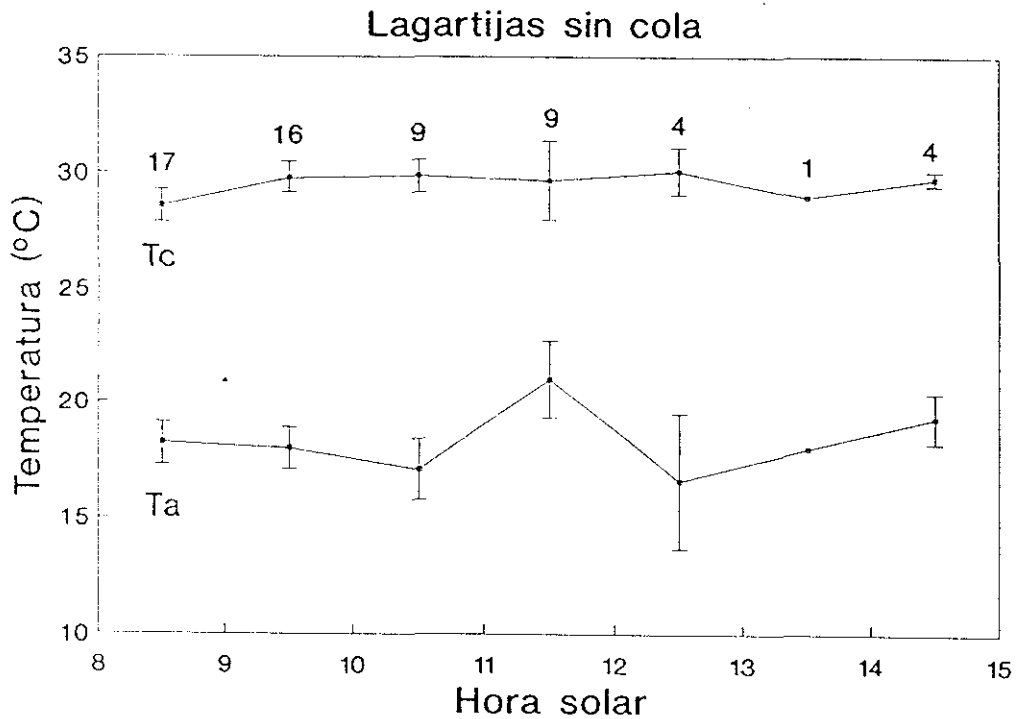
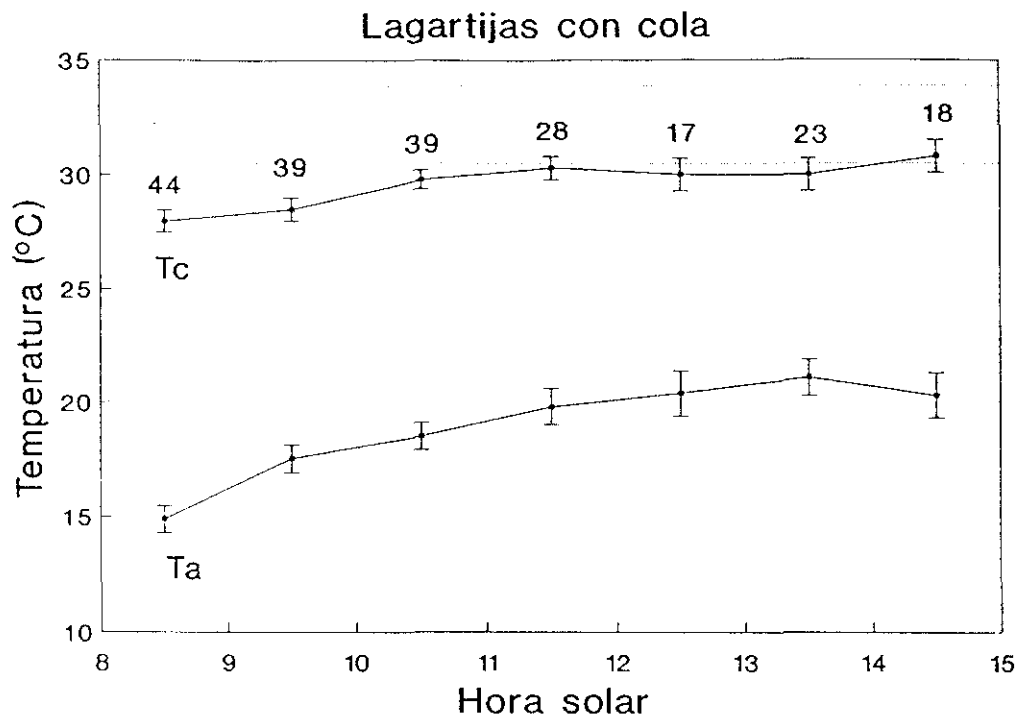


Figura 2.1 - Relaciones entre la temperatura corporal ( $T_c$ ) y la del aire ( $T_a$ ) en individuos de *L. monticola* con y sin cola.

## Termorregulación



**Figura 2.2** - Variación horaria ( $\bar{x} \pm SE$ ) de las temperaturas corporal ( $T_c$ ) y del aire ( $T_a$ ) en individuos de *L. monticola* con y sin cola. Se indican los tamaños de muestra y el rango de temperaturas seleccionadas (líneas discontinuas).

## Termorregulación

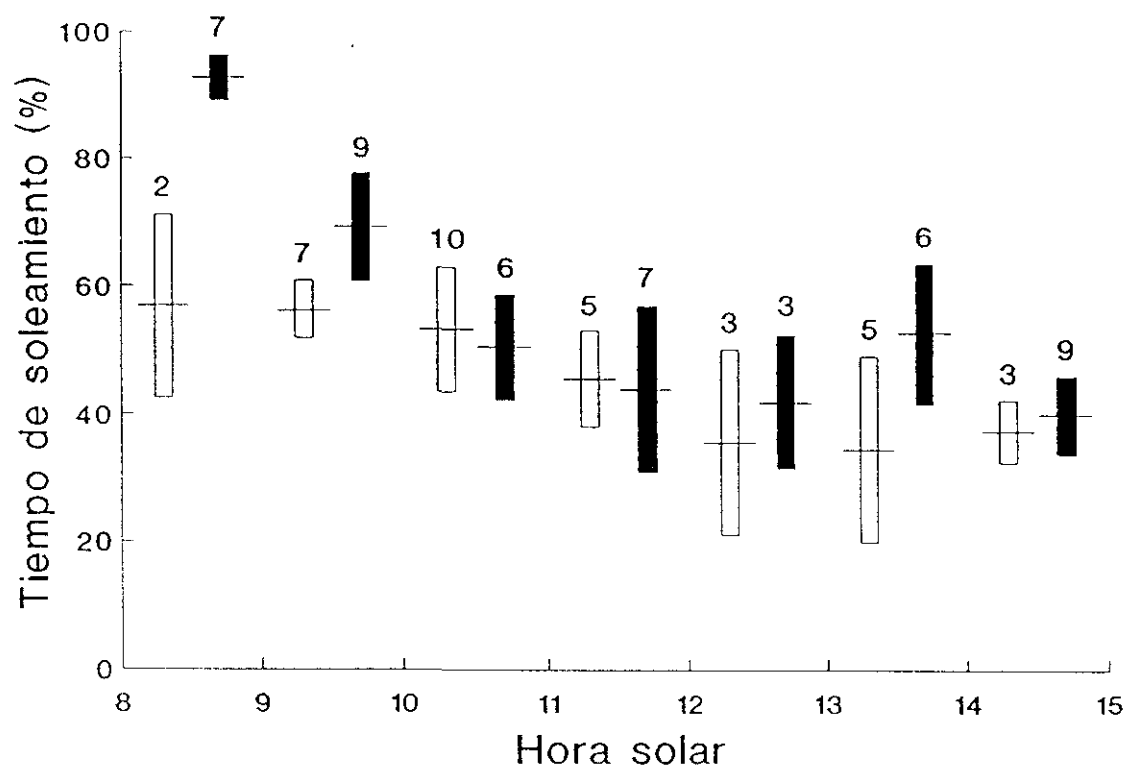
---

### Comportamiento termorregulador

#### Soleamientos

El tiempo dedicado a solearse varió significativamente entre periodos horarios decreciendo desde la mañana temprano hasta la tarde, pero no varió entre lagartijas con y sin cola (ANOVA bifactorial; efecto horario:  $F_{6,68} = 4.61$ ,  $P < 0.001$ ; efecto de la cola:  $F_{1,68} = 2.38$ ,  $P = 0.13$ ; interacción de factores:  $F_{6,68} = 0.71$ ,  $P = 0.65$ ) (Fig. 2.3). Sin embargo, el tiempo dedicado a solearse decreció en las lagartijas sin cola a lo largo de la mañana (ANOVA;  $F_{6,40} = 4.68$ ,  $P < 0.001$ ), pero permaneció similar en las que tenían cola ( $F_{6,28} = 0.75$ ,  $P = 0.61$ ).

La duración media de un periodo de soleamiento no fue significativamente distinta entre ambos grupos de lagartijas, ni entre periodos horarios (ANOVA bifactorial; efecto horario:  $F_{6,68} = 1.21$ ,  $P = 0.31$ ; efecto de la cola:  $F_{1,68} = 0.67$ ,  $P = 0.42$ ; interacción de factores:  $F_{6,68} = 0.77$ ,  $P = 0.59$ ) (Tabla 2.2). Tampoco la frecuencia de soleamientos difirió significativamente entre grupos o periodos horarios (ANOVA bifactorial; efecto horario:  $F_{6,68} = 1.34$ ,  $P = 0.25$ ; efecto de la cola:  $F_{1,68} = 0.91$ ,  $P = 0.35$ ; interacción de factores:  $F_{6,68} = 1.05$ ,  $P = 0.40$ ) (Tabla 2.2). Sin embargo, la duración máxima de un periodo de soleamiento fue significativamente mayor por la mañana en las lagartijas sin cola (ANOVA bifactorial; efecto



**Figura 2.3** - Variación horaria ( $\bar{x} \pm SE$ ) del tiempo dedicado a solearse por individuos de *L. monticola* con cola (rectángulos blancos) y sin cola (rectángulos negros). Se indican los tamaños de muestra (números sobre las columnas).



## Termorregulación

---

**TABLA 2.2** - Media ( $\pm 1$  SE) de la duración media de un soleamiento (seg) y tasas de soleamiento (numero/min) según periodos horarios (hora solar).

---

Horas	Duración media		Tasa de soleamientos	
	Con cola	Sin cola	Con cola	Sin cola
8-9	88.4 $\pm$ 20.3	397.8 $\pm$ 107.7	0.43 $\pm$ 0.2	0.25 $\pm$ 0.1
9-10	75.6 $\pm$ 13.9	240.4 $\pm$ 106.1	0.54 $\pm$ 0.1	0.38 $\pm$ 0.1
10-11	257.4 $\pm$ 80.2	115.5 $\pm$ 76.2	0.48 $\pm$ 0.1	0.63 $\pm$ 0.1
11-12	47.3 $\pm$ 9.4	176.6 $\pm$ 91.9	0.69 $\pm$ 0.1	0.41 $\pm$ 0.1
12-13	51.2 $\pm$ 11.9	97.2 $\pm$ 53.4	0.53 $\pm$ 0.3	0.41 $\pm$ 0.2
13-14	132.5 $\pm$ 93.1	81.5 $\pm$ 32.3	0.32 $\pm$ 0.2	0.52 $\pm$ 0.1
14-15	29.6 $\pm$ 7.8	54.4 $\pm$ 19.7	0.81 $\pm$ 0.1	0.60 $\pm$ 8.1

---

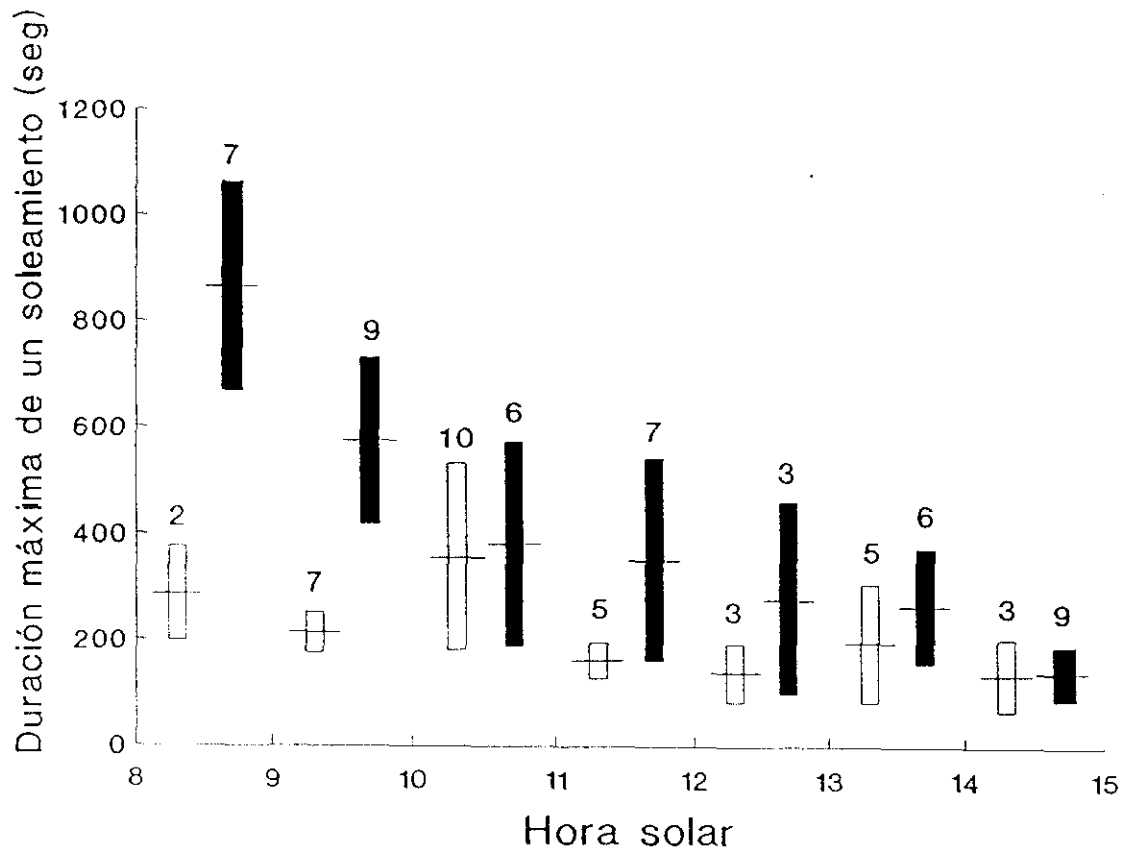


Figura 2.4 - Variación horaria ( $\bar{x} \pm SE$ ) de la duración máxima de un periodo de soleamiento en individuos de *L. monticola* con cola (rectángulos blancos) y sin cola (rectángulos negros). Se indican los tamaños de muestra (números sobre las columnas).

## Termorregulación

---

horario:  $F_{6,68} = 2.56$ ,  $P = 0.027$ ; efecto de la cola:  $F_{1,68} = 4.20$ ,  $P = 0.04$ ; interacción de factores:  $F_{6,68} = 0.65$ ,  $P = 0.69$ ) (Fig. 2.4).

## Distancia al refugio

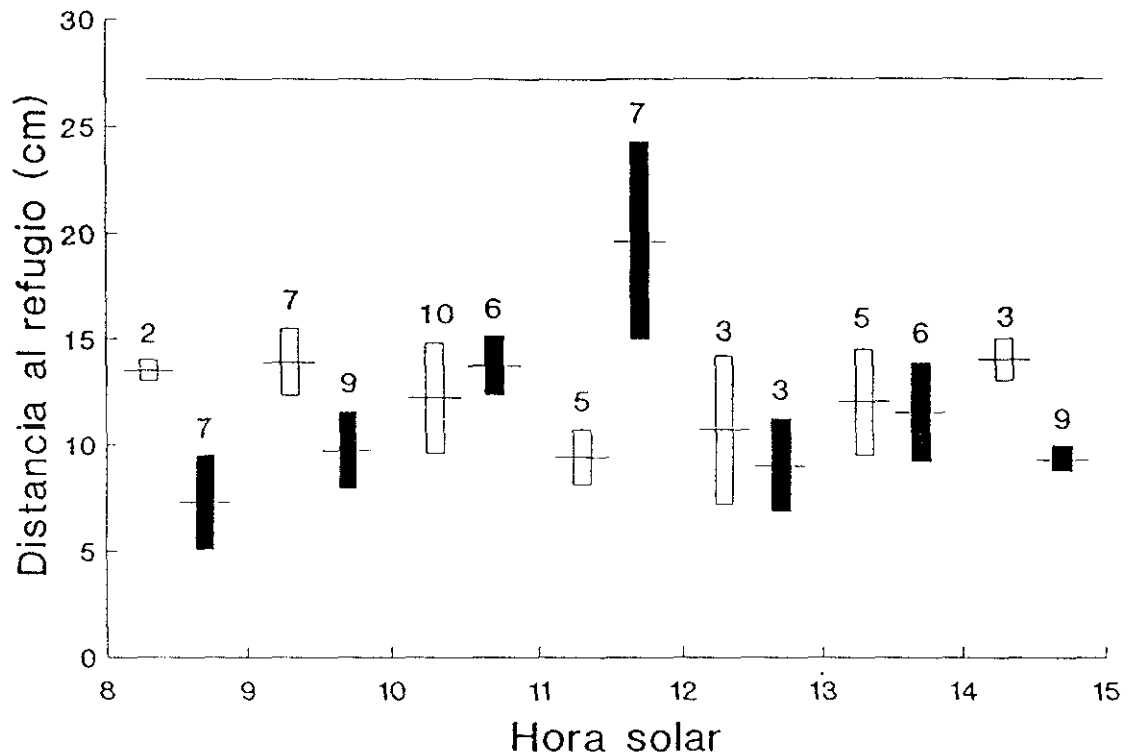
La distancia al refugio más próximo durante los periodos de soleamiento (datos agrupados,  $\bar{x} \pm SE = 11.8 \pm 0.7$  cm) fue significativamente más corta ( $F_{1,200} = 77.81$ ,  $P < 0.0001$ ) que la distancia media disponible en el hábitat ( $27.2 \pm 1.3$  cm) (Fig. 2.5). No se encontraron diferencias significativas en la distancia media mantenida por las lagartijas con y sin cola entre las 8 y las 15 h ( $F_{1,80} = 0.27$ ,  $P = 0.61$ ). Sin embargo, en las lagartijas con cola la distancia media permaneció similar por la mañana (8-12 horas:  $F_{3,20} = 0.43$ ,  $P = 0.73$ ) y por la tarde (12-15 horas:  $F_{2,8} = 0.34$ ,  $P = 0.72$ ), mientras que en las lagartijas sin cola las distancias medias se incrementaron significativamente a lo largo de la mañana (8-12 horas:  $F_{3,25} = 3.68$ ,  $P = 0.02$ ) para permanecer invariables después del mediodía (12-15 horas:  $F_{2,15} = 0.74$ ,  $P = 0.49$ ).

## Lugares de soleamiento

Las rocas fueron el sustrato que las lagartijas usaron más frecuentemente durante los periodos de soleamiento (Con cola:  $\bar{x} \pm SE = 62.2 \pm 5.1$  % tiempo; Sin cola:  $74.5 \pm 4.4$  %

## Termorregulación

---



**Figura 2.5** - Variación horaria de la distancia media ( $\pm$  SE) al refugio más cercano mantenida durante los soleamientos por individuos de *L. monticola* con cola (rectángulos blancos) y sin cola (rectángulos negros). Se indican los tamaños de muestra (números sobre las columnas). La línea horizontal indica la distancia media al refugio más cercano disponible en el medio.

## Termorregulación

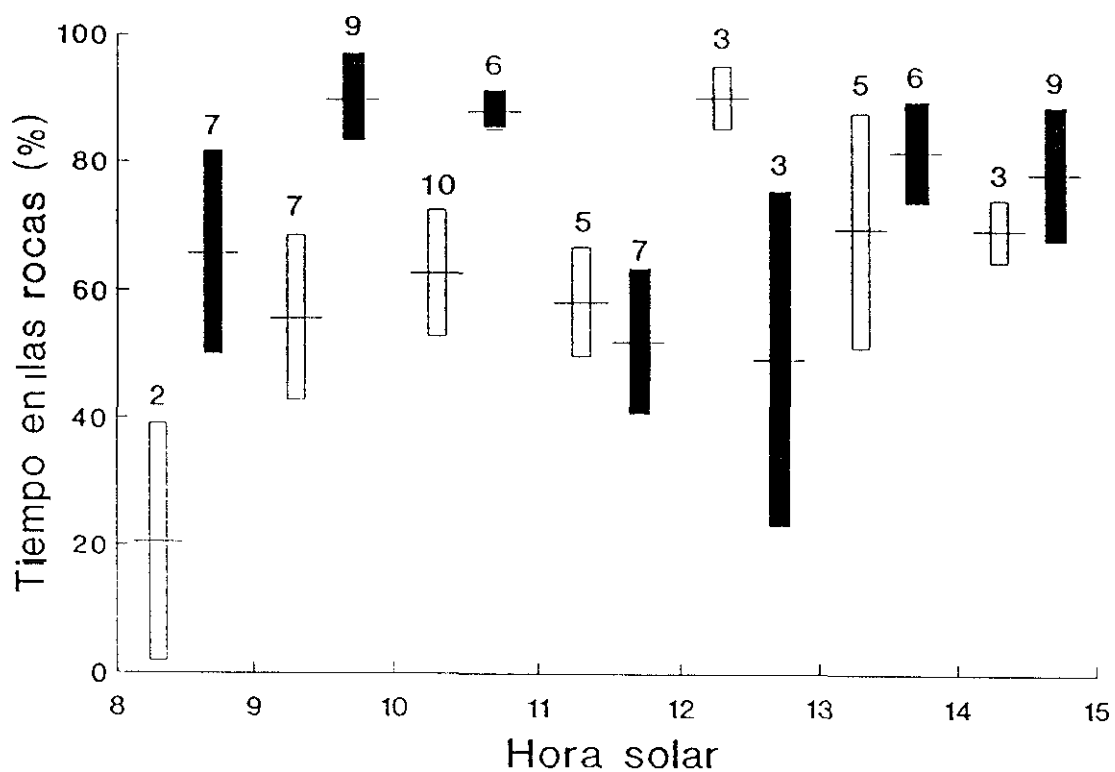
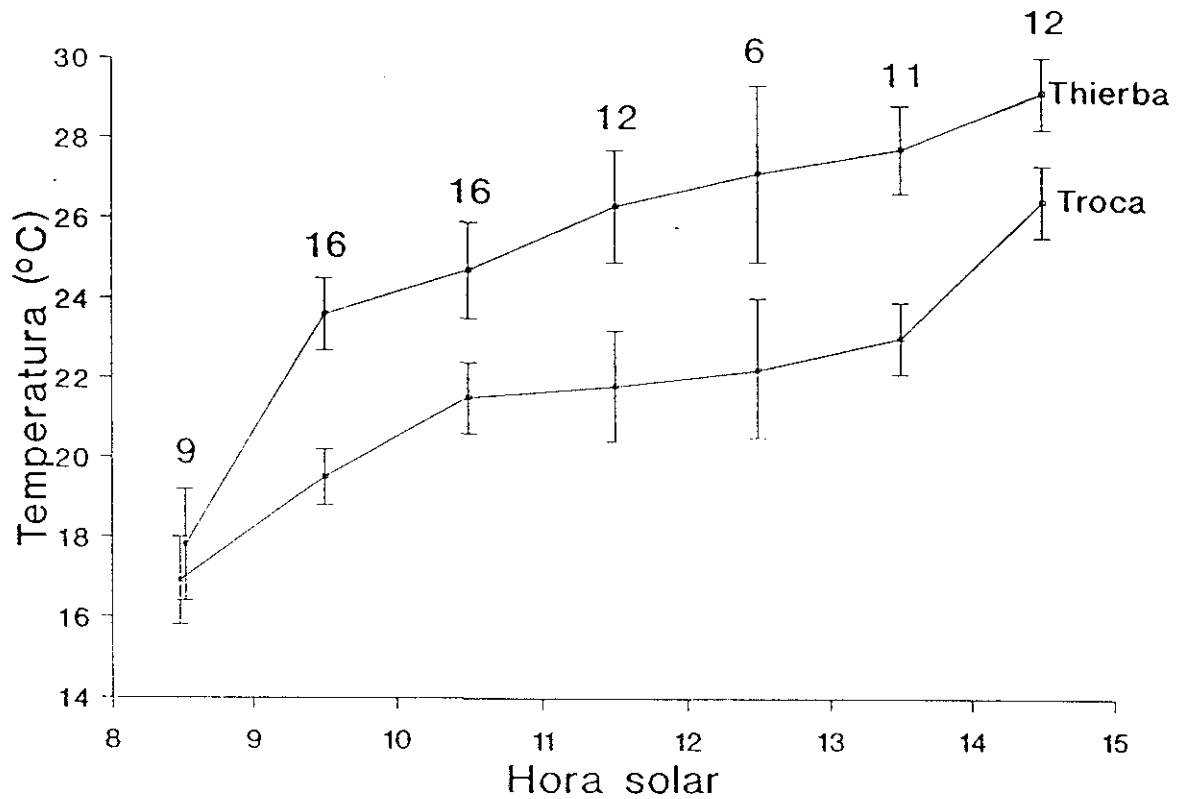


Figura 2.6 - Variación horaria ( $\bar{x} \pm SE$ ) del porcentaje de tiempo que usan las rocas como lugares de soleamiento los individuos de *L. monticola* con cola (rectángulos blancos) y sin cola (rectángulos negros).

## Termorregulación

---



**Figura 2.7** - Variación horaria ( $\bar{x} \pm SE$ ) de la temperatura de las rocas expuestas al sol (Troca) y del suelo con hierba expuesto al sol (Thierba) registrada durante las observaciones de individuos focales. Se indican los tamaños de muestra (números sobre las columnas).

## **Termorregulación**

---

tiempo). El uso de las rocas durante los periodos de soleamiento no fue significativamente diferente entre periodos horarios, pero las lagartijas sin cola usaron las rocas más frecuentemente que las con cola (ANOVA bifactorial; efecto horario:  $F_{6,68} = 1.38$ ,  $P = 0.24$ ; efecto de la cola:  $F_{1,68} = 4.81$ ,  $P = 0.03$ ; interacción de factores:  $F_{6,68} = 1.88$ ,  $P = 0.09$ ) (Fig. 2.6). Durante la mañana (8-12 h) las lagartijas sin cola usaron durante más tiempo las rocas que las con cola (ANOVA;  $F_{1,51} = 4.83$ ,  $P = 0.03$ ), pero por la tarde (12-15 h) el uso de las rocas fue similar en ambos grupos ( $F_{1,27} = 0.03$ ,  $P = 0.96$ ). Por otra parte, las temperaturas alcanzadas por las rocas expuestas al sol ( $21.6 \pm 0.5$  °C) fueron significativamente más bajas ( $F_{1,162} = 17.72$ ,  $P < 0.0001$ ) que las del suelo con hierba expuesto al sol ( $24.9 \pm 0.6$  °C) (Fig 2.7).

### **Tiempo disponible para otras actividades**

El tiempo dedicado al descanso en la sombra no fue significativamente diferente entre grupos de lagartijas o periodos horarios (ANOVA bifactorial; efecto horario:  $F_{6,68} = 1.54$ ,  $P = 0.18$ ; efecto de la cola:  $F_{1,68} = 0.08$ ,  $P = 0.78$ ; interacción de factores:  $F_{6,68} = 2.01$ ,  $P = 0.07$ ) (Tabla 2.3). El tiempo disponible para moverse y otras actividades no directamente relacionadas con la termorregulación tendió a ser más bajo en las lagartijas

## Termorregulación

---

**TABLA 2.3** - Media ( $\pm 1$  SE) del porcentaje de tiempo dedicado al descanso en la sombra, y a moverse y a otros comportamientos no relacionadas con la termorregulación según periodos horarios (hora solar).

---

Horas	Descanso		Moviéndose y otros	
	Con cola	Sin cola	Con cola	Sin cola
8-9	24.3 $\pm$ 13.5	2.3 $\pm$ 1.6	18.8 $\pm$ 0.8	4.9 $\pm$ 3.5
9-10	9.3 $\pm$ 5.2	17.2 $\pm$ 8.2	34.6 $\pm$ 5.0	13.4 $\pm$ 5.5
10-11	10.8 $\pm$ 3.8	14.6 $\pm$ 6.9	36.0 $\pm$ 8.8	34.9 $\pm$ 12.6
11-12	17.5 $\pm$ 6.2	19.3 $\pm$ 11.4	37.0 $\pm$ 4.9	36.9 $\pm$ 11.4
12-13	11.3 $\pm$ 11.3	35.9 $\pm$ 19.0	53.2 $\pm$ 22.0	22.3 $\pm$ 14.6
13-14	47.6 $\pm$ 19.7	16.1 $\pm$ 6.4	18.0 $\pm$ 10.6	31.3 $\pm$ 11.6
14-15	7.0 $\pm$ 7.0	33.7 $\pm$ 9.7	55.7 $\pm$ 11.6	26.3 $\pm$ 5.9

---



## **Termorregulación**

---

sin cola (ANOVA bifactorial; efecto horario:  $F_{6,68} = 1.94$ ,  $P = 0.08$ ; efecto de la cola:  $F_{1,68} = 3.57$ ,  $P = 0.06$ ; interacción de factores:  $F_{6,68} = 1.32$ ,  $P = 0.26$ ) (Tabla 2.3).

## **DISCUSION**

### **Precisión termorreguladora**

La pérdida de la cola en *L. monticola* no altera su capacidad para termorregular con precisión. Las lagartijas sin cola fueron capaces de mantener su temperatura corporal dentro de un rango similar al de las lagartijas con cola. Numerosos estudios han demostrado que la eficiencia de varias funciones fisiológicas se optimiza dentro del rango de temperaturas preferido (Dawson 1975, Huey 1982). Por lo tanto, el mantenimiento de la temperatura corporal dentro de unos márgenes estrechos beneficiaría tanto a las lagartijas con cola como a las sin cola al disminuir el riesgo de predación y favorecer el crecimiento (Huey 1982, Stevenson 1985), y también la regeneración de la cola (Maderson y Licht 1968).

La similitud de temperaturas corporales seleccionadas también indica que en ausencia de restricciones físicas y bióticas, las lagartijas regulan su temperatura corporal dentro de los mismos márgenes independientemente de la condición de la cola. Las temperaturas corporales

## **Termorregulación**

---

seleccionadas fueron más altas que las alcanzadas en el campo. Esto parece ser una consecuencia de la dificultad para alcanzar temperaturas corporales elevadas en la alta montaña (Hertz y Huey 1981). Alternativamente, las lagartijas de montaña podrían termorregular a temperaturas más bajas para maximizar el periodo diario de actividad en el que pueden mantener una temperatura corporal constante (Christian *et al.* 1983, Van Damme *et al.* 1989). Sin embargo, podría ser posible que las lagartijas sin cola de altitudes más bajas fueran capaces de disminuir los costes de termorregulación mediante el mantenimiento de temperaturas corporales ligeramente más bajas que las lagartijas con cola, compensando de esta manera los costes de la pérdida de la cola.

## **Uso del hábitat y termorregulación**

La estructura del microhábitat y la disponibilidad de parches con diferentes características térmicas afecta al tiempo y energía gastados en el comportamiento termorregulador (Huey y Slatkin 1976, Lee 1980, Adolph 1990 a). La superficie elegida como percha puede influir sustancialmente sobre el medioambiente térmico de una lagartija de pequeño tamaño (Bakken 1989). Algunas lagartijas seleccionan perchas de baja conductividad térmica cuando se solean por la mañana como un medio de minimizar la pérdida de calor por conducción hacia un

## **Termorregulación**

---

sustrato más frío (Pearson y Bradford 1976, Pearson 1977). Las lagartijas podrían también seleccionar perchas que tuvieran una capa de aire caliente alrededor de su superficie ("boundary layer effect") (Bakken 1989). En el área de estudio las lagartijas que se solean sobre la hierba podrían beneficiarse de ambos efectos. Sin embargo, las lagartijas expuestas en tales sitios serían más fáciles de localizar y capturar por los predadores puesto que los refugios están a mayor distancia que en las rocas.

## **Comportamiento antipredatorio**

El mantenimiento de la temperatura corporal dentro del rango óptimo favorece unos niveles altos de capacidad locomotora (Hertz *et al.* 1983, Crowley 1985, Van Berkum 1986, Van Damme *et al.* 1989, 1990 b), incrementándose las posibilidades de escape al aumentar la velocidad de carrera. De modo que algunas lagartijas pueden ser capaces de estar expuestas lejos de un refugio si son capaces de escapar (Pearson 1977). Por el contrario, cuando el riesgo de predación es elevado las lagartijas pueden quedar restringidas a microhábitats menos favorables para solearse, pero más seguros (Grant y Dunham 1988). La cola juega un papel importante en la consecución de una velocidad de carrera elevada (Ballinger *et al.* 1979, Pond 1981, Punzo 1982). Así, la habilidad de las lagartijas sin cola para escapar mediante la carrera decrece, por lo que

## Termorregulación

---

sería ventajoso permanecer el mayor tiempo posible en aquellos microhábitats donde la velocidad de carrera sea relativamente poco importante para escapar.

Las adaptaciones morfológicas de la cabeza y cuerpo de algunas especies del género *Lacerta* son apropiadas para refugiarse dentro de las grietas de las rocas (Arnold 1973) y podrían estar también asociadas con el comportamiento locomotor, influyendo en la eficiencia con la que explotan los microhábitats disponibles (Pounds 1988, Losos 1990 a, b). En este sentido, *L. monticola* preferentemente usa las rocas, aunque también usa los matorrales y la hierba (ver capítulo 1). Sin embargo, las lagartijas sin cola usan durante más tiempo las rocas y así, incrementarían las posibilidades de supervivencia, ya que fuera de las rocas están reducidas la velocidad de carrera y la habilidad para moverse.

En la alta montaña la termorregulación es especialmente costosa por la mañana temprano, pues hemos observado lagartijas soleándose a temperaturas del aire de sólo 5.2 °C. El efecto de la temperatura en el comportamiento antipredador puede ser de importancia crítica para las lagartijas (Greene 1988). Algunas lagartijas modifican su comportamiento antipredador en respuesta a su temperatura corporal (Rand 1964, Bustard 1968, Hertz et al. 1982, Losos 1988). *Lacerta monticola* se solea a distancias más cortas a un refugio que las disponibles en su hábitat, ya que prefiere solearse en

## **Termorregulación**

---

hábitats rocosos. Las rocas son estructuralmente complejas y tienen abundantes grietas, mientras que en la hierba los refugios son escasos y alejados entre sí. Sin embargo, por la mañana temprano las lagartijas sin cola parecen solearse a distancias más cercanas a un refugio que las lagartijas con cola, aunque progresivamente incrementan esta distancia hasta ser similar a la de las lagartijas con cola. Esto podría ser una consecuencia de la baja capacidad locomotora debida a las bajas temperaturas corporales alcanzadas por la mañana, y a la pérdida de la cola. Aunque la velocidad podría ser poco importante para esta especie para escapar, la pérdida de la cola parece incrementar el riesgo de predación percibido por los individuos. Alternativamente, las lagartijas sin cola incrementarían su timidez e intentarían ser más crípticas (Rand 1964, Bauwens y Thoen 1981) puesto que la autotomía no puede ser usada como estrategia antipredatoria.

El tiempo dedicado a solearse parece ser similar en lagartijas con o sin cola lo cual era de esperar dado que consiguen alcanzar el mismo rango de temperaturas corporales. Tampoco variaron significativamente la duración media de un soleamiento individual, ni la frecuencia de soleamientos. Sin embargo, la duración máxima de un soleamiento fue diferente entre ambos grupos de lagartijas. Tanto las lagartijas con o sin cola invirtieron el mismo tiempo en solearse, pero las lagartijas sin cola prefirieron obtener el calor necesario por medio de

## **Termorregulación**

---

periodos de soleamiento individuales más largos que las lagartijas con cola. De este modo la termorregulación sería un proceso continuo no interrumpido por frecuentes cambios entre soleamientos y otras actividades, siendo menos conspicuos a los predadores que si estuvieran continuamente cambiando de solearse a moverse (Avery et al. 1987 a, b).

Los resultados de este capítulo indican que las lagartijas sin cola utilizan la flexibilidad de comportamiento para termorregular con la misma precisión que las lagartijas con cola. Las consecuencias de estos cambios de comportamiento sobre la supervivencia y el éxito reproductivo de las lagartijas sin cola deberían ser examinadas en el campo.

## **Capítulo 3**

# **CONSECUENCIAS DE LA PERDIDA DE LA COLA SOBRE LA DIETA Y LAS ESTRATEGIAS DE BUSQUEDA DEL ALIMENTO**

### **Capítulo 3.**

## **CONSECUENCIAS DE LA PERDIDA DE LA COLA SOBRE LA DIETA Y LAS ESTRATEGIAS DE BUSQUEDA DEL ALIMENTO.**

### **INTRODUCCION**

Las especies de saurios que son predadores oportunistas se alimentan de un amplio rango de tipos de presas, aunque aparentemente seleccionan el tamaño de las presas de acuerdo con su tamaño corporal (Schoener 1977, Toft 1985). Los estudios sobre alimentación de saurios que hacen comparaciones intraespecíficas han encontrado variaciones en la dieta relacionadas con diferencias en el uso del hábitat, periodos de actividad o estrategias de búsqueda del alimento (Simon y Middendorf 1976, Schoener 1977, Paulissen 1987). La composición de la dieta también puede variar en respuesta a las fluctuaciones en la disponibilidad y abundancia de las presas (Estabrook y Dunham 1976, Pianka 1986, Núñez et al. 1989). Las lagartijas sin cola, como una compensación a su baja movilidad resultante de la autotomía, podrían modificar su dieta si capturaran las presas más abundantes, o si seleccionaran activamente los tipos de presa más fáciles de capturar.

Muchas especies de saurios pueden ser clasificados según su estrategia de búsqueda del alimento en predadores



## Dieta y búsqueda del alimento

---

al acecho ("sit-and-wait") o buscadores activos ("widely foragers") (Schoener 1971, Huey y Pianka 1981, McLaughlin 1989). Las tácticas de búsqueda de alimento pueden variar entre especies, e incluso individuos de una misma especie pueden usar varias técnicas de búsqueda del alimento (Tollestrup 1980). También puede haber variación entre sexos, clases de edad o dependiendo del tiempo atmosférico (Dunham 1983, Pietruszka 1986, Paulissen 1987). La dieta, la morfología, la reproducción y las tácticas antipredatorias de los saurios pueden estar relacionadas con las estrategias de búsqueda del alimento empleadas (Vitt y Congdon 1978, Huey y Pianka 1981, Perry *et al.* 1990). Las especies buscadoras activas, usan su velocidad de carrera para escapar, y tienen colas relativamente más largas que las especies que cazan al acecho y que usan la cripsis (Vitt 1983, Perry *et al.* 1990). Si las lagartijas sin cola modifican su comportamiento defensivo haciéndose más crípticas y escondedizas (Formanowicz *et al.* 1990), tales modificaciones del comportamiento podrían afectar a sus estrategias de búsqueda del alimento. Los Lacértidos son considerados generalmente como buscadores activos (Stamps 1977, Pianka *et al.* 1979), pero dentro de esta familia pueden encontrarse ambas estrategias (Huey y Pianka 1981, Huey *et al.* 1984, Perry *et al.* 1990). La pérdida de la cola podría favorecer una estrategia del tipo de caza al acecho, que haría a las lagartijas menos visibles a los predadores. Esto también disminuiría los costes energéticos

## Dieta y búsqueda del alimento

---

de la búsqueda de alimento (Anderson y Karasov 1981), y así se podría dedicar esta energía a la regeneración de la cola.

Por otra parte, se ha propuesto la hipótesis de que las lagartijas sin cola podrían hacer frente a los costes de la regeneración incrementando la cantidad de alimento ingerida (Dial y Fitzpatrick 1981). Un incremento de los movimientos de búsqueda incrementaría la tasa de encuentro con presas, pero el riesgo de predación también aumentaría. Por el contrario, una estrategia de caza al acecho probablemente disminuiría el riesgo de predación, pero también disminuiría la obtención de alimento.

Las lagartijas sin cola son más vulnerables a la predación que las que tienen cola (Dial y Fitzpatrick 1984), por lo que podrían evitar los tipos de presa que requieren un tiempo de manejo prolongado durante el que estarían más expuestas a los predadores. También podrían elegir buscar el alimento en microhábitats donde las posibilidades de escape fueran mayores, por ej. evitando las zonas abiertas en las cuales la velocidad de carrera sea importante para escapar.

Se puede predecir que la dieta o las estrategias de búsqueda del alimento de las lagartijas sin cola pueden modificarse debido a los cambios de comportamiento destinados a compensar los costes de la pérdida de la cola. En este capítulo se van a comprobar estas hipótesis en una población de la lagartija serrana (*Lacerta monticola*)

## **Dieta y búsqueda del alimento**

---

comparando en individuos con y sin cola: (1) la composición de la dieta en machos y hembras, (2) la selección de presas, (3) las tasas de captura de presa, y (4) los microhábitats y tácticas empleados en la búsqueda del alimento (Martín y Salvador en prensa b).

## **MATERIAL Y METODOS**

### **Diseño experimental**

El trabajo de campo fue llevado a cabo durante los meses de Mayo y Junio de 1990 en las cuatro parcelas de 50 x 50 m cada una situadas en el Cerro de Valdemartín (Sierra de Guadarrama). Dos de las parcelas fueron asignadas al tratamiento experimental y las otras dos quedaron como controles. Las lagartijas sin cola se comportaron como escondedizas y su capturabilidad fue más baja. Por eso, para incrementar el tamaño de muestra los datos de las dos parcelas control (individuos con cola) y de las dos parcelas experimentales (individuos sin cola) fueron respectivamente reunidos. Solamente se utilizaron individuos adultos en los análisis.

Se efectuaron recorridos regulares por las cuadrículas de las parcelas, entre las 7.00 y 14.00 h (hora solar), para buscar lagartijas. El esfuerzo de muestreo fue similar en todas las parcelas, siendo cada una de ellas visitada un día por semana. Las lagartijas eran capturadas mediante

## **Dieta y búsqueda del alimento**

---

lazo y se anotaba para cada individuo la longitud cabeza-cuerpo y longitud de la cola, con una precisión de 1 mm, y peso (mediante una pesola de 0.05 g de precisión). Cada ejemplar era marcado mediante corte de dedos asignándole un código individual, y también se les marcaba con pintura en el dorso para identificarles temporalmente a distancia. En las parcelas experimentales a cada individuo se le cortaba la cola a unos 17 mm de la cloaca en su primera captura.

## **Disponibilidad de invertebrados**

La disponibilidad de presas en cada microhábitat (rocas, rocas rodeadas de hierba, hierba y matorrales) se estimó lanzando al azar un marco de madera de 40 x 40 cm<sup>2</sup> a una distancia de 2 m, y contando durante un minuto los invertebrados observados en su interior. Los insectos como saltamontes y moscas que escapaban del marco fueron también contados. Todos los invertebrados eran identificados y asignados a una clase de tamaño con intervalos de 3 mm según la longitud del cuerpo. Las muestras se tomaron durante las horas en las que las lagartijas se encontraban activas.

## **Dieta de las lagartijas**

*Lacerta monticola* es un predador generalista que se alimenta de una amplia variedad de artrópodos (Domínguez et

## **Dieta y búsqueda del alimento**

---

al. 1982, Argüello 1990 a, Ortega-Rubio 1991, Pérez-Mellado et al. 1991). Las muestras de alimentación se obtuvieron a partir de los excrementos de las lagartijas capturadas. Las lagartijas usualmente expulsan la mayoría de su contenido gastrointestinal cuando son manipuladas, pero además se les comprimió el vientre para forzar la total expulsión de los excrementos. Con el fin de evitar la pseudoreplicación, sólo se ha usado una muestra por cada individuo. Los excrementos eran recogidos en papel de filtro, secados a temperatura ambiente y almacenados para su posterior análisis en un microscopio binocular. Las presas y restos de las presas se identificaron a nivel de orden o familia, aunque para las más comunes fue posible llegar hasta género. El número de presas en cada excremento era estimado conservativamente contando sólo los restos fácilmente identificables. Las presas fueron clasificadas en clases de tamaño mediante el empleo de una colección de referencia de invertebrados del área de estudio.

## **Comportamiento alimenticio**

Cada parcela fue visitada una vez a la semana para realizar observaciones de comportamiento. Los individuos fueron seguidos a distancia usando prismáticos desde una distancia de 5-7 m para evitar molestarlos. Sólo observaciones mayores de veinte minutos fueron incluidas en

## Dieta y búsqueda del alimento

---

los análisis (el tiempo medio de observación  $\pm 1$  SE fue  $26.4 \pm 0.8$  min, resultando en total unas 36 h de observación). Para asegurar que los datos fueran independientes se usó sólo un periodo de observación para cada individuo. Se anotaron el número de intentos de caza (con y sin éxito), tipo de presa, tiempo de manejo, y tipo de microhábitat en el que se realizaba la captura. También se anotó la táctica de búsqueda del alimento empleada: acecho ("sit-and-wait"; la lagartija permanece quieta y captura las presas que se le acercan) o búsqueda activa ("widely foraging"; la lagartija se va desplazando por el hábitat y va capturando las presas que encuentra en su camino).

### Análisis de los datos

Para estimar el solapamiento en la composición de la dieta entre lagartijas con y sin cola se ha utilizado el índice simétrico de Pianka (1973):

$$O_{jk} = \frac{\sum p_{ij} p_{ik}}{\sqrt{\sum p_{ij}^2 \sum p_{ik}^2}}$$

donde  $p_{ij}$  es la frecuencia relativa del taxón  $i$  en la dieta de la especie  $j$  y  $p_{ik}$  la frecuencia relativa en la dieta de la especie  $k$ . Este índice oscila entre 0 y 1, indicando un valor de 1 un solapamiento total.

## Dieta y búsqueda del alimento

---

La electividad para una categoría de presa se calculó mediante el índice de Ivlev:

$$E=(r_i-p_i)/(r_i+p_i)$$

basado en la proporción de la presa  $i$  en la dieta ( $r_i$ ) y en el hábitat ( $p_i$ ) (Ivlev 1961). Este índice no debería ser tenido en cuenta para los tipos de presas raros (< 2 %) en el hábitat y en la dieta (Lechowicz 1982). Pequeños cambios en la dieta o en la disponibilidad pueden modificar el índice entre -0.3 y +0.3 (Lechowicz 1982), por lo que solamente cambios de signo superiores se consideraron sustanciales (Dearing y Schall 1992).

La diversidad de presas se estimó mediante el índice de diversidad de Shannon:

$$H' = -\sum p_i \ln p_i$$

Los valores de diversidad se compararon mediante tests de la  $t$  (Magurran 1988). Se empleó un ANOVA bifactorial (con los datos transformados logarítmicamente) para evaluar las diferencias en el número de presas por excremento entre sexos y condición de la cola. Las diferencias en el número de intentos de caza se evaluaron con el test de la  $U$  de Mann-Whitney. Para determinar las diferencias en el tamaño de presa, microhábitat de caza, y técnica de búsqueda de alimento empleadas entre lagartijas con y sin cola y entre machos y hembras, se utilizó un test de la Chi-cuadrado (Sokal y Rohlf 1981).

### RESULTADOS

#### Disponibilidad de invertebrados

Las hormigas (Hymenoptera) y las moscas (Diptera) constituyeron casi el 70 % de todos los invertebrados en las muestras de disponibilidad. Los saltamontes (Orthoptera), coleópteros y homópteros fueron también importantes (Tabla 3.1).

#### Dieta de las lagartijas

La dieta de las lagartijas estuvo constituida principalmente de moscas, en especial del género *Bibio* sp. (Tabla 3.2). La similitud en la composición de la dieta fue muy alta entre machos con y sin cola ( $O = 0.97$ ), y también entre hembras con y sin cola ( $O = 0.99$ ). Sin embargo, la diversidad de presas en los excrementos fue más baja en los machos sin cola que en los otros grupos ( $P < 0.05$  en todos los test de la  $t$ ).

Tanto los machos como las hembras sin cola tuvieron significativamente más presas por excremento (ANOVA bifactorial con datos log-transformados; Sexo,  $F = 5.44$ ,  $P = 0.02$ ; Cola,  $F = 10.46$ ,  $P = 0.002$ ; Interacción,  $F = 0.22$ ,  $P = 0.64$ ). Estas diferencias fueron sobre todo provocadas por el alto número de moscas del género *Bibio* por excremento de los machos sin cola ( $7.5 \pm 2.5$ ), que es



## Dieta y búsqueda del alimento

**TABLA 3.1** - Abundancia de invertebrados en las muestras al azar ( $N = 312$ ) tomadas en el área de estudio. Se indican el número total, porcentaje, y número medio ( $\pm 1$  SE) por muestra. La frecuencia se refiere a la proporción de muestras que contenían cada tipo de presa.

	Abundancia	%	$\bar{x} \pm SE$	Frecuencia
Myriapoda	1	0.1	$0.01 \pm 0.01$	0.3
Araneae	22	2.8	$0.07 \pm 0.01$	7.0
Orthoptera	64	8.1	$0.20 \pm 0.03$	14.1
Heteroptera	4	0.5	$0.01 \pm 0.01$	1.3
Homoptera	47	6.0	$0.15 \pm 0.03$	11.5
Diptera:				
<i>Bibio</i> sp.	100	12.9	$0.32 \pm 0.06$	17.3
Otros	161	20.7	$0.52 \pm 0.05$	35.9
Hymenoptera:				
Formicidae	275	35.3	$0.88 \pm 0.08$	46.1
Otros	3	0.4	$0.01 \pm 0.01$	1.0
Coleoptera:				
<i>Coccinella</i> sp.	2	0.3	$0.01 \pm 0.01$	0.6
Curculionidae	10	1.3	$0.03 \pm 0.01$	2.2
Otros	45	5.8	$0.14 \pm 0.02$	12.2
Lepidoptera	30	3.8	$0.10 \pm 0.02$	9.3
Otros Insectos	15	1.9	$0.05 \pm 0.01$	4.2
Larvas de Insecto	1	0.1	$0.01 \pm 0.01$	0.3
<b>Total</b>	<b>779</b>	<b>100.0</b>	<b><math>2.50 \pm 0.13</math></b>	<b>83.0</b>

## Dieta y búsqueda del alimento

**TABLA 3.2** - Composición numérica (%) de la dieta de *L. monticola*, ( $N$  = número de excrementos). También se indican el número de presas por excremento ( $\bar{x} \pm 1$  SE) y la diversidad de taxones de presas ( $H'$ ).

	Con cola		Sin cola	
	Machos ( $N = 20$ )	Hembras ( $N = 22$ )	Machos ( $N = 17$ )	Hembras ( $N = 9$ )
Myriapoda	1.6	0	0	0
Araneae	4.9	3.1	1.0	4.2
Orthoptera	3.3	1.2	1.0	0
Heteroptera	0	0	0	1.4
Homoptera	3.3	5.6	6.9	11.1
Diptera:				
<i>Bibio</i> sp.	54.1	59.5	73.5	59.7
Others	3.3	4.3	3.9	4.2
Hymenoptera:				
Formicidae	0	1.8	0	0
Coleoptera:				
<i>Coccinella</i> sp.	8.2	6.1	2.0	6.9
Curculionidae	3.3	4.3	2.9	2.8
Otros	16.4	12.9	8.8	8.3
Larvas de Insecto	1.6	1.2	0	1.4
Número total	61	163	173	108
Presas/excremento				
	3.8±0.8	7.1±1.5	10.2 ±2.5	12.0 ±3.4
$H'$	1.56	1.46	1.02	1.43

## Dieta y búsqueda del alimento

---

marginalmente más alto (test de la  $U$  de Mann-Whitney,  $U = 1.88$ ,  $P = 0.06$ , dos colas) que en machos con cola ( $2.2 \pm 0.9$ ). El número de moscas del género *Bibio* sp. en los excrementos no fue significativamente diferente ( $U = 1.40$ ,  $P = 0.16$ , dos colas) entre hembras con ( $7.2 \pm 2.6$ ) y sin cola ( $4.1 \pm 1.5$ ).

### Electividad

Los valores de electividad para los diferentes tipos de presas estuvieron significativamente correlacionados en machos (comparación entre individuos con y sin cola: Correlación de Spearman,  $r_s = 0.69$ ,  $P = 0.02$ ) y hembras ( $r_s = 0.74$ ,  $P = 0.01$ ). Los valores de electividad para los tipos de presas más importantes muestran que las hormigas fueron evitadas (Tabla 3.3). Lo mismo ocurre para las moscas que no son del género *Bibio* y los saltamontes. Por el contrario, las moscas del género *Bibio* fueron preferidas por todos los grupos, al igual que los coleópteros, en especial los del género *Coccinella* sp. Por último, los homópteros y arañas fueron capturados en proporciones similares a su disponibilidad.

### Tamaño de presa

Tanto los machos como las hembras capturaron presas de tallas mayores que las disponibles en el hábitat (Tests de

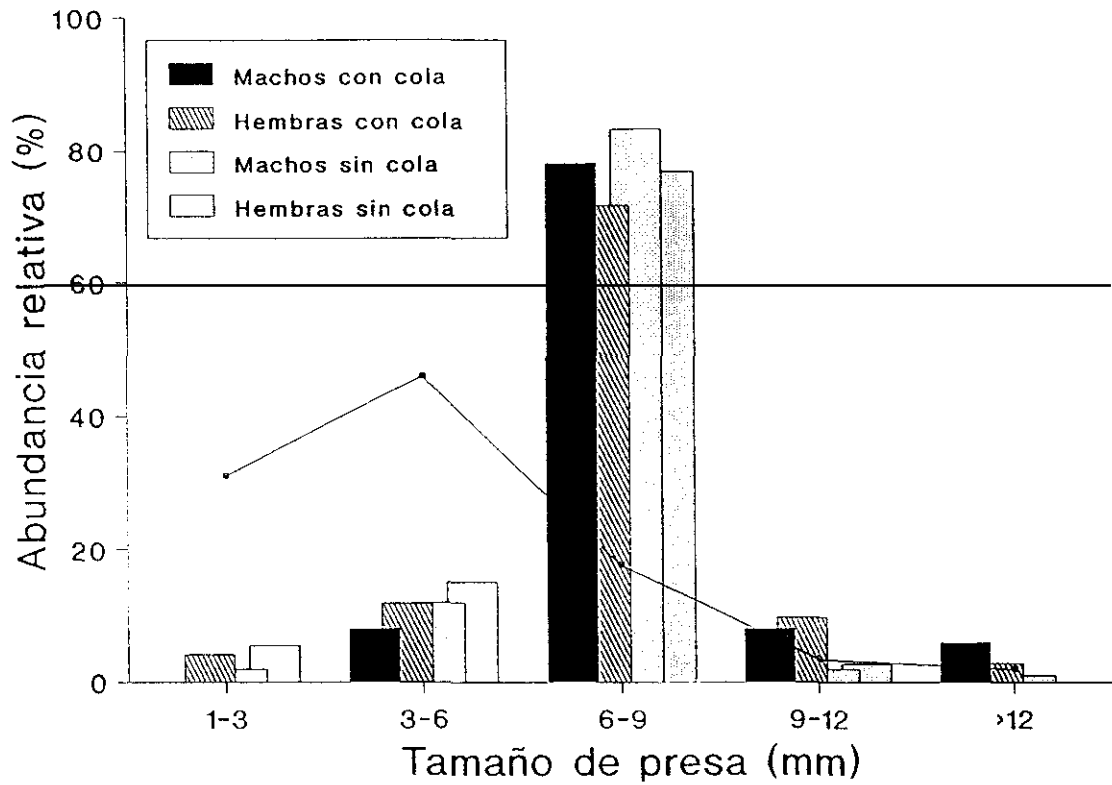
## Dieta y búsqueda del alimento

**TABLA 3.3** - Electividad de los diferentes tipos de presas en la dieta de individuos con cola y sin cola de *L. monticola* basados en el índice de electividad de Ivlev (*E*).

	Con cola		Sin cola	
	Machos	Hembras	Machos	Hembras
Myriapoda	0.85	-1	-1	-1
Araneae	0.27	0.04	-0.48	0.19
Orthoptera	-0.42	-0.74	-0.78	-1
Heteroptera	-1	-1	-1	0.46
Homoptera	-0.29	-0.04	0.06	0.30
Diptera:				
<i>Bibio</i> sp.	0.62	0.64	0.70	0.65
Others	-0.73	-0.66	-0.68	-0.66
Hymenoptera:				
Formicidae	-1	-0.99	-1	-1
Coleoptera:				
<i>Coccinella</i> sp.	0.94	0.92	0.77	0.93
Curculionidae	0.44	0.54	0.39	0.37
Otros	0.48	0.38	0.21	0.18
Larvas de Insecto	0.85	0.81	-1	0.83

## Dieta y búsqueda del alimento

---



**Figura 3.1** - Abundancia relativa (%) de las clases de tamaño de las presas en la dieta de *L. monticola*. Los puntos conectados por la línea indican la abundancia relativa de las clases de tamaño de los invertebrados disponibles en el hábitat.

## Dieta y búsqueda del alimento

---

la  $\chi^2$ ,  $P < 0.0001$  en todos los casos) (Fig. 3.1). El tamaño de las presas fue mayor en los machos con cola que en los machos sin cola ( $\chi^2 = 4.67$ , 1 gl,  $P = 0.03$ ), pero no hubo diferencias significativas en el tamaño de las presas de las hembras con y sin cola ( $\chi^2 = 1.57$ , 2 gl,  $P = 0.46$ ).

### Tasas de alimentación y tiempo de manejo

Las tasas alimenticias de los machos con cola ( $\bar{x} \pm SE = 0.12 \pm 0.06$  intentos de caza/5 min) y sin cola ( $0.16 \pm 0.10$  intentos/5 min) no fueron significativamente diferentes ( $U$  de Mann-Whitney,  $U = 0.03$ ,  $N_1 = 26$ ,  $N_2 = 33$ ,  $P = 0.98$ , dos colas). Tampoco fueron diferentes ( $U = 1.19$ ,  $N_1 = 8$ ,  $N_2 = 14$ ,  $P = 0.24$ , dos colas) las tasas de las hembras con ( $0.45 \pm 0.23$ ) y sin cola ( $0.26 \pm 0.15$ ).

Los tiempos de manejo más cortos los requirieron los homópteros ( $2.3 \pm 0.8$  seg,  $N = 6$ , datos reunidos) y las moscas del género *Bibio* ( $6.7 \pm 0.5$  seg,  $N = 24$ ). Otros tipos de presas como los coleópteros ( $48.3 \pm 9.5$  seg,  $N = 17$ ) y saltamontes ( $50.3 \pm 22.0$  seg,  $N = 7$ ) requirieron tiempos de manejo más largos, pero estas presas que requerían tiempos de manejos prolongados fueron frecuentemente capturadas en un sitio y llevadas a otro lugar (presumiblemente más seguro) donde eran ingeridas.

## Dieta y búsqueda del alimento

---

### Microhábitats y tácticas empleadas para la captura de presas

La abundancia y diversidad de invertebrados fue más alta en zonas con hierba y matorrales que en las rocas (Tabla 3.4). La utilización de microhábitats para capturar las presas fue diferente entre machos con y sin cola ( $\chi^2 = 124.2$ , 3 gl,  $P < 0.0001$ ) (Tabla 3.4). Los machos con cola frecuentemente buscaron alimento por debajo y en los matorrales, mientras que los machos sin cola usaron las rocas en una proporción mayor. Las hembras con y sin cola también usaron los microhábitats de manera diferente ( $\chi^2 = 41.7$ , 3 gl,  $P < 0.0001$ ); las rocas y rocas rodeadas de hierba fueron usadas en proporciones similares, mientras que los matorrales fueron sólo usados por las hembras con cola aunque en pequeña proporción, y la hierba fue usada sólo por las hembras sin cola. Los microhábitats utilizados por los machos con cola fueron significativamente diferentes ( $\chi^2 = 151.3$ , 3 gl,  $P < 0.0001$ ) de los usados por las hembras con cola. Sin embargo, los microhábitats usados por los machos sin cola no fueron diferentes de los utilizados por las hembras sin cola ( $\chi^2 = 0.7$ , 3 gl,  $P = 0.70$ ) (Tabla 3.4).

Se observó una diferencia clara entre machos y hembras en el número de intentos de caza asociados con cada táctica de búsqueda de alimento. Las hembras con y sin cola utilizaron exclusivamente la caza al acecho ("sit-and-

## Dieta y búsqueda del alimento

---

**TABLA 3.4** - Utilización de microhábitats mientras se busca alimento (% de intentos de caza) por *L. monticola* con y sin cola. El número de individuos aparece indicado entre paréntesis. *N* = número total de intentos de caza. También se indica la abundancia estimada (media  $\pm$  1 SE de presas/muestra) y la diversidad (*H'*) de la presas disponibles en cada microhábitat.

---

	<i>N</i>	Rocas	Hierba/rocas	Hierba	Matorral
Con cola:					
Machos (26)	34	17.6	23.5	11.8	47.1
Hembras (8)	23	60.9	30.4	0	8.7
Sin cola:					
Machos (33)	30	56.7	20.0	16.7	6.6
Hembras (14)	30	53.3	20.0	26.7	0
Presas disponibles:					
Abundancia		1.1 $\pm$ 0.1	2.3 $\pm$ 0.2	3.6 $\pm$ 0.2	2.8 $\pm$ 0.2
<i>H'</i>		1.39	1.65	1.84	2.00

---



## Dieta y búsqueda del alimento

---

wait") (100 % de los intentos de caza con esta táctica), mientras que los machos usaron tanto el acecho (58.8 % en los con cola frente a 63.3 % en los sin cola) como la búsqueda activa ("widely foraging")(41.2 % en los con cola frente a 36.7 % en los sin cola). Sin embargo, la condición de la cola no afectó significativamente las tácticas empleadas por los machos ( $\chi^2 = 0.84$ , 1 gl,  $P = 0.36$ ) ni por las hembras.

## DISCUSION

### Oportunismo en la dieta

La relación observada entre la abundancia relativa de presas en el campo y su representación en la dieta de las lagartijas indica que *L. monticola* consume los tipos de presas más abundantes. Al igual que muchas otras especies *L. monticola* evita las hormigas, a pesar de ser un recurso abundante y estacionalmente estable (Pianka 1986). La pérdida de la cola no modifica sustancialmente este patrón. Sin embargo, la dieta primaveral de los machos sin cola, basada casi exclusivamente en las moscas relativamente pequeñas del género *Bibio* (4.8 mm<sup>3</sup>) podría sugerir que se trata de una dieta subóptima (Sih 1980). La gran abundancia de esta presa puede incrementar su tasa de encuentro por las lagartijas, de modo que los costes de búsqueda de presas disminuirían (Anderson y Karasov 1981).

## **Dieta y búsqueda del alimento**

---

Los valores de diversidad trófica más bajos encontrados en los machos sin cola parecen reflejar un oportunismo trófico al alimentarse de presas fácilmente capturables como son las moscas del género *Bibio*. Las lagartijas sin cola, moviéndose lo menos posible para evitar el riesgo de predación (Formanowicz *et al.* 1990), podrían no ser capaces de seleccionar las presas más favorables, y en vez de eso comerían una mayor proporción de las presas encontradas. Si buscaran o esperaran presas de mayor calidad podrían gastar demasiado tiempo y energía en la búsqueda de alimento.

### **Ingestión de alimento**

Las tasas de alimentación similares encontradas en la lagartijas con y sin cola no apoyan la hipótesis de un incremento en la ingestión de alimento de los individuos sin cola (Dial y Fitzpatrick 1981), al menos durante la estación reproductora. Alternativamente, aún manteniendo tasas de alimentación similares, las lagartijas sin cola podrían necesitar invertir más tiempo en la búsqueda del alimento debido a su baja movilidad. Los machos sin cola capturaron más moscas del género *Bibio* que los machos con cola. Estas moscas son muy abundantes durante la primavera y son fácilmente capturables por las lagartijas que permanecen quietas soleándose en las rocas. Así, el incremento en el número de presas capturadas durante la

## Dieta y búsqueda del alimento

---

primavera podría ser una consecuencia de la inmovilidad de las lagartijas sin cola. La adopción de una estrategia de cripis (presumiblemente antipredatoria) podría también disminuir los costes energéticos de la búsqueda del alimento.

Los machos sin cola consumieron presas de menor tamaño que los machos con cola debido a la alta proporción de moscas del género *Bibio* en su dieta. Pough y Andrews (1985 a) demostraron que a medida que se incrementa el tamaño de presa decrece el número de presas que una lagartija come. Así, los machos con cola podrían preferir invertir menos tiempo en la búsqueda de alimento mediante la captura de presas más grandes para disponer de más tiempo para actividades sociales y reproductoras. Por el contrario, los machos sin cola que comen presas más pequeñas, fácilmente capturables y que requieren tiempos de manejo cortos, podrían tener poco tiempo disponible para interacciones sociales. Esto no sería una demanda conflictiva muy importante, porque la pérdida de la cola hace disminuir el status social de los individuos (Fox y Rotsker 1982, Fox et al. 1990) y los subordinados sólo pueden obtener escasas cópulas (Trivers 1976, Stamps 1977). Sin embargo, la supervivencia del individuo puede incrementarse si se reduce el tiempo en el que están expuestos mientras buscan pareja y compiten con otros machos, y además, estas energías ahorradas podrían ser dedicadas a la regeneración de la cola.

## Dieta y búsqueda del alimento

---

### Estrategias de búsqueda de alimento

Los posibles efectos de la pérdida de la cola sobre las estrategias de búsqueda de alimento podrían ser distintos para los machos que para las hembras, ya que las hembras fueron exclusivamente cazadores al acecho, mientras que los machos utilizaron ambas estrategias. Otras especies cambian sus estrategias en respuesta a fluctuaciones en la disponibilidad de alimento (Dunham 1983), o factores medioambientales como la fuerza del viento (Robinson y Cunningham 1978). La flexibilidad de comportamiento de los machos de *L. monticola* podría estar relacionada con su mayor movilidad en comparación con las hembras. Durante la estación reproductora los machos se mueven frecuentemente por su área de campeo para localizar y cortejar a las hembras (Rose 1981, Stamps 1983), y los machos podrían simultáneamente buscar alimento mientras se mueven buscando hembras. Esta sería una estrategia oportunista, y de hecho es difícil distinguir en el campo los movimientos realizados para buscar alimento o pareja, o para evitar a los predadores o machos competidores (Pietruszka 1986). Sin embargo, los cambios temporales en el modo de búsqueda de alimento podrían estar limitados por restricciones morfológicas y fisiológicas (Vitt y Congdon 1978, Moermond 1979, Huey y Pianka 1981), y esto podría explicar que las lagartijas sin cola no alteren sus tácticas de búsqueda de alimento.

## **Dieta y búsqueda del alimento**

---

La pérdida de la cola aparentemente favorece en *L. monticola* la búsqueda de alimento en las rocas. Los caracteres morfológicos están asociados con el comportamiento de locomoción, y la eficiencia con la que la estructura del medio puede ser usada depende de los modos de locomoción (Pounds 1988, Losos 1990 a, b). Las lagartijas sin cola parecen usar aquellos microhábitats más adecuados para sus características morfológicas y locomotoras (ver capítulo 1). Así, las lagartijas sin cola prefieren buscar alimento en las rocas o en la hierba que rodea estas rocas, mientras que raramente usan los matorrales y áreas de hierba lejos de las rocas. La cola es importante para mantener el equilibrio y su pérdida reduce la habilidad para subir y mantenerse en situaciones inestables como en las ramas de los matorrales (Ballinger 1973). Las especies de lagartijas que normalmente suben por ramas finas o se desplazan por encima de estas, frecuentemente distribuyen su peso por una superficie lo mayor posible mediante la posesión de una cola larga (Arnold 1988). Buscando el alimento en las rocas o en sus cercanías las lagartijas sin cola podrían disminuir el riesgo de predación, ya que lejos de las rocas la velocidad de carrera y habilidad para moverse son más importantes para escapar, y los individuos que busquen alimento durante mucho tiempo en sitios expuestos podrían tener menores posibilidades de supervivencia (Fox 1978).

## **Dieta y búsqueda del alimento**

---

El uso de las rocas podría ser conflictivo con otros requerimientos, dado que la disponibilidad de invertebrados es menor en las zonas rocosas que con vegetación. Así, las lagartijas sin cola podrían crecer más despacio (Vitt et al. 1977, Ballinger y Tinkle 1979), y usar más deprisa sus reservas de grasa (Vitt et al. 1977, Dial y Fitzpatrick 1981).

## **Capítulo 4**

# **CONSECUENCIAS DE LA PERDIDA DE LA COLA SOBRE LOS PATRONES DE MOVIMIENTO Y TAMAÑO DEL DOMINIO VITAL DE MACHOS REPRODUCTORES**

## **Capítulo 4.**

# **CONSECUENCIAS DE LA PERDIDA DE LA COLA SOBRE LOS PATRONES DE MOVIMIENTO Y TAMAÑO DEL DOMINIO VITAL DE MACHOS REPRODUCTORES**

### **INTRODUCCION**

Los Lacértidos son especies insectívoras que viven generalmente en zonas de poca visibilidad. Los machos raramente defienden un territorio exclusivo y sus dominios vitales se solapan extensamente (Stamps 1977, 1983). No hay datos disponibles sobre los patrones de uso del espacio y de *Lacerta monticola* en el campo (Salvador 1984, pero ver Pérez-Mellado *et al.* 1987, para el periodo postreproductivo), aunque nuestras observaciones de campo y en terrario indican la existencia de una jerarquía de dominancia líneal entre los machos (capítulo 5), y un solapamiento extenso de sus dominios vitales.

La poliginia está ampliamente extendida entre los saurios, aunque el número de hembras que corresponden a cada macho es muy variable (Stamps 1983, Davies 1991). El número de hembras es aproximadamente el doble que el de machos en *L. monticola* (Pérez-Mellado *et al.* 1987, y datos inéditos). Para copular, los machos deben ir a buscar a la hembra a su propio dominio vital y cortejarla allí (Stamps 1983). Una serie de cortejos frecuentes parecen ser



## **Movimientos y dominios vitales**

---

aparentemente necesarios para asegurar que la hembra sea receptiva al macho (Ruby 1981). Para acceder a más de una hembra, los machos deberían incrementar sus movimientos, ya que las búsquedas repetidas por su dominio vital establecen una tasa mayor de encuentros del macho con las hembras (McCloskey et al. 1987).

En este capítulo se plantea la hipótesis de que para ser menos conspicuos y debido a sus dificultades locomotoras evitar ser depredados, los machos sin cola podrían modificar los patrones de movimiento y de uso del espacio durante la estación reproductora. Se predice que los machos sin cola (1) disminuirán sus niveles de actividad, (2) reducirán sus movimientos, (3) disminuirán el tamaño de su dominio vital, y (4) tendrán un acceso reducido a las hembras. En este capítulo se examina experimentalmente en el campo y durante la estación reproductiva los efectos de la pérdida de la cola en los machos de la lagartija serrana *L. monticola* sobre (1) el uso del tiempo, (2) los patrones y la frecuencia de movimientos, y (3) el tamaño del dominio vital.

## **MATERIAL Y METODOS**

### **Diseño experimental**

El experimento fue llevado a cabo de Mayo a Junio de 1990 en las cuatro parcelas de estudio situadas en el

## Movimientos y dominios vitales

---

Cerro de Valdemartín (Sierra de Guadarrama)(ver área de estudio). Las lagartijas sin cola se comportaron muy desconfiadamente y su capturabilidad fue más baja. Por eso, para incrementar el tamaño de muestra los datos de machos con cola de las dos parcelas control y de machos sin cola de las dos parcelas experimentales fueron respectivamente reunidos.

Se efectuaron recorridos regulares por las cuadrículas de las parcelas, entre las 7.00 y 14.00 h (hora solar), para buscar lagartijas. El esfuerzo de muestreo fue similar en todas las parcelas, siendo cada una de ellas visitada un día por semana. Las lagartijas eran capturadas mediante lazo y se anotaba para cada individuo la longitud cabeza-cuerpo y longitud de la cola, con una precisión de 1 mm, y peso (mediante una pesola de 0.05 g de precisión). Cada ejemplar era marcado mediante corte de dedos asignándole un código individual, y también se les marcaba con pintura en el dorso para identificarles temporalmente a distancia. En las parcelas experimentales se cortó la cola a unos 17 mm de la cloaca a algunos de los machos presentes. La pérdida de peso (porcentaje del peso total) que supuso el cortarles la cola a los machos fue  $15.8 \pm 0.7 \%$ . Solamente se utilizaron individuos adultos en los análisis. La LCC de los machos marcados asignados al tratamiento control ( $\bar{x} \pm SE = 69.9 \pm 1.6$  mm,  $N = 29$ ) no fue significativamente diferente (ANOVA,  $F = 0.14$ ,  $P = 0.93$ ) de la LCC de los machos asignados al tratamiento experimental a los que se

## **Movimientos y dominios vitales**

---

les cortó la cola ( $\bar{x} \pm SE = 70.0 \pm 1.3$  mm,  $N = 40$ ).

### **Uso del tiempo y patrones de movimiento**

Las lagartijas eran observadas con prismáticos a una distancia de 5-7 m, y los datos sobre comportamiento fueron registrados en una grabadora de bolsillo. Las lagartijas se habituaron rápidamente y no parecían reaccionar ante la presencia de un observador. Solamente observaciones de 20 min o más largas fueron usadas (el tiempo medio por individuo fue  $26.4 \pm 0.8$  min, totalizando unas 26 h de observación), y sólo se analizó un periodo de observación de cada individuo. En las parcelas experimentales, las observaciones fueron realizadas al menos una semana después de cortarles la cola.

Los comportamientos de las lagartijas fueron clasificados de acuerdo a las siguientes definiciones. "SOLEANDOSE": la lagartija permanece expuesta al sol sin moverse durante una parada prolongada (más de 15 seg), con el cuerpo más o menos aplastado contra el sustrato. "DESCANSANDO": la lagartija permanece en un lugar sombreado como una grieta o bajo un matorral durante un periodo prolongado de tiempo. "MOVIENDOSE": la lagartija corre más de dos segundos y más de 10 cm. Si se mueve menos de este tiempo y distancia se consideraban movimientos de acomodación (por ej. pequeños cambios de posición durante los soleamientos). El movimiento se clasificó como

## **Movimientos y dominios vitales**

---

"Andando", cuando la lagartija anda o corre pero no saca la lengua (tongue-flick), o "Buscando", andando lentamente con pausas cortas y sacando la lengua intermitentemente (tongue-flicking). La lagartija mantiene la cabeza cerca del suelo y la mueve de un lado a otro, con paradas para investigar cuidadosamente, mientras saca la lengua para detectar sustancias químicas del ambiente mediante quimiorrecepción. No fue posible determinar si las lagartijas estaban intentando detectar presas, hembras o predadores potenciales. "ALERTA": la lagartija permanece sin moverse con la cabeza elevada. Este comportamiento es frecuentemente seguido de cortas carreras para capturar presas. "COMIENDO": se refiere a capturas o intentos de captura de presas, e incluye el tiempo de manejo. "SOCIAL": incluye interacciones sociales (cuando un individuo amenaza o persigue a otro individuo) y comportamientos sexuales (cuando un macho sigue el rastro de una hembra, cortejos y cópulas). "OTROS": incluye defecación, pausas cortas y movimientos de acomodación.

Cuando la lagartija se movía se anotó la distancia recorrida en cada movimiento, y el tiempo que pasaba moviéndose en cada microhábitat: rocas (MOV-ROCAS), hierba (MOV-HIERBA) o matorrales (MOV-MATORR). Se calcularon los movimientos de cada individuo como la media de todo su periodo de observación (distancia movida en m/min de observación; MDIST); la frecuencia de movimientos se definió como el número de movimientos por minuto de

## **Movimientos y dominios vitales**

---

observación (MFRE), y la velocidad media se definió como la distancia recorrida partida por el tiempo empleado en recorrerla (expresada en cm/seg)(MVELOC). Puesto que las lagartijas podían moverse durante el mismo tiempo y recorrer la misma distancia con muchos movimientos cortos o con pocos movimientos pero largos, se calculó el número de movimientos por minuto del tiempo dedicado a moverse (MREL). Se consideró una "secuencia de movimientos" al conjunto de movimientos y pausas cortas (menos de 15 seg) entre otros dos comportamientos de larga duración (frecuentemente soleamientos o descansos), y se calculó la duración media de una secuencia de movimientos (SECTIEMP) y la distancia media recorrida durante una secuencia de movimientos (SECDIST). También se calculó la proporción del tiempo dedicado a pausas cortas en las secuencias de movimiento (PAUSAS), y la frecuencia de saltos, normalmente de una roca a otra, por minuto de movimiento (SALTOS).

### **Tamaño del dominio vital**

Para estimar el tamaño del dominio vital se anotaba en un mapa la posición de cada macho capturado u observado con respecto a las marcas de las parcelas. El dominio vital de cada macho fue definido por el área de un polígono convexo que rodea todos los puntos exteriores de sus localizaciones en el mapa (Rose 1982, Christian y Waldschmidt 1984). Se determinó el número medio de puntos que representaban un

## **Movimientos y dominios vitales**

---

tamaño de muestra adecuado para esta especie, para ello se representó el número de puntos frente al tamaño del área acumulado, expresado como porcentaje del tamaño máximo obtenido (Rose 1982). Aproximadamente con diez puntos se describe el 80 % del dominio vital, así que se consideró este número como el mínimo para estimar el dominio vital en esta población. Los cálculos se hicieron con el programa MCPAAL (Micro-computer Programs for the Analysis of Animal Locations; diseñado por M. Stüwe y Ch. E. Blohowiak).

### **Análisis de los datos**

Se llevó a cabo un análisis de componentes principales (PCA) con las variables que describían el movimiento de los machos. Los datos originales fueron previamente normalizados por medio de la transformación angular (variables porcentuales) o logarítmica. La solución factorial inicial fue rotada por el procedimiento Varimax (Nie et al. 1975). Se determinó la media y el error standard de las coordenadas en cada componente de las observaciones de machos con y sin cola, y puesto que estas coordenadas estaban distribuidas normalmente, se evaluaron las diferencias entre grupos con un análisis unifactorial de la varianza (Sokal y Rohlf 1981). Otros datos se analizaron con tests no paramétricos descritos en Siegel (1956), considerándose una alpha de 0.05 en un test de dos colas como significativa.

## RESULTADOS

### Uso del tiempo

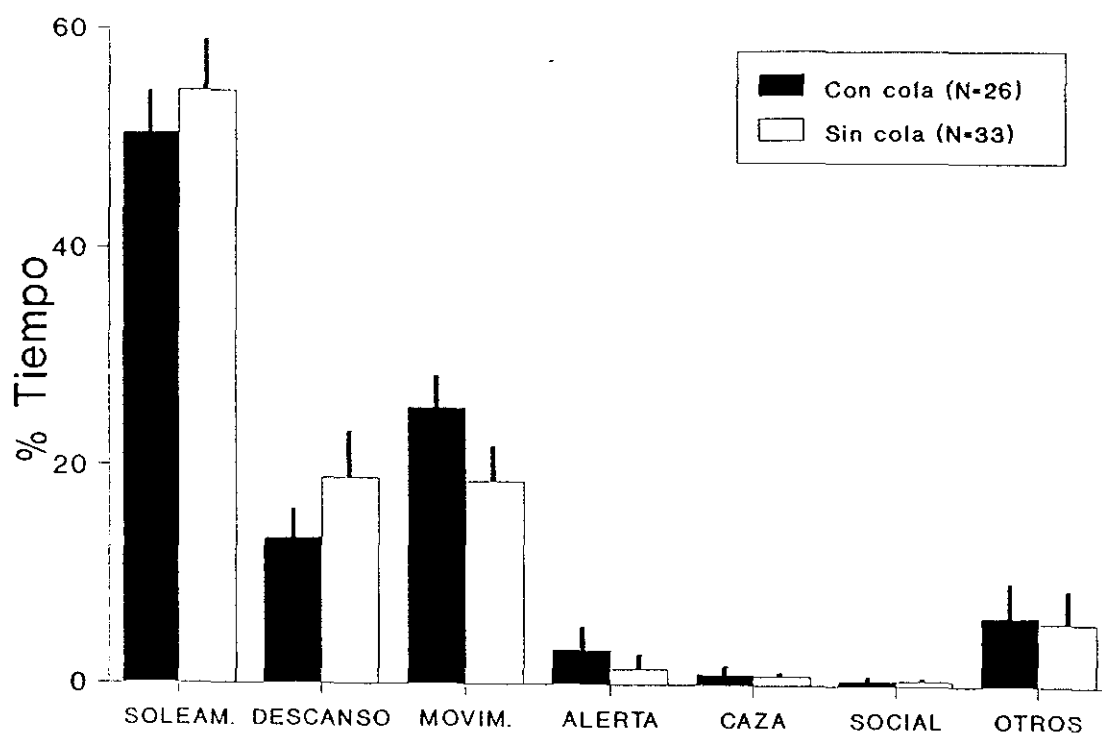
La actividad más frecuente fueron los soleamientos, que ocuparon más del 50 % del tiempo de las lagartijas, seguido de los descansos en la sombra (Fig. 4.1). El tiempo dedicado a comportamientos sociales y sexuales fué limitado. La pérdida de la cola no alteró el tiempo dedicado a estas actividades (Tests de la  $U$  de Mann-Whitney,  $P > 0.2$  en todos los casos). Sin embargo, los machos con cola pasaron significativamente más tiempo moviéndose que los machos sin cola (Test de la  $U$  de Mann-Whitney,  $U = 2.01$ ,  $P = 0.04$ ).

### Patrones de movimiento

En el PCA realizado con las variables que describen el movimiento de los machos (Tabla 4.1) se obtuvieron cuatro componentes principales (PCs) con autovalores mayores de uno, que en conjunto explicaban el 81.7 % de la varianza (Tabla 4.2). El PC-1 estaba correlacionado positivamente con las variables que describen las secuencias largas de movimiento, con movimientos frecuentes, generalmente

## Movimientos y dominios vitales

---



**Figura 4.1** - Proporción media ( $\pm$  SE) de tiempo pasado en cada uno de los comportamientos por machos adultos con cola (rectángulos negros) y sin cola (rectángulos blancos) de *L. monticola*.



## Movimientos y dominios vitales

---

**TABLA 4.1** - Variables ( $\bar{x} \pm SE$ ) que describen los patrones de movimiento de los machos. Ver el texto para las abreviaciones.

---

	Con cola (N = 26)	Sin cola (N = 33)
MOVIENDOSE (%)	25.3 ± 3.0	18.5 ± 3.3
ANDANDO (%)	18.2 ± 2.6	8.3 ± 1.5
BUSCANDO (%)	7.1 ± 1.6	10.2 ± 3.5
MDIST (m/min)	1.2 ± 0.1	0.8 ± 0.1
MFRE (n/min)	2.1 ± 0.2	1.7 ± 0.2
MVELOC (cm/seg)	7.9 ± 0.6	7.7 ± 0.4
MREL (n/min mov)	10.3 ± 1.1	16.2 ± 2.4
SECTIEMP (seg)	23 ± 3	21 ± 3
SECDIST (cm)	140 ± 17	119 ± 20
PAUSAS (%)	19.0 ± 2.2	27.9 ± 3.2
SALTOS (n/min)	2.0 ± 0.2	2.7 ± 0.6
MOV-ROCAS (%)	50.0 ± 5.2	70.5 ± 4.8
MOV-HIERBA (%)	9.5 ± 2.6	11.9 ± 4.2
MOV-MATORR (%)	36.5 ± 5.3	17.5 ± 3.7

---

## Movimientos y dominios vitales

---

**TABLA 4.2** - Correlaciones entre las componentes principales rotadas y las variables que describen los patrones de movimiento de los machos. Ver el texto para las abreviaciones.

---

	PC-1	PC-2	PC-3	PC-4
MOVIENDOSE	0.93	-0.22	-0.16	0.06
ANDANDO	0.28	-0.18	-0.10	0.86
BUSCANDO	0.79	-0.10	-0.09	-0.58
MDIST	0.94	-0.08	0.10	0.15
MFRE	0.86	0.13	-0.05	0.13
MVELOC	0.24	0.44	0.70	0.27
MREL	-0.60	0.56	0.24	-0.19
SECTIEMP	0.89	-0.23	-0.14	0.05
SECDIST	0.92	-0.15	0.14	0.22
PAUSAS	-0.13	0.66	0.01	-0.08
SALTOS	0.61	0.40	0.11	0.39
MOV-ROCAS	0.08	0.83	-0.43	0.10
MOV-HIERBA	-0.16	-0.14	0.86	-0.17
MOV-MATORR	0.15	-0.79	-0.19	0.07
Variación (%)	43.0	18.1	11.2	9.4

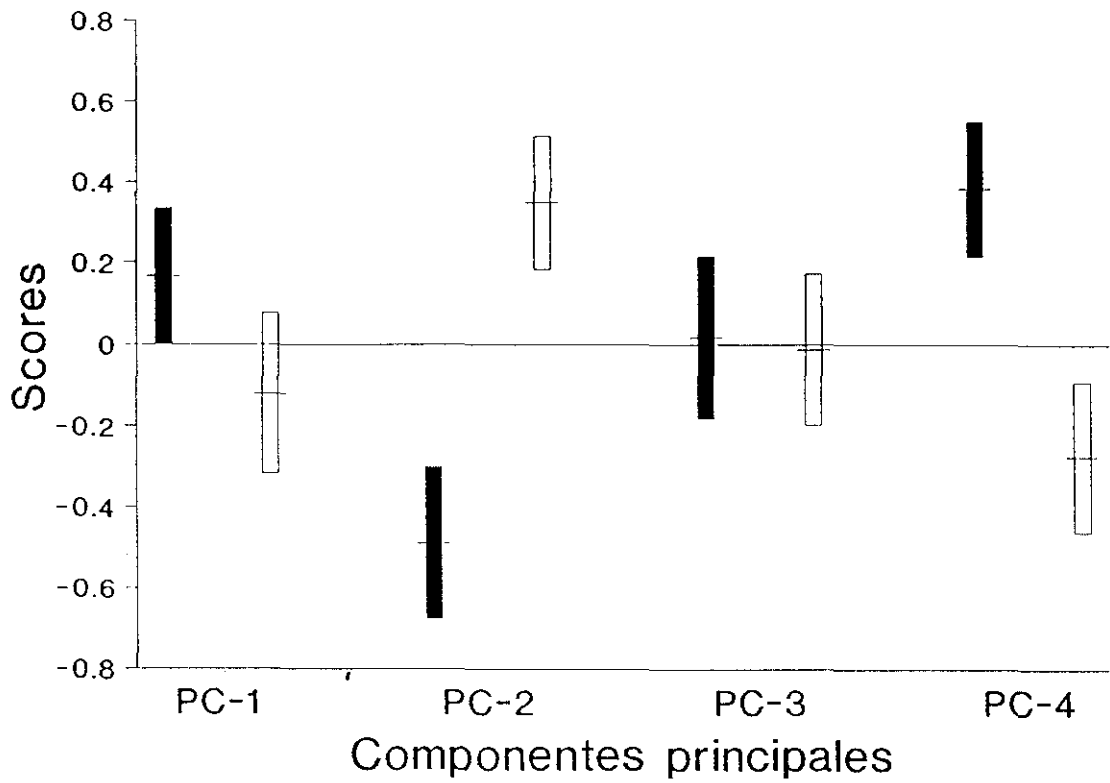
---

## **Movimientos y dominios vitales**

---

asociados con comportamiento de búsqueda. El PC-2 estuvo positivamente asociado con movimientos cortos sobre las rocas y con secuencias de movimientos en las que se dedica mucho tiempo a las pausas, mientras que negativamente se asocia con movimientos sobre o a través de los matorrales. El PC-3 estaba asociado positivamente con movimientos sobre la hierba realizados a gran velocidad. Por último, el PC-4 estuvo positivamente asociado con movimientos "andando", y negativamente correlacionado con movimientos "buscando".

Los análisis de varianza realizados sobre las coordenadas en cada componente no mostraron diferencias significativas entre machos con y sin cola ni en el PC-1 ( $F = 1.01$ ,  $P = 0.30$ ) ni en el PC-3 ( $F = 0.01$ ,  $P = 0.92$ ) (Fig. 4.2). Sin embargo, sí que se encontraron diferencias significativas en el PC-2 ( $F = 11.02$ ,  $P = 0.0016$ ), que indican que los machos sin cola pasaron más tiempo moviéndose sobre las rocas, con movimientos más cortos y con más pausas, mientras que los machos con cola también se movieron sobre matorrales, con movimientos más largos y menos pausas. También se encontraron diferencias significativas en el PC-4 ( $F = 6.34$ ,  $P = 0.015$ ) que muestran que los machos sin cola pasaron más tiempo "buscando" que los machos con cola, quienes pasaron más tiempo "andando".



**Figura 4.2** - Media ( $\pm 1$  SE) de las coordenadas de las variables que describen el movimiento de los machos adultos con cola (rectángulos negros) y sin cola (rectángulos blancos) de *L. monticola* obtenidas en el PCA.

## Movimientos y dominios vitales

---

### Tamaño del dominio vital

El número medio de puntos utilizado para estimar el tamaño del área en machos con cola ( $\bar{x} \pm SE = 21.6 \pm 3.9$ ) y en machos sin cola ( $\bar{x} \pm SE = 17.4 \pm 2.3$ ) no fue significativamente diferente (Test de la  $U$  de Mann-Whitney,  $U = 0.91$ ,  $P = 0.36$ ). Tampoco, la LCC de los machos con cola ( $\bar{x} \pm SE = 67.7 \pm 2.6$  mm) y sin cola ( $67.0 \pm 1.5$  mm) para los que se estimó el tamaño de su dominio vital no fue significativamente diferente (Test de la  $U$  de Mann-Whitney,  $U = 0.07$ ,  $P = 0.95$ ). El tamaño del dominio vital no está correlacionado significativamente con la LCC de los machos con cola (Correlación de Spearman,  $r_s = 0.09$ ,  $P = 0.80$ ) ni con la de los sin cola (Correlación de Spearman,  $r_s = 0.29$ ,  $P = 0.28$ ). Por consiguiente, los datos fueron agrupados para los análisis posteriores. El dominio vital de los machos con cola ( $\bar{x} \pm SE = 425.0 \pm 26.4$  m<sup>2</sup>,  $N = 8$ ) fue significativamente mayor (Test de la  $U$  de Mann-Whitney,  $U = 3.00$ ,  $P = 0.003$ ) que el de los machos sin cola ( $\bar{x} \pm SE = 205.2 \pm 33.0$  m<sup>2</sup>,  $N = 15$ ).

## DISCUSION

### Uso del tiempo y patrones de movimiento

La pérdida de la cola no alteró sustancialmente el uso del tiempo en los machos, excepto el tiempo dedicado a

## **Movimientos y dominios vitales**

---

moverse. Todas las lagartijas emplearon la mayor parte de su tiempo en calentarse mediante largas exposiciones al sol, lo cual es una característica general de todas las especies que viven a gran altura (Hertz y Huey 1981, Van Damme *et al.* 1989). Por el contrario, el escaso tiempo dedicado a interacciones sociales podría ser debido a la complejidad estructural del hábitat ocupado, que no favorece los encuentros entre individuos (Stamps 1977).

Una cola larga es útil para mantener el equilibrio del cuerpo y ayuda a incrementar la velocidad de carrera (Ballinger 1973, Ballinger *et al.* 1979, Punzo 1982), y también disminuye la probabilidad de que un predador capture a la lagartija (Vitt 1983). Los machos son más conspicuos durante la estación reproductora, ya que se están moviendo para buscar hembras (Rose 1981). La pérdida de la cola en los machos afecta a su capacidad de moverse, y consecuentemente debería influir en la búsqueda de hembras. También puede haber un conflicto entre maximizar la probabilidad de encontrar hembras y minimizar el riesgo de ser capturado por predadores (Magnhagen 1991). Moviéndose más, los machos podrían ser más visibles para los predadores potenciales y por ello experimentarían un riesgo de predación mayor durante la estación reproductora.

La eficiencia con la que un hábitat puede ser usado depende de los modos de locomoción y de las características morfológicas desarrolladas para usar el microhábitat preferido (Losos 1990 a, b). Por eso, los machos de *L.*

## Movimientos y dominios vitales

---

*monticola* se mueven preferentemente sobre las rocas ya que tienen adaptaciones morfológicas en la cabeza y cuerpo que parecen apropiadas para introducirse en las grietas de las formaciones rocosas (Arnold 1973), aunque también usan los matorrales y la hierba. Sin embargo, los machos sin cola prefieren usar las rocas mientras que la vegetación y áreas abiertas son escasamente utilizadas (ver capítulo 1). Las especies de saurios que suelen encaramarse por la vegetación o que se mueven sobre sus ramas normalmente distribuyen su peso a través de una superficie lo más extensa posible por medio del desarrollo de una cola larga (Arnold 1988). Además, la cola es importante para mantener el equilibrio y su pérdida reduce la habilidad para mantenerse encaramado en situaciones inestables (Ballinger 1973). Moviéndose sobre las rocas los machos sin cola incrementarían sus posibilidades de supervivencia, ya que fuera de estas su velocidad de carrera y habilidad para moverse están reducidas.

Patrones de movimiento en los que se alternan los movimientos con las pausas está ampliamente extendidos entre los saurios (Avery et al. 1987 a, b, Avery y Bond 1989, Avery 1991). Las pausas han sido explicadas como un medio de incrementar las oportunidades de detectar visualmente a las presas o a los predadores (Avery 1991). La confusión que puede causar la alternancia de episodios de actividad y descanso puede ser una estrategia antipredatoria, del mismo modo que los cambios repentinos

## **Movimientos y dominios vitales**

---

de dirección (Avery *et al.* 1987 b). Los resultados obtenidos indican que las lagartijas sin cola pasan más tiempo paradas durante las secuencias de movimiento y así podrían vigilar más la presencia de posibles predadores. Alternativamente, las dificultades en la locomoción podrían ser responsables de las frecuentes pausas efectuadas por las lagartijas sin cola.

Las lagartijas son capaces de detectar sustancias químicas de los predadores por medio del sistema vomeronasal (Thoen *et al.* 1986, Van Damme *et al.* 1990 a). Las lagartijas sin cola tienen una mayor tasa de extrusión lingual mientras se mueven ("comportamiento de búsqueda") que las lagartijas con cola, y quizás podrían estar detectando sustancias químicas de los predadores potenciales (las serpientes *Coronella austriaca* y *Vipera latastei* en el área de estudio, observación personal). También, los machos podrían usar la quimiorrecepción para seguir los rastros dejados por las hembras conespecíficas (Cooper y Vitt 1986), disminuyendo los costes de búsqueda y el riesgo de predación.

### **Tamaño del dominio vital**

Los resultados muestran una reducción del tamaño del dominio vital en los machos sin cola. El tamaño del dominio vital está frecuentemente relacionado con los requerimientos energéticos del individuo (Schoener 1983,



## **Movimientos y dominios vitales**

---

Christian y Waldschmidt 1984). Sin embargo, un dominio vital de gran tamaño incrementa los costes metabólicos de desplazamiento independientemente de la función de éste. El tamaño del dominio vital de los machos se explica mejor por razones sexuales que por consideraciones energéticas. Los dominios vitales de los machos son mayores que los de las hembras, y mayores que los que necesitarían para satisfacer los requerimientos energéticos (Rose 1982). Además, el tamaño del dominio vital puede ser independiente del nivel de recursos alimenticios durante la estación reproductora (Simon 1975). Por eso, para los machos sin cola sería más costoso tener un dominio vital mayor, ya que un incremento de movimientos para recorrerlo incrementaría el riesgo de predación.

Se ha descrito una relación directa entre la dominancia social y el tamaño del dominio vital (Brattstrom 1974, Fox et al. 1981). Así, el menor tamaño de los dominios vitales de los machos sin cola podría ser parcialmente explicado por su status social, ya que la pérdida de la cola conlleva una disminución del status social (Fox y Rostker 1982, Fox et al. 1990, ver capítulo 5). Además, un dominio vital extenso podría requerir frecuentes movimientos para impedir el acceso de otros machos competidores a las hembras presentes en él (Stamps 1977), y los machos sin cola tendrían poco éxito en las interacciones con los machos vecinos con cola.

## **Movimientos y dominios vitales**

---

Los individuos sin cola de *Uta stansburiana* tuvieron un status social más bajo (Fox y Rostker 1982, Fox et al. 1990) y los individuos dominantes ocuparon dominios vitales de mayor calidad que las de los subordinados (Fox et al. 1981). En el área de estudio hay el doble de hembras que de machos (datos inéditos). Los machos con cola dominantes podrían habitar dominios vitales mayores para poder acceder a un mayor número de hembras, mientras que los subordinados sin cola tendrían que habitar dominios vitales más pequeños con un menor acceso a las hembras.

Aunque los machos sin cola podrían perder status social, los efectos sobre el éxito reproductivo son desconocidos (pero ver capítulo 5). Los machos subordinados generalmente cortejan mucho menos a las hembras que los dominantes, por lo que podrían tener un menor éxito reproductivo (Werner 1978, Ruby 1981, Stamps 1983). Además, los machos dominantes llevan a cabo la mayor parte de las cópulas, mientras que los subordinados sólo consiguen unas pocas (Trivers 1976, Stamps 1977, Werner 1978, Ruby 1981). Si los machos sin cola son subordinados, entonces los machos con cola vecinos tendrían un mayor éxito reproductivo.

## **Capítulo 5**

# **CONSECUENCIAS DE LA PERDIDA DE LA COLA SOBRE EL STATUS SOCIAL Y EXITO REPRODUCTIVO**

## **Capítulo 5.**

# **CONSECUENCIAS DE LA PERDIDA DE LA COLA SOBRE EL STATUS SOCIAL Y EXITO REPRODUCTIVO**

### **INTRODUCCION**

Entre otros costes de la autotomía (Arnold 1988), se ha demostrado que la pérdida de la cola induce una pérdida potencial del status social de los juveniles y subadultos de *Uta stansburiana* (Fox y Rotsker 1982, Fox et al. 1990). Una de las consecuencias más importantes del status social es que los individuos dominantes podrían obtener un mayor número de cópulas y consecuentemente podrían dejar más descendencia que los subordinados (Dewsbury 1982). Si esto ocurriera en saurios la pérdida de la cola en los machos adultos podría reducir su éxito reproductivo.

Los costes de la regeneración de la cola pueden ser asumidos mediante un incremento de la cantidad de alimento ingerido (Dial y Fitzpatrick 1981, pero ver capítulo 3) o mediante el desvío de la energía que estaba destinada a otras funciones, como el crecimiento somático (Ballinger y Tinkle 1979) o el esfuerzo reproductivo (Dial y Fitzpatrick 1981). Por otra parte, unos altos niveles de agresión intraespecífica podrían reducir la supervivencia de los machos debido a que la agresión conlleva un balance

## Status social y cópulas

---

negativo de energía (Marler y Moore 1988, 1991). De este modo, si los machos sin cola mantuvieran unos niveles bajos de agresión podrían ahorrar energía para dedicarla a la regeneración de la cola y así incrementar sus posibilidades de supervivencia.

La pérdida de la cola en las hembras reduce el tamaño de la puesta o la masa y contenido energético de los huevos (Smyth 1974, Dial y Fitzpatrick 1981). Además, la cola de las hembras podría actuar como una señal de su capacidad reproductiva potencial, puesto que en la cola se almacenan recursos energéticos, y este factor podría ser importante en la elección de pareja (Fox et al. 1990), pudiendo provocar que las hembras sin cola sean menos atractivas para los machos.

En este capítulo se va a comprobar la validez de estas hipótesis mediante la manipulación, en un cercado al aire libre en condiciones seminaturales, de la condición de la cola de lagartijas serranas (*Lacerta monticola*). Se muestra que la pérdida de la cola reduce el status social y el acceso a las hembras en los machos. Además, las hembras sin cola son menos cortejadas y reciben menos cópulas que las hembras con cola, apoyando la hipótesis de que la ausencia de cola indica una disminución del potencial reproductivo.

## MATERIAL Y METODOS

### Diseño experimental

Se capturaron veinte individuos adultos de *L. monticola* (diez machos: LCC ( $\bar{x} \pm SE$ ) =  $76.6 \pm 0.2$  mm; peso =  $9.5 \pm 0.1$  g; diez hembras: LCC =  $75.4 \pm 0.4$  mm; peso =  $7.1 \pm 0.2$  g) cerca del Puerto de Navacerrada (altitud 1850 m, Madrid) el 13 de Mayo de 1991. Los individuos se seleccionaron dentro de cada sexo de modo que sus LCC fueran similares. Las lagartijas fueron en el mismo día introducidas todas juntas en un cercado al aire libre en condiciones seminaturales (20 x 12 m) situado en la estación biológica de "El Ventorrillo" (altitud 1500 m, a 5 Km del sitio de captura). El cercado estaba vallado con una pared de plástico sujeta por palos de madera, y en el interior estaba cubierto de hierba y plantas anuales que proveían suficientes invertebrados que sirvieron como alimento de las lagartijas. También se colocaron tres filas de siete hábitats circulares cada una. Estos hábitats medían 1 m de diámetro y cada uno consistía en  $11.8 \pm 0.7$  piedras con un diámetro máximo de  $28.8 \pm 1.0$  cm, un tronco de  $46.8 \pm 4.5$  cm de largo por  $17.4 \pm 0.9$  cm de ancho, y un matorral de piorno (*Cytisus oromediterraneus*).

Una semana después se les quitó la cola aproximadamente a unos 17 mm de la cloaca a cinco machos y cinco hembras elegidos al azar. Cada lagartija fue pesada y

## **Status social y cópulas**

---

marcada por corte de dedos y con pintura en el dorso. Una vez a la semana todos los individuos eran recapturados, repintados y pesados. Los cambios en el peso corporal se calcularon como el porcentaje de peso ganado o perdido con respecto al peso inicial.

### **Observaciones de comportamiento**

Para analizar el comportamiento social y reproductivo se observaron simultáneamente todas las lagartijas diariamente entre las 8.00 y las 18.00 h desde el 20 de Mayo al 30 de Junio de 1991. Se consideró como periodo reproductivo aquel en que las lagartijas se mostraron más activas, cuando realizaron la mayoría de las interacciones sociales y todos los cortejos y las cópulas (20 de Mayo al 12 de Junio). Después de esta fecha la actividad y las interacciones sociales disminuyeron bruscamente y no se volvió a observar ningún cortejo ni ninguna cópula más, considerándose como periodo postreproductivo el transcurrido entre el 13 y el 30 de Junio. Las observaciones se realizaron con prismáticos desde un observatorio elevado y se anotaron las interacciones (luchas, amenazas, persecuciones) cortejos y cópulas que tuvieron lugar. En base a las observaciones realizadas durante el periodo reproductivo se construyó una matriz de

## Status social y cópulas

---

relaciones de dominancia con los resultados de las interacciones ocurridas entre los diferentes machos. La probabilidad de linealidad en una jerarquía fue calculada de acuerdo con el método de Appleby (1983).

Para determinar si la regeneración de la cola podía cambiar el status social de los machos sin cola, al final del periodo de observación se provocaron encuentros entre cada posible par de machos en un terrario neutral que medía 2x2 m, realizándose observaciones de 30 min para cada encuentro entre las 12.00 y las 14.00 h. Se calculó un valor para cada individuo de cada par resultado de la suma de los patrones de dominancia (amenazas, persecuciones y suplantaciones) menos la suma de los patrones de sumisión ("pataleo" de los miembros anteriores y huida) y se definió al individuo con la puntuación positiva más alta como el dominante en esa pareja (Fox et al. 1981). Cuando dos machos estaban juntos pero no se producían comportamientos de dominancia o sumisión se consideraba como una relación desconocida.

Por otra parte, se realizaron seguimientos individuales de los machos durante 15 minutos ininterrumpidos ( $\bar{x}$  = 7.3 observaciones/macho en el periodo reproductivo,  $\bar{x}$  = 2.5 observaciones/macho en el periodo postreproductivo), registrándose en una grabadora de bolsillo el tiempo pasado en cada hábitat circular, y el número de hembras diferentes que se encontraban junto al macho en el mismo hábitat durante el periodo de



## Status social y cópulas

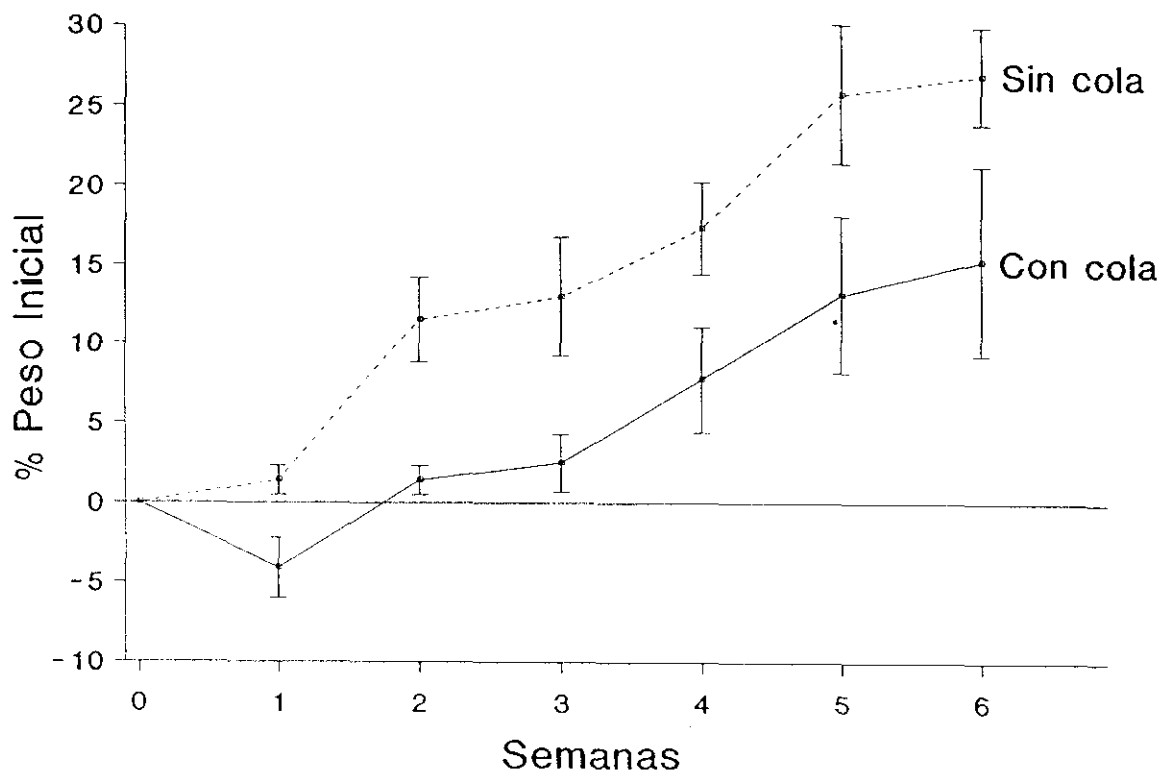
---

observación. La diversidad de hábitats visitados se calculó como la proporción de tiempo pasada en cada hábitat basándose en el índice de diversidad de Shannon. El valor medio de todas las observaciones de cada individuo fue utilizado como un solo dato en los análisis estadísticos. Los datos se analizaron usando tests no paramétricos descritos en Siegel (1956), considerándose una alpha de 0.05 en un test de dos colas como significativa.

## RESULTADOS

### Condición corporal

No se registraron diferencias significativas en el peso inicial de los machos con y sin cola antes de cortarles la cola (Test de la  $U$  de Mann-Whitney;  $U = 1.10$ ,  $P = 0.33$ ). Los machos sin cola incrementaron su peso a una tasa mayor que los con cola durante las tres semanas del periodo reproductivo (Test de la  $U$  de Mann-Whitney; primera semana:  $U = 2.37$ ,  $P = 0.018$ ; segunda:  $U = 2.51$ ,  $P = 0.012$ ; tercera:  $U = 2.16$ ,  $P = 0.03$ ) (Fig. 5.1), Sin embargo, no hubo diferencias en el porcentaje de peso ganado durante el periodo postreproductivo (Test de la  $U$  de Mann-Whitney; cuarta semana:  $U = 1.67$ ,  $P = 0.10$ ; quinta:  $U = 0.86$ ,  $P = 0.39$ ; sexta:  $U = 1.48$ ,  $P = 0.14$ ). La cola de los machos sin cola no mostró señales de regeneración durante el periodo reproductivo. Sin embargo, al final del periodo



**Figura 5.1** - Variación del peso de los machos de *L. monticola* durante el periodo de estudio.

## Status social y cópulas

---

postreproductivo las colas de los machos sin cola habían crecido entre 9 y 55 mm ( $\bar{x} \pm SE = 29.6 \pm 9.2$ ).

## Interacciones sociales

### Periodo reproductivo

Se observaron 237 interacciones entre los machos durante el periodo reproductivo (Tabla 5.1). Los machos con cola fueron dominantes en el 92.3 % ( $N = 108$ ) de las interacciones con machos sin cola. Los machos formaron una jerarquía de dominancia lineal ( $d = 4.75$ ,  $P < 0.0001$ ,  $K = 0.88$ ), en la cual cada macho con cola fue dominante sobre uno a cuatro machos con cola y sobre todos los machos sin cola. Los machos sin cola tuvieron un número limitado de interacciones entre ellos ( $N = 11$ ). Los machos con cola tuvieron más interacciones con otros machos con cola ( $\bar{x} \pm SE = 42.4 \pm 6.3$ , rango = 27-62) que con machos sin cola ( $\bar{x} \pm SE = 23.4 \pm 3.3$ , rango = 14-32) (Test de Wilcoxon;  $Z = 1.93$ ,  $P = 0.04$ ), y más que los machos sin cola entre sí ( $\bar{x} \pm SE = 4.4 \pm 0.8$ , rango = 2-6) (Test de la  $U$  de Mann-Whitney;  $U = 2.51$ ,  $P = 0.01$ ).

### Periodo postreproductivo

El macho dominante (C1) murió al final del periodo reproductivo cuando todos los cortejos y cópulas habían

## Status social y cópulas

**TABLA 5.1** - Jerarquía de dominancia construida en base a 237 interacciones entre machos de *L. monticola* durante el periodo reproductivo. Los valores se refieren al número de interacciones. (Código de individuos, C: Con cola, S: Sin cola, numero: rango alcanzado).

	Subordinado										Total
	C1	C2	C3	C4	C5	S6	S7	S8	S9	S10	
C1	X	21	17	9	15	6	5	3	5	13	94
C2		X	9	8	6	8	3	9	3	5	51
C3		2	X	5	6	3	4	4	9	3	36
C4		3	2	X	5	2	3	1	5	3	24
C5		1			X	1	1	2	3	4	12
S6			1		1	X	1	2	1		6
S7					1	1	X		3		5
S8					3			X		1	4
S9					1		1		X	1	3
S10		1			1					X	2
Total	0	28	29	22	39	21	18	21	29	30	

## Status social y cópulas

**TABLA 5.2** - Matriz de relaciones entre machos de *L. monticola* al final del periodo postreproductivo basada en encuentros en terrario. (1: individuo de la fila dominante sobre el individuo de la columna; 0: individuo de la columna dominante sobre el individuo de la fila;  $\frac{1}{2}$ : relación desconocida) (Código de individuos como en la Tabla 1, C: Con cola, S: Sin cola)

	Dominante									Subordinado
	C2	S8	C3	S6	C4	C5	S9	S10	S7	
C2	X	$\frac{1}{2}$	1	1	1	1	1	1	1	7.5
S8	$\frac{1}{2}$	X	$\frac{1}{2}$	1	1	1	1	1	1	7
C3	0	$\frac{1}{2}$	X	1	1	1	1	1	1	6.5
S6	0	0	0	X	1	1	$\frac{1}{2}$	1	1	4.5
C4	0	0	0	0	X	1	$\frac{1}{2}$	1	1	3.5
C5	0	0	0	0	0	X	1	1	1	3
S9	0	0	0	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	0	X	$\frac{1}{2}$	1	2.5
S10	0	0	0	0	0	0	$\frac{1}{2}$	X	1	1.5
S7	0	0	0	0	0	0	0	0	X	0
Total	0.5	1	1.5	3.5	4.5	5	5.5	6.5	8	

## Status social y cópulas

---

terminado. Durante el periodo postreproductivo se observaron un pequeño número de interacciones ( $N = 36$ ), pero los encuentros por pares en terrario mostraron la presencia de una jerarquía de dominancia lineal ( $d = 2.25$ ,  $P < 0.01$ ,  $K = 0.89$ )(Tabla 5.2). Se observó que dos machos sin cola ascendieron de status social con respecto al periodo reproductivo. Estos dos machos fueron los que habían conseguido un mayor grado de regeneración de la cola (48 y 55 mm de cola regenerada, frente a 7-10 mm en los otros tres machos).

### Movimientos de los machos y hembras próximas

Durante el periodo reproductivo los machos con cola tendieron a moverse por hábitats más diversos ( $H'$ :  $\bar{x} \pm SE = 0.56 \pm 0.07$ ) que los machos sin cola ( $\bar{x} \pm SE = 0.37 \pm 0.11$ ) (Test de la  $U$  de Mann-Whitney;  $U = 1.68$ ,  $P = 0.09$ ). Mientras que durante el periodo postreproductivo la diversidad media de hábitats visitados no fue significativamente diferente (Test de la  $U$  de Mann-Whitney;  $U = 0$ ,  $P = 1$ ) entre machos con cola ( $\bar{x} \pm SE = 0.23 \pm 0.11$ ) y sin cola ( $\bar{x} \pm SE = 0.22 \pm 0.10$ ).

Durante el periodo reproductivo el número medio de hembras que se encontraban en el mismo "hábitat" ocupado por un macho con cola durante un periodo de observación ( $\bar{x} \pm SE = 1.1 \pm 0.3$ ) fue significativamente más alto (Test de la  $U$  de Mann-Whitney;  $U = 2.00$ ,  $P = 0.04$ ) que el número de

## Status social y cópulas

---

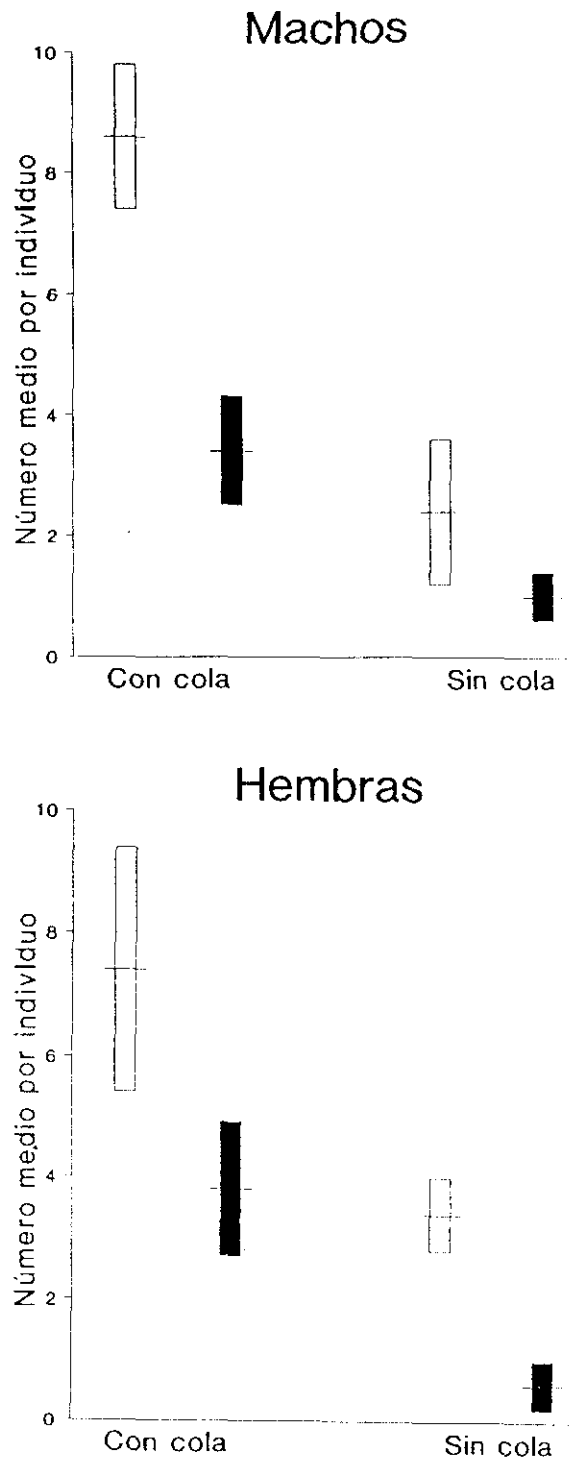
hembras que se encontraban con un macho sin cola ( $\bar{x} \pm SE = 0.4 \pm 0.1$ ).

### Cortejos y copulas

La pérdida de la cola redujo el número de cortejos efectuados por los machos (Test de la  $U$  de Mann-Whitney;  $U = 2.31$ ,  $P = 0.02$ ) así como el número de cópulas (Test de la  $U$  de Mann-Whitney;  $U = 2.02$ ,  $P = 0.04$ )(Fig. 5.2a). Los machos con cola cortejaron significativamente ( $U = 2.33$ ,  $P = 0.019$ ) a un mayor número de hembras diferentes ( $\bar{x} \pm SE = 5.6 \pm 0.7$ ) que los machos sin cola ( $\bar{x} \pm SE = 1.8 \pm 0.7$ ), y mostraron una tendencia ( $U = 1.78$ ,  $P = 0.07$ ) a copular con más hembras ( $\bar{x} \pm SE = 2.2 \pm 0.5$ ) que los machos sin cola ( $\bar{x} \pm SE = 1.0 \pm 0.3$ ). Los machos con cola copularon más frecuentemente con hembras con cola (94.4 % de las cópulas,  $N = 17$ ), mientras que dos de cuatro cópulas (50 %) de los machos sin cola fueron con hembras sin cola. El número de cópulas conseguidas por cada macho estuvo correlacionado con su rango social (Correlación de Spearman,  $r_s = 0.73$ ,  $P = 0.03$ ).

Las hembras con cola fueron marginalmente más cortejadas (Test de la  $U$  de Mann-Whitney;  $U = 1.68$ ,  $P = 0.09$ ) y copularon significativamente más ( $U = 2.36$ ,  $P = 0.02$ ) que las hembras sin cola (Fig. 5.2b). Cada hembra con cola fue cortejada por un número similar ( $U = 0.33$ ,  $P = 0.74$ ) de machos ( $\bar{x} \pm SE = 4.0 \pm 0.8$ ) que cada hembra sin

## Status social y cópulas



**Figura 5.2** - Número medio ( $\pm$  S.E.) de cortejos (rectángulos blancos) y cópulas (rectángulos negros) por individuo de *L. monticola* (machos y hembras) durante todo el periodo reproductivo.



## Status social y cópulas

---

cola ( $\bar{x} \pm SE = 3.2 \pm 0.5$ ). Sin embargo, cada hembra con cola copuló con más machos ( $\bar{x} \pm SE = 2.4 \pm 0.5$ ) que cada hembra sin cola ( $\bar{x} \pm SE = 0.4 \pm 0.2$ ) ( $U = 2.36, P = 0.018$ ).

## DISCUSION

La mayoría de la bibliografía sobre patrones reproductivos y de uso del espacio se refiere a Iguánidos territoriales, mientras que los patrones reproductivos de los Lacértidos son pobremente conocidos, aunque la defensa por parte de los machos de un territorio exclusivo parece ser rara (Stamps 1977, 1983). No hay datos disponibles sobre los patrones de uso del espacio y sistemas de apareamiento de *L. monticola* en el campo (pero ver Pérez-Mellado *et al.* 1987, para el periodo postreproductivo), aunque se ha observado un incremento de la actividad y movimientos de los machos durante el periodo reproductivo (datos inéditos). También los machos de Iguánidos y Teidos mantienen altos niveles de actividad durante toda la estación reproductora, ya que las búsquedas repetidas por su área de campeo establecen una mayor tasa de encuentro de los machos con las hembras (Rose 1981, McCloskey *et al.* 1987, Anderson y Karasov 1988).

Los saurios que mantienen territorios en el campo normalmente desarrollan jerarquías en cautividad (Stamps 1977, Deslippe *et al.* 1990). Esto puede ser debido a la limitación de espacio, ya que las jerarquías también se

## Status social y cópulas

---

forman en el campo cuando la densidad de población es alta (Stamps 1984, Fleishman 1988). En este estudio se ha observado la formación de una jerarquía de dominancia lineal en el cercado seminatural, aunque puede que esta no tenga lugar siempre en el campo. La posesión de la cola da status de dominancia a lagartijas juveniles (Fox y Rostker 1982) y subadultas (Fox et al. 1990). Los resultados obtenidos demuestran que la posesión de la cola también otorga status de dominancia a los machos adultos, y que estos machos dominantes cortejan y copulan con más frecuencia. Sin embargo, no debe descartarse la posibilidad de que en el campo, la pobre visibilidad entre individuos provocada por una estructura del hábitat compleja permitiera a los machos sin cola acceder a las hembras escondiéndose y pasando desapercibidos ante otros machos dominantes. Los machos sin cola podrían quedar relegados a hábitats de peor calidad, en los cuales la disponibilidad de alimento y hembras fuera menor (Fox et al. 1981). Consecuentemente, los machos sin cola podrían tener un menor crecimiento (Ballinger y Tinkle 1979), y un éxito reproductivo menor que los machos con cola.

El incremento de peso mayor de los machos sin cola podría estar relacionado con la disminución de los niveles de agresión. El coste energético que supone incrementar la agresión territorial se refleja en un incremento de la energía gastada, y en una disminución de la energía almacenada y destinada al crecimiento corporal (Congdon

## Status social y cópulas

---

1977, Rose 1981, Marler y Moore 1989). Los machos sin cola parecen evitar las interacciones con otros machos, probablemente porque estos encuentros son energéticamente costosos (Pough y Andrews 1985 b). En el campo, los machos más agresivos tienen además una menor supervivencia que podría deberse también a un incremento de la predación al hacerse más conspicuos (Marler y Moore 1988, Magnhagen 1991, pero ver Marler y Moore 1991).

La cola se regenera más rápidamente en especies de vida corta con varias oportunidades para reproducirse en el mismo año (Vitt et al. 1977). Mientras que las especies de vida larga, con periodos reproductores cortos restringidos estacionalmente, y con altas posibilidades de reproducción futura, como *L. monticola*, regeneran las colas más despacio. En este capítulo se ha analizado el status social y éxito reproductivo durante una estación reproductora, y las lagartijas pueden perder la cola más de una vez durante varias estaciones reproductivas. Sin embargo, los individuos que regeneren su cola y sobrevivan a la próxima estación reproductora pueden ascender de status social y tener entonces más éxito reproductivo.

Algunos machos ascendieron de status en la jerarquía cuando regeneraron una parte de la cola. La implantación artificial de una cola a machos subordinados sin cola de *Uta stansburiana* no les hizo recuperar su status social, lo que podría estar relacionado con la manipulación experimental (Fox et al. 1990). Los machos interaccionan

## Status social y cópulas

---

con los otros individuos durante el periodo de regeneración de la cola y podrían progresivamente ir cambiando su status social a medida que la cola es más larga.

La pérdida de la cola en las hembras reduce el número de cópulas que reciben. Las hembras que están invirtiendo energía en la regeneración de la cola sufrirían una disminución de la energía disponible para la reproducción (Smyth 1974, Dial y Fitzpatrick 1981); así la cola sería importante en la elección de pareja, quizás como un indicador del potencial reproductivo (Fox *et al.* 1990). Los machos podrían preferir emparejarse con hembras con cola, ya que las cópulas con hembras sin cola producirían puestas menores en masa y contenido energético. Sin embargo, las hembras sin cola copulan algunas veces, al igual que se observa en el campo (datos inéditos), aunque menos que las hembras con cola.

## **CONCLUSIONES**

## CONCLUSIONES

1. Los individuos adultos de *Lacerta monticola* sin cola restringen el uso del microhábitat a aquellos para los que sus características morfológicas y locomotoras están mejor adaptadas.

2. La pérdida de la cola no afectó a las temperaturas corporales ni a la precisión termorreguladora de los adultos, posiblemente debido a que la regeneración de la cola se maximiza a una temperatura similar a la de otros procesos fisiológicos. Los únicos cambios referentes al comportamiento termorregulador muestran que las lagartijas sin cola usaron más las rocas como lugar de soleamiento a primeras horas de la mañana con el fin de mantenerse a distancias más cortas de los refugios, por lo que tuvieron que aumentar la duración máxima de los periodos de soleamiento.

3. La pérdida de la cola no alteró las tasas de intentos de captura de presas, ni las estrategias de búsqueda del alimento de ambos sexos. Las lagartijas sin cola tendieron a buscar alimento más frecuentemente sobre las rocas donde podrían evitar más fácilmente la predación. Sin embargo, la disponibilidad de alimento es más baja en las rocas que en otros microhábitats, y por esto la diversidad de la dieta de los machos con cola disminuyó. Su

dieta, basada fundamentalmente en moscas del género *Bibio*, presas abundantes y que requieren un tiempo de manejo corto, podría sugerir que se trata de una dieta subóptima.

4. Durante la estación reproductiva, los machos sin cola pasaron menos tiempo moviéndose, y cuando lo hacían, se movían preferentemente sobre las rocas, con comportamiento de búsqueda, movimientos más cortos y con más pausas, y menos en los matorrales que los machos con cola. Los machos sin cola tuvieron dominios vitales de una superficie menor que los machos con cola, sugiriendo que tendrían posibilidad de acceso a un menor número de hembras.

5. La pérdida de la cola redujo el status social y la frecuencia de cópulas de los machos. Sin embargo, los machos sin cola incrementaron su peso corporal a una tasa mayor que los machos con cola dominantes y con la regeneración de la cola algunos machos pudieron ascender de status social. Las hembras sin cola fueron menos cortejadas y recibieron menos cópulas que las hembras con cola, apoyando la hipótesis de que la pérdida de la cola indica una disminución del potencial reproductivo.

## **REFERENCIAS**



## REFERENCIAS

- Adolph, S. C. (1990 a). Influence of behavioral thermoregulation on microhabitat use by two *Sceloporus* lizards. *Ecology* 71: 315-327.
- (1990 b). Perch height selection by juvenile *Sceloporus* lizards: Interspecific differences and relationship to habitat use. *J. Herpetol.* 24: 69-75.
- Anderson, R. A. y Karasov, W. H. (1981). Contrasts in energy intake and expenditure in sit and wait and widely foraging lizards. *Oecologia* 49: 67-72.
- y ---- (1988). Energetics of the lizard *Cnemidophorus tigris* and life history consequences of food-acquisition mode. *Ecol. Monogr.* 58: 79-110.
- Appleby, M. C. (1983). The probability of linearity in hierarchies. *Anim. Behav.* 31: 600-608.
- Argüello, J. A. (1990 a). Dieta de una población cantábrica de *Lacerta monticola*. *Graellsia* 46: 247-252.
- (1990 b). Biología reproductiva de *Lacerta monticola* en una población de la Cordillera Cantábrica (Sauria: Lacertidae). *Graellsia* 46: 253-261.
- y Salvador, A. (1988). Actividad, selección de hábitat y temperaturas corporales de *Lacerta monticola* en una localidad de la Cordillera Cantábrica (Sauria: Lacertidae). *Rev. Esp. Herpetol.* 3: 29-40.

## Referencias

---

- Arnold, E. N. (1973). Relationships of the palaeartic lizards assigned to the genera *Lacerta*, *Algyroides* and *Psammodromus* (Reptilia: Lacertidae). **Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) (Zool.)** 25: 289-366.
- (1984). Evolutionary aspects of tail shedding in lizards and their relatives. **J. Nat. Hist.** 18: 127-169.
- (1987). Resource partitioning among lacertid lizards in southern Europe. **J. Zool.** 1(B): 739-782.
- (1988). Caudal autotomy as a defense. pp. 235-273. En: Gans, C. y Huey, R. B. (eds.), **Biology of the Reptilia**. Vol.16. Ecology B. Defense and Life History. Alan R. Liss, New York.
- Avery, R. A. (1982). Field studies on body temperature and thermoregulation. pp. 93-166. En: Gans, C. y Pough, F. H. (eds.), **Biology of the Reptilia**. Vol. 12. Physiology C. Academic Press, New York.
- (1991). Temporal dynamics of a vigilance posture in the ruin lizard *Podarcis sicula*. **Amphibia-Reptilia** 12: 352-356.
- y Bond, D. J. (1989). Movement patterns of lacertid lizards: effects of temperature on speed, pauses and gait in *Lacerta vivipara*. **Amphibia-Reptilia** 10: 77-84.
- , Mueller, C. F., Jones, J. A., Smith, J. A. y Bond, D. J. (1987 a). Speeds and movements patterns of european lacertid lizards: a comparative study. **J. Herpetol.** 21: 324-329.

## Referencias

---

- , Mueller, C. F., Smith, J. A. y Bond, D. J. (1987 b).  
The movement patterns of lacertid lizards: speed, gait  
and pauses in *Lacerta vivipara*. *J. Zool.* 211: 47-63.
- Bakken, G. S. (1989). Arboreal perch properties and the  
operative temperature experienced by small animals.  
*Ecology* 70: 922-930.
- Ballinger, R. E. (1973). Experimental evidence of the tail  
as a balancing organ in the lizard *Anolis*  
*carolinensis*. *Herpetologica* 29: 65-66.
- , Nietfeldt, J. W. y Krupa, J. J. (1979). An  
experimental analysis of the role of the tail in  
attaining high running speed in *Cnemidophorus*  
*sexlineatus* (Reptilia: Squamata: Lacertilia).  
*Herpetologica* 35: 114-116.
- y Tinkle, D. W. (1979). On the cost of tail  
regeneration to body growth in lizards. *J. Herpetol.*  
13: 374-375.
- Barbadillo, L. J. (1985). Nuevos datos sobre la  
reproducción de *Lacerta monticola* (Lacertidae,  
Reptilia) en España Central. *Doñana, Acta Vert.* 12:  
189-196.
- Bartholomew, G. A., Bennet, A. F. y Dawson, W. R. (1976).  
Swimming, diving and lactate production of the marine  
iguana, *Amblyrhynchus cristatus*. *Copeia* 1976: 709-720.
- Bauwens, D. (1981). Survivorship during hibernation in the  
European common lizard, *Lacerta vivipara*. *Copeia* 1981:  
741-744.

## Referencias

---

- , Castilla, A. M., Van Damme, R. y Verheyen, R. F. (1990). Field body temperatures and thermoregulatory behavior of the high altitude lizard, *Lacerta bedriagae*. *J. Herpetol.* 24: 88-91.
- y Thoen, C. (1981). Escape tactics and vulnerability to predation associated with reproduction in the lizard *Lacerta vivipara*. *J. Anim. Ecol.* 50: 733-743.
- Bellairs, D'A. y Bryant, S. V. (1985). Autotomy and regeneration in reptiles. pp. 301-410. En: Gans, C. y Billet, F. (eds.), **Biology of the Reptilia**. Vol. 15. Development B. John Wiley and Sons, New York.
- Bennett, A. F. y Dawson, W. R. (1976). Metabolism. pp. 127-223. En: Gans, C. y Dawson, W. R. (eds.), **Biology of the Reptilia**. Vol. 5. Physiology A. Academic Press, New York.
- Beuchat, C. A. (1989). Patterns and frequency of activity in a high altitude population of the iguanid lizard, *Sceloporus jarrovi*. *J. Herpetol.* 23: 152-158.
- Braña, F., Arrayago, M. J., Bea, A. y Barahona, A. (1990). Ciclo reproductor y de cuerpos grasos en los machos de *Lacerta monticola cantabrica*. Comparación entre dos poblaciones situadas a diferente altitud. **Amphibia-Reptilia** 11: 41-52.
- Brattstrom, B. H. (1974) The evolution of reptilian social organization. **Amer. Zool.** 14: 35-49.

## Referencias

---

- Bustard, H. R. (1968). Temperature dependent tail autotomy mechanisms in gekkonid lizards. *Herpetologica* 24: 127-130.
- Calvo, F. (1989). *Estadística aplicada*. Ed. Deusto, Bilbao.
- Carpenter, C. C. y Ferguson, G. W. (1977). Variation and evolution of stereotyped behavior in reptiles. pp. 335-554. En: Gans, C. y Tinkle, D. W. (eds.), *Biology of the Reptilia*. Vol. 7. Ecology and Behavior A. Academic Press, London.
- Carrascal, L. M., Díaz, J. A. y Cano, C. (1989). Habitat selection in iberian *Psammodromus* species along a Mediterranean successional gradient. *Amphibia-Reptilia* 10: 231-242.
- , López, P., Martín, J. y Salvador, A. (en prensa). Basking and antipredator behaviour in a high altitude lizard: implications of heat-exchange rate. *Ethology*.
- Castilla, A. M. y Bauwens, D. (1991). Thermal biology, microhabitat selection, and conservation of the insular lizard *Podarcis hispanica atrata*. *Oecologia* 85: 366-374.
- Christian, K. A. y Waldschmidt, S. (1984). The relationship between lizard home range and body size: A reanalysis of the data. *Herpetologica* 40: 68-75.
- , Tracy, C. R. y Porter, W. P. (1983). Seasonal shifts in body temperature and use of microhabitats by Galapagos land iguanas (*Conolophus pallidus*). *Ecology* 64: 463-468.

## Referencias

---

- Congdon, J. D. (1977). **Energetics of the montane lizard *Sceloporus jarrovi*: a measurement of reproductive effort.** Tesis Doctoral. Arizona State University, Tempe, Arizona.
- , Vitt, L. J. y King, W. W. (1974). Geckos: adaptive significance and energetics of tail autotomy. **Science** 184: 1379-1380.
- Cooper, W. E. y Vitt, L. J. (1986). Tracking of female conspecific odor trails by male broad-headed skinks (*Eumeces laticeps*). **Ethology** 71: 242-248.
- Crowley, S. R. (1985). Thermal sensitivity of sprint-running in the lizard *Sceloporus undulatus*: support for a conservative view of thermal physiology. **Oecologia** 66: 219-225.
- Daniels, C. B. (1983). Running: An escape strategy enhanced by autotomy. **Herpetologica** 39: 162-165.
- (1984). The importance of caudal lipid in the gecko *Phyllodactylus marmoratus*. **Herpetologica** 40: 337-344.
- (1985). The effect of tail autotomy on the exercise capacity of the water skink, *Sphenomorphus quoyii*. **Copeia** 1985: 1074-1077.
- , Flaherty, S. P. y Simbotwe, M. P. (1986). Tail size and effectiveness of autotomy in a lizard. **J. Herpetol.** 20: 93-96.

## Referencias

---

- Davies, N. B. (1991). Mating systems. pp. 266-294. En: Krebs, J. R. y Davies, N. B. (eds.) **Behavioural Ecology. An evolutionary approach**. Blackwell Sci. Publ., Oxford.
- Dawson, W. R. (1975) On the physiological significance of the preferred body temperatures of Reptiles. pp. 443-473. En: Gates, D. (ed.), **Biophysical ecology**. Springer-Verlag, New York.
- Dearing, M. D. y Schall, J. J. (1992). Testing models of optimal diet assembly by the generalist herbivorous lizard *Cnemidophorus murinus*. **Ecology** 73: 845-858.
- Deslippe, R. J., McCloskey, R. T., Dajczak, S. P. y Szpak, C. P. (1990). A quantitative study of the social behavior of tree lizards, *Urosaurus ornatus*. **J. Herpetol.** 24: 337-341.
- Dewsbury, D. A. (1982). Dominance rank, copulatory behavior, and differential reproduction. **Q. Rev. Biol.** 57: 135-159.
- Dial, B. E. y Fitzpatrick, L. C. (1981). The energetic costs of tail autotomy to reproduction in the lizard *Coleonyx brevis* (Sauria: Gekkonidae). **Oecologia** 51: 310-317.
- y ---- (1983). Lizard tail autotomy: function and energetics of postautotomy tail movement in *Scincella lateralis*. **Science** 219: 391-393.

## Referencias

---

- y ---- (1984). Predator escape success in tailed versus tailless *Scincella lateralis* (Sauria: Scincidae). *Anim. Behav.* 32: 301-302.
- Domínguez, L., Elvira, B. y Vigal, C. R. (1982). Alimentación de *Lacerta monticola cyreni* Müller y Hellmich, 1936 en la Sierra de Guadarrama. *Publ. Centr. Pir. Biol. Exper.* 13: 71-75.
- Ducey, P. K. y Brodie, E. D. (1983). Salamanders respond selectively to contacts with snakes: survival advantage of alternative antipredator strategies. *Copeia* 1983: 1036-1041.
- Dunham, A. E. (1983). Realized niche overlap, resource abundance, and intensity of interspecific competition. pp. 261-280. En: Huey, R. B., Pianka E. R. y Schoener, T. W. (eds.), *Lizard Ecology. Studies of a Model Organism*. Harvard University Press, Cambridge.
- Edmunds, M. (1974). *Defense in animals: a survey of antipredator defenses*. Longman, New York.
- Elvira, B. y Vigal, C. R. (1982). Nuevos datos sobre la distribución geográfica de *Lacerta monticola cantabrica* Mertens, 1929. (Sauria, Lacertidae). *Doñana, Acta Vert.* 9: 99-106.
- y ----. (1985). Further data on the reproduction of *Lacerta monticola cyreni* (Sauria, Lacertidae) in central Spain. *Amphibia-Reptilia* 6: 173-179.



## Referencias

---

- Estabrook, G. F. y Dunham, A. E. (1976). Optimal diet as a function of absolute abundance, relative abundance, and relative value of available prey. *Amer. Nat.* 110: 401-413.
- Ethridge, R. (1967). Lizard caudal vertebrae. *Copeia* 1967: 699-721.
- Fleishman, L. J. (1988). The social behavior of *Anolis auratus*, a grass anole from Panama. *J. Herpetol.* 22: 13-23.
- Formanowicz, D. R., Brodie, E. D. y Bradley, P. J. (1990). Behavioural compensation for tail loss in the ground skink, *Scincella lateralis*. *Anim. Behav.* 40: 782-784.
- Fox, S. F. 1978. Natural selection on behavioral phenotypes of the lizard *Uta stansburiana*. *Ecology* 59: 834-847.
- , Heger, N. A. y Delay, L. S. (1990). Social cost of tail loss in *Uta stansburiana*: lizard tails as status-signalling badges. *Anim. Behav.* 39: 549-554.
- , Rose, E. y Myers, R. (1981). Dominance and the acquisition of superior home ranges in the lizard *Uta stansburiana*. *Ecology* 62: 888-893.
- y Rotsker, M. A. (1982). Social cost of tail loss in *Uta stansburiana*. *Science* 218: 692-693.
- Galán, P. (1991). Notas sobre la reproducción de *Lacerta monticola* (Sauria, Lacertidae) en las zonas costeras de Galicia (Noroeste de España). *Rev. Esp. Herpetol.* 5: 109-123.

## Referencias

---

- Gans, C. (1978). The characteristics and affinities of the *Amphisbaenia*. *Trans. zool. Soc. Lond.* 34: 347-416.
- Grant, B. W. y Dunham, A. E. (1988). Thermally imposed time constraints on the activity of the desert lizard *Sceloporus merriami*. *Ecology* 69: 167-176.
- Greene, H. W. (1988). Antipredator mechanisms in reptiles. pp. 1-152. En: Gans, C. y Huey, R. B. (eds.), **Biology of the Reptilia**. Vol 16. Ecology B. John Wiley and Sons, New York.
- Hair, J. F., Anderson, R. E., Tatham, R. L. y Grablovsky, B. L. (1979). **Multivariate data analysis**. Petroleum Publishing Co., Tulsa, Oklahoma.
- Harris, R. N. (1989). Nonlethal injury to organisms as a mechanism of population regulation. *Amer. Nat.* 134: 835-847.
- Heatwole, H. (1977). Habitat selection in reptiles. pp. 137-155. En: Gans, C. y Tinkle, D. W. (eds.), **Biology of the Reptilia**. Vol. 7. Ecology and Behavior A. Academic Press, New York.
- Henning, C. W. (1979). **A functional investigation of tail autotomy in lizards**. Diss. Abstr. Int. B. 39(11), 5634.
- Hertz, P. E. (1981). Adaptation to altitude in two West Indian anoles (Reptilia: Iguanidae): field thermal biology and physiological ecology. *J. Zool.* 195: 25-37.

## Referencias

---

- y Huey, R. B. (1981). Compensation for altitudinal changes in the thermal environment by some *Anolis* lizards on Hispaniola. **Ecology** 62: 515-521.
- , Huey, R. B. y Nevo, E. (1982). Fight versus flight: thermal dependence of defensive behaviour in a lizard. **Anim. Behav.** 30: 676-679.
- , Huey, R. B. y Nevo, E. (1983). Homage to Santa Anita: thermal sensitivity of sprint speed in agamid lizards. **Evolution** 37: 1075-1084.
- Huey, R. B. (1974). Behavioral thermoregulation in lizards: importance of associated costs. **Science** 184: 1001-1003.
- (1982). Temperature, physiology and ecology of reptiles. pp. 25-91. En: Gans, C. y Pough, F. H. (eds.), **Biology of the Reptilia**. Vol. 12. Physiology C. Academic Press, New York.
- , Bennet, A. F., John-Alder, H. y Nagy, K. A. (1984). Locomotor capacity and foraging behaviour of Kalahari lacertid lizards. **Anim. Behav.** 32: 41-50.
- y Pianka, E. R. (1981). Ecological consequences of foraging mode. **Ecology** 62: 991-999.
- y Slatkin, M. (1976). Costs and benefits of lizard thermoregulation. **Q. Rev. Biol.** 51: 363-384.
- Hurlbert, S. H. (1984). Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. **Ecol. Monogr.** 54: 187-211.
- Ivlev, V. S. (1961). **Experimental ecology of the feeding of fishes**. Yale University Press, New Haven, Connecticut.

## Referencias

---

- Izco, J. (1984). **Madrid Verde**. Minist. Agricult. Pesca y Aliment. y Comunidad de Madrid, Madrid.
- Jacksic, F. M. y Greene, H. W. (1984). Empirical evidence of non-correlation between tail loss frequency and predation intensity on lizards. **Oikos** 42: 407-411.
- Lechowicz, M. J. (1982). The sampling characteristics of electivity indices. **Oecologia** 52: 22-30.
- Lee, J. C. (1980). Comparative thermal ecology of two lizards. **Oecologia** 44: 171-176.
- Losos, J. B. (1988). Thermoregulatory correlates of escape behavior by a desert lizard, *Ctenophorus isolepis*. **J. Herpetol.** 22: 353-356.
- (1990 a). Ecomorphology, performance capability, and scaling of West Indian *Anolis* lizards: an evolutionary analysis. **Ecol. Monogr.** 60: 369-388.
- (1990 b). Concordant evolution of locomotor behaviour, display rate and morphology in *Anolis* lizards. **Anim. Behav.** 39: 879-890.
- Maderson, P. F. A. y Licht, P. (1968). Factors influencing rates of tail regeneration in the lizard *Anolis carolinensis*. **Experientia** 24: 1083-1086.
- Magnhagen, C. (1991). Predation risk as a cost of reproduction. **Trends Ecol. Evol.** 6: 183-186.
- Magurran, A. E. (1988). **Ecological diversity and its measurement**. Croom Helm, London.

## Referencias

---

- Maiorana, V. C. (1977). Tail autotomy, functional conflicts and their resolution by a salamander. *Nature* 265: 533-535.
- Marler, C. A. y Moore, M. C. (1988). Evolutionary costs of aggression revealed by testosterone manipulations in free-living male lizards. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 23: 21-26.
- y ---- (1989). Time and energy costs of aggression in testosterone-implanted free-living male mountain spiny lizards (*Sceloporus jarrovi*). *Physiol. Zool.* 62: 1334-1350.
- y ---- (1991). Supplementary feeding compensates for testosterone-induced costs of aggression in male mountain spiny lizards, *Sceloporus jarrovi*. *Anim. Behav.* 42: 209-219.
- Martín, J. y López, P. (1990). Amphibians and reptiles as prey of birds in southwestern Europe. *Smithsonian Herpetol. Inform. Serv.* 82: 1-43.
- y Salvador, A. (en prensa a). Tail loss consequences on habitat use by the Iberian rock lizard, *Lacerta monticola*. *Oikos* 65: 000-000.
- y Salvador, A. (en prensa b). Tail loss and foraging tactics of Iberian rock lizards, *Lacerta monticola*. *Oikos*.
- Martínez-Rica, J. P. (1977). Observaciones ecológicas. *Lacerta monticola bonalli*, Lantz en el Pirineo español. *P. Cent. Pir. Biol. Exp.* 8: 103-122.

## Referencias

---

- McCloskey, R. T., Baia, K. A. y Russell, R. W. (1987).  
Defense of mates: a territory departure rule for male  
tree lizards following sex-ratio manipulation.  
*Oecologia* 73: 28-31.
- McLaughlin, R. L. (1989). Search modes of birds and  
lizards: evidence for alternative movement patterns.  
*Amer. Nat.* 133: 654-670.
- McVean, A. (1975). Mini-review: Autotomy. *Comp. Biochem.  
Physiol.* 51A: 497-505.
- Medel, R. G., Jiménez, J. E., Fox, S. E. y Jacksic, F. M.  
(1988). Experimental evidence that high population  
frequencies of lizard tail autotomy indicate  
inefficient predation. *Oikos* 53: 321-324.
- Moermond, T. C. (1979). Habitat constraints on the  
behavior, morphology, and community structure of  
*Anolis* lizards. *Ecology* 60: 152-164.
- Montero, J. L. y González, J. L. (1984). **Diagramas  
bioclimáticos**. Instituto para la Conservación de la  
Naturaleza, Madrid.
- Müller, L. y Hellmich, W. (1937). Mitteilungen über die  
Herpetofauna der Iberischen Halbinsel. *Zool. Anz.* 117:  
65-73.
- Nie, N. H., Hull, C. H., Jenkins, J. G., Steinberger, K. y  
Bent, D. H. (1975). **Statistical package for the social  
sciences (SPSS)**. McGraw-Hill, New York.

## Referencias

---

- Noon, B. R. (1981). Techniques for sampling habitats. pp. 42-52. En: Capen, D. E. (ed.), *The use of multivariate statistics in studies of wildlife habitat*. USDA Forest Service, General technical report RM-87.
- Norris, K. S. (1953). The ecology of the desert iguana, *Dipsosaurus dorsalis*. *Ecology* 34: 265-287.
- Núñez, H., Marquet, P. A., Medel, R. G. y Jaksic, F. M. (1989). Niche relationships between two sympatric *Liolaemus* lizards in a fluctuating environment: The "Lean" versus "Feast" scenario. *J. Herpetol.* 23: 22-28.
- Ortega-Rubio, A. (1991). Trophic partitioning and community organization in a guild of lizards in la Sierra de Guadarrama, Spain. *Ekológia (CSFR)* 10: 19-30.
- Palacios, F. y Salvador, A. (1974). Primeros datos sobre la reproducción de *Lacerta monticola* en Iberia. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Biol.)* 72: 243-244.
- Paulissen, M. A. (1987). Optimal foraging and intraspecific diet differences in the lizard *Cnemidophorus sexlineatus*. *Oecologia* 71: 439-446.
- (1988). Ontogenetic and seasonal shifts in microhabitat use by the lizard *Cnemidophorus sexlineatus*. *Copeia* 1988: 1021-1029.
- Pearson, O. P. (1977). The effect of substrate and of skin color on thermoregulation of a lizard. *Comp. Biochem. Physiol.* 58A: 353-358.

## Referencias

---

- y Bradford, D. F. (1976). Thermoregulation of lizards and toads at high altitudes in Perú. *Copeia* 1976: 155-170.
- Pérez-Mellado, V. (1982). Datos sobre *Lacerta monticola* Boulenger, 1905 (Sauria: Lacertidae) en el Oeste del Sistema Central. *Doñana, Acta Vert.* 9: 107-129.
- , Bauwens, D., Gil, M., Guerrero, F., Lizana, M. y Ciudad, M. J. (1991). Diet composition and prey selection in the lizard *Lacerta monticola*. *Can. J. Zool.* 69: 1728-1735.
- , Gil, M. J., Guerrero, F., Pollo, C., Rodríguez-Merino, E., Marco, A. y Lizana, M. (1988). Uso del espacio y el tiempo en *Lacerta monticola* de la Sierra de Gredos. *Graellsia* 44: 65-80.
- Perry, G., Lampl, I., Lerner, A., Rothesnstein, D., Shani, E., Sivan, N. y Werner, Y. L. (1990). Foraging mode in lacertid lizards: variation and correlates. *Amphibia-Reptilia* 11: 373-384.
- Pianka, E. R. (1973). The structure of lizard communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 4: 53-74.
- (1986). *The ecology and natural history of desert lizards*. Princeton University Press, Princeton.
- , Huey, R. B., y Lawlor, L. R. (1979). Niche segregation in desert lizards. pp. 67-115. En: Horn, D. J., Stairs, G. R. y Mitchell, R. D. (eds.), *Analysis of ecological systems*. Ohio State University Press, Columbus.



## Referencias

---

- Pietruszka, R. D. (1986). Search tactics of desert lizards: how polarized are they?. **Anim. Behav.** 34: 1742-1758.
- Pond, C. M. (1981). Storage. pp. 190-219. En: Townsend, C. R., y Calow, P. (eds.), **Physiological ecology - an evolutionary approach to resource utilization.** Blackwell, Oxford.
- Pough, F. H. y Andrews, R. H. (1985 a). Energy costs of subduing and swallowing prey for a lizard. **Ecology** 66: 1525-1533.
- y ---- (1985 b). Use of anaerobic metabolism dy free-ranging lizards. **Physiol. Zool.** 58: 205-213.
- Pounds, J. A. (1988). Ecomorphology, locomotion, and microhabitat structure: patterns in a tropical mainland *Anolis* community. **Ecol. Monogr.** 58: 299-320.
- Punzo, C. M. (1982). Tail autotomy and running speed in the lizards *Cophosaurus texanus* and *Uma notata*. **J. Herpetol.** 16: 331-332.
- Rand, A. S. (1964). Inverse relationship between temperature and shyness in the lizard *Anolis lineatopus*. **Ecology** 45: 863-864.
- Rivas-Martínez, S., Fernández-González, F. y Sánchez-Mata, D. (1987). El Sistema Central: de la Sierra de Ayllón a Serra da Estrela. pp 419-451. En: Peinado-Lorca, M. y Rivas-Martínez, S. (eds.), **La Vegetación de España.** Universidad de Alcalá de Henares, Madrid.

## Referencias

---

- Robinson, M. D. y Cunningham, A. B. (1978). Comparative diet of two Namib desert sand lizards (Lacertidae). *Madoqua* 11: 41-53.
- Rose, B. (1981). Factors affecting activity in *Sceloporus virgatus*. *Ecology* 62: 706-716.
- (1982). Lizard home ranges: methodology and function. *J. Herpetol.* 16: 253-269.
- Ruby, D. E. (1981). Phenotypic correlates of male reproductive success in the lizard, *Sceloporus jarrovi*. pp. 96-107. En: Alexander, R. D. y Tinkle, D. W. (eds.), *Natural selection and social behavior: recent research and new theory*. Chiron Press, New York.
- Rummel, J. D. y Roughgarden, J. (1985). Effects of reduced perch-height separation on competition between two *Anolis* lizards. *Ecology* 66: 430-444.
- Salvador, A. (1984). *Lacerta monticola* Boulenger, 1905. Iberische Gebirgseidechse. pp. 276-289. En: Böhme, W. (ed.), *Håndbuch der Reptilien und Amphibien Europas* Vol. 2/1. Aula Verlag, Wiesbaden, Germany.
- Scheibe, J. (1987). Climate, competition, and the structure of temperate zone lizard communities. *Ecology* 68: 1424-1436.
- Schiotz, A. y Volsoe, H. (1959). The gliding flight of *Holaspis guentheri* Gray, a West-African Lacertid. *Copeia* 1959: 259-260.
- Schoener, T. W. (1971). Theory of feeding strategies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 2: 369-404.

## Referencias

---

- (1977). Competition and the niche. pp. 35-136. En: Gans, C. y Tinkle, D. W. (eds.), **Biology of the Reptilia**. Vol. 7. Ecology and Behavior A. Academic Press, New York.
- (1979). Inferring the properties of predation and other injury-producing agents from injury frequencies. **Ecology** 60: 1110-1115.
- (1983). Simple models of optimal feeding-territory size: a reconciliation. **Amer. Nat.** 121: 608-629.
- Seber, G. A. F. (1973). **The Estimation of Animal Abundance**. Griffin, London.
- Siegel, S. (1956). **Nonparametric Methods for the Behavioral Sciences**. McGraw-Hill, New York.
- Sih, A. (1980). Optimal behavior: can foragers balance two conflicting demands?. **Science** 210: 1041-1043.
- Simon, C. A. (1975). The influence of food abundance on territory size in the iguanid lizard *Sceloporus jarrovi*. **Ecology** 56: 993-998.
- y Middendorf, G. A. (1976). Resource partitioning in a lizard, temporal and microhabitat aspects. **Ecology** 57: 1317-1320.
- Smyth, M. (1974). Changes in the fat stores of the skinks *Mabuya boulengeri* and *Hemiergis peronii* (Lacertilia). **Australian J. Zool.** 22: 135-145.
- Snyder, R. C. (1949). Bipedal locomotion of the lizard *Basiliscus basiliscus*. **Copeia** 1949: 129-137.

## Referencias

---

- Sokal, R. R. y Rohlf, F. J. (1981). **Biometry**. W. H. Freeman, San Francisco.
- Stamps, J. A. (1977). Social behavior and spacing patterns in lizards. pp. 265-334. En: Gans, C. y Tinkle, D. W. (eds.), **Biology of the Reptilia**. Vol. 7. Ecology and Behavior A. Academic Press, London.
- (1983). Sexual selection, sexual dimorphism and territoriality. pp. 169-204. En: Huey, R. B., Pianka, E. R. y Schoener, T. W. (eds.), **Lizard ecology. Studies of a model organism**. Harvard University Press, Cambridge, Massachusset.
- (1984). Rank-dependent compromises between growth and predator protection in lizard dominance hierarchies. **Anim. Behav.** 32: 1101-1107.
- Stevenson, R. D. (1985). Body size and limits to the daily range of body temperature in terrestrial ectotherms. **Amer. Nat.** 125: 102-117.
- Thoen, C., Bauwens, D. y Verheyen, R. F. (1986). Chemoreceptive and behavioural responses of the common lizard *Lacerta vivipara* to snake chemical deposits. **Anim. Behav.** 34: 1805-1813.
- Tinkle, D. W. (1967). The life and demography of the side-blotched lizard, *Uta stansburiana*. **Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan** 132: 1-182.
- Toft, C. A. (1985). Resource partitioning in amphibians and reptiles. **Copeia** 1985: 1-21.

## Referencias

---

- Tollestrup, K. (1980). Sit-and-wait predators vs. active foragers: do they exist?. *Amer. Zool.* 20: 809.
- Turner, F. B., Medica, P. A., Jenrich, R. I. y Maza, B. G. (1982). Frequencies of broken tails among *Uta stansburiana* in southern Nevada and a test of the predation hypothesis. *Copeia* 1982: 835-840.
- Trivers, R. L. (1976). Sexual selection and resource-accruing abilities in *Anolis garmani*. *Evolution* 30: 253-269.
- Van Berkum, F. H. (1986). Evolutionary patterns of the thermal sensitivity of sprint speed in *Anolis* lizards. *Evolution* 40: 594-604.
- Van Damme, R., Bauwens, D., Castilla, A. M. y Verheyen, R. F. (1989). Altitudinal variation of the thermal biology and running performance in the lizard *Podarcis tiliguerta*. *Oecologia* 80: 516-524.
- , Bauwens, D., Vanderstighelen, D. y Verheyen, R. F. (1990 a). Responses of the lizard *Lacerta vivipara* to predator chemical cues: the effects of temperature. *Anim. Behav.* 40: 298-305.
- , Bauwens, D. y Verheyen, R. F. (1990 b). Evolutionary rigidity of thermal physiology: the case of the cool temperate lizard *Lacerta vivipara*. *Oikos* 57: 61-67.
- Vermeij, G. J. (1982). Unsuccessful predation and evolution. *Amer. Nat.* 120: 701-720.

## Referencias

---

- Vitt, L. J. (1981). Tail autotomy and regeneration in the tropical skink, *Mabuya heathi*. *J. Herpetol.* 15: 454-457.
- (1983). Tail loss in lizards: the significance of foraging and predator escape modes. *Herpetologica* 39: 151-162.
- y Ballinger, R. E. (1982). The adaptive significance of a complex caudal adaptation in the tropical gekkonid lizard, *Lygodactylus klugei*. *Can. J. Zool.* 60: 2582-2587.
- y Congdon, J. D. (1978). Body shape, reproductive effort, and relative clutch mass in lizards: resolution of a paradox. *Amer. Nat.* 112: 595-608.
- , Congdon, J. D. y Dickson, N. A. (1977). Adaptive strategies and energetics of tail autotomy in lizards. *Ecology* 58: 326-337.
- , Congdon, J. D., Platz, J. E. y Hulse, A. C. (1974). Territorial aggressive encounters and tail breaks in the lizard *Sceloporus magister*. *Copeia* 1974: 990-993.
- y Cooper, W. E. (1986). Tail loss, tail color and predator escape in *Eumeces* (Lacertilia: Scincidae): Age-specific differences in costs and benefits. *Can. J. Zool.* 64: 583-592.
- Waldschmidt, S. y Tracy, C. R. (1983). Interactions between a lizard and its thermal environment: implications for sprint performance and space utilization in the lizard *Uta stansburiana*. *Ecology* 64: 476-484.

## Referencias

---

- Werner, D. I. (1978). On the biology of *Tropidurus delanonis* Baur (Iguanidae). *Z. Tierpsychol.* 47: 337-395.
- Wiens, J. A. y Rotenberry, J. T. (1981). Habitat associations and community structure of birds in shrubsteppe environments. *Ecol. Monogr.* 51: 21-41.
- Willis, K., Threlkeld, S. T. y Carpenter, C. C. (1982). Tail loss patterns in *Thamnophis* (Reptilia: Colubridae) and the probable fate of injured individuals. *Copeia* 1982: 98-101.
- Zar, J.H. (1984). *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.
- Zucker, N. (1987). Behavior and movement patterns of the tree lizard *Urosaurus ornatus* (Sauria: Iguanidae) in semi-natural enclosures. *The Southwest. Natur.* 32: 321-333.