

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA ANIMAL I (ZOOLOGÍA)



X-53-392103-0

**FACTORES QUE AFECTAN A LA SUPERVIVENCIA DE
LOS JUVENILES DE LA LAGARTIJA COLILARGA
(*Psammodromus algirus*): MORFOLOGÍA, AGRESIVIDAD
Y USO DEL ESPACIO.**

TESIS DOCTORAL

EMILIO CIVANTOS CALZADA

Madrid, septiembre de 1999



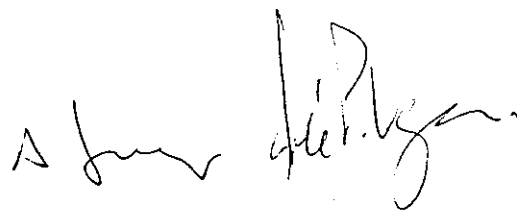
Memoria que presenta **Emilio Civantos Calzada**, para optar al Título de Doctor en Ciencias Biológicas. Dirigida por **Alfredo Salvador Milla** y **José Pablo Veiga Relea**, Doctores en Ciencias Biológicas por la Universidad Complutense de Madrid e Investigadores Científicos del Consejo Superior de Investigaciones Científicas, con destino en el departamento de Ecología Evolutiva del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid.

Firmado

Vº Bº

A handwritten signature in black ink, appearing to read 'E. Civantos', enclosed within a hand-drawn rectangular box.

El autor

Two handwritten signatures in black ink, one above the other, representing the directors.

Los directores

Madrid, septiembre de 1999.

INDICE

• Agradecimientos.	
• Introducción.....	1
• Objetivos e Hipótesis.....	4
• Especie de estudio.....	5
• Area de estudio.....	7
• Capítulo 1. Factores que afectan a la supervivencia invernal de los recién nacidos.	
- Resumen.....	8
- Introducción.....	8
- Material y Métodos.....	10
- Resultados.....	15
- Discusión.....	18
• Capítulo 2. Factores que afectan a la supervivencia hasta la edad adulta.	
- Resumen.....	21
- Introducción.....	22
- Material y Métodos.....	25
- Resultados.....	30
- Discusión.....	39
• Capítulo 3. Influencia de la fecha de eclosión sobre el tamaño corporal y el estatus social en la madurez.	
- Resumen.....	46
- Introducción.....	46
- Material y Métodos.....	49
- Resultados.....	51
- Discusión.....	55
• Capítulo 4. Influencia del tamaño corporal, previa residencia y valor del recurso en los conflictos entre juveniles.	
- Resumen.....	58
- Introducción.....	58
- Métodos Generales	60

- Exp 1. Influencia del tamaño corporal.....	62
Métodos.....	62
Resultados.....	63
- Exp. 2. Previa residencia y valor del recurso.....	64
Métodos.....	64
Resultados.....	65
- Discusión.....	68
• Capítulo 5. Comportamiento agresivo, tamaño del dominio vital y supervivencia.	
- Resumen.....	71
- Introducción.....	71
- Material y Métodos.....	74
- Resultados.....	78
- Discusión.....	80
• Capítulo 6. Efecto de la testosterona sobre la agresividad, actividad y crecimiento de los juveniles.	
- Resumen.....	83
- Introducción.....	83
- Material y Métodos.....	85
- Resultados.....	88
- Discusión.....	89
• Conclusiones.....	93
• Referencias.....	96

AGRADECIMIENTOS

A Alfredo Salvador y J. Pablo Veiga, directores de esta tesis, por la ayuda prestada con sus sugerencias, comentarios, la elaboración de datos y el trabajo de campo. Sin ellos esta tesis no hubiera sido posible.

A mis padres, por permitirme hacer siempre lo que quise, por creer que una tesis es más importante que ganar dinero y por mostrarme que, con conocimiento la vida es más dura, pero por lo menos es de verdad. Mi padre fue de gran ayuda con las correcciones ortográficas. Mis hermanos pusieron su granito de arena con sus bromas y preguntas.

A Encar, por todo y más. Por estar siempre ahí, por sus ánimos, por los viajes y por creer que todo este tiempo de “curro” ha merecido la pena, aunque el futuro económico sea incierto. Además, su ayuda en el campo, en la redacción y en la ortografía, han sido muy importantes para la finalización de esta tesis.

A los compañeros del departamento de Ecología Evolutiva, del Museo Nacional de Ciencias Naturales, por contestar siempre mis preguntas. José Martín, Pilar López y Luis Miguel Bautista, han leído y corregido muchos de mis manuscritos.

De abril de 1996 a diciembre de 1999, disfruto de una beca predoctoral del Ministerio de Educación y Cultura, que me ha permitido cierta soltura económica para poder realizar esta tesis.

Anders Forsman, Stanley Fox, Judy Stamps, Jean Clobert, Manuel Massot y otros revisores anónimos han contribuido a mejorar algunos de los capítulos de esta tesis, y a que parte de ella este publicada en revistas científicas.

El “Mangas”, “Morales” y “Txiki” me hicieron pensar muchas veces con nuestras discusiones sobre evolución (y sobre otros temas). Ojalá más gente, que no tiene nada que ver con la biología, tuviera tantos conocimientos de la Teoría de la Evolución. El “Bottle” y Arancha, me acompañaron en el campo algún que otro sábado. El “Economan” y el “Mangas” me resolvieron problemas de la informática. Ellos y el resto de colegas (no nombro a todos por si me olvido alguno) siempre han colaborado de alguna forma, unas veces con sus bromas, otras con sus interrogantes y sobre todo, por que me he divertido mucho con ellos.

La Estación Biológica de El Ventorrillo me proporcionó un lugar donde construir terrarios, y donde manipular a las lagartijas. Así como, buenas praderas y sombras donde leer y escuchar los pájaros. Con mis compañeros en El Ventorrillo: Rocío, Marta, Ramiro, Juancho, Pedro, Felix, Pilar, José y alguno más que pasó por allí, pase buenos y divertidos momentos después del duro trabajo de campo. Bernardino Torres "Nino" fue imprescindible con su técnica para la construcción de terrarios y por su conocimiento del terreno. También, nos animo muchas cenas con esas costillas con arroz, como él solo sabe hacer, con sus ensaladas de corujas y con sus tortillas de patata. Además, se pago mil y una cervezas y hace las barbacoas como nadie. Los perros del "Ventorro" (Linda, Curra, Yako) y mi gato y los de los vecinos me enseñaron mucho del comportamiento animal.

Los bares de Cercedilla: Cruz del Sur, Maya, Karaoke, Redil, Refugio y Casino, nos permitieron relajarnos con botellines y tapas (y algún que otro cubata), después de largas jornadas de campo. También en Navacerrada y en el puerto de Navacerrada nos tomamos algún que otro botellín, así como suculentas comidas que no facilitaron el trabajo al sol. La residencia del BCH nos proporcionó refrigerio en calurosos mediodías de los meses de verano.

Agradecer también, los momentos de relax y diversión pasados en Madrid, en lugares como el Skiny, Skun, Las Vegas, Orfran, Tio Vinagre, Grandola, Melos, la super terraza de Lino y Pepa, etc..., así como la ayuda prestada para pensar y relajarse de "maryjean", "DukeNuken" y el "Fifa99".

También, tuve cierta dificultad para convencer a algún burócrata de que mi pequeña contribución a la ciencia se podía considerar prestación social y que no hacía falta que alguna institución u organización me empleara como mano de obra barata para su propio lucro. Curiosamente, la tele-basura, el fútbol, los toros y Rappel no me estimularon científicamente, pero me enseñaron la estupidez que provoca la ignorancia. Por el contrario, Sagan me confirmó que no interesa invertir en ciencia por que cuanto más se conoce la verdad, más difícil es manejar el rebaño.

Por último, agradecer la paciencia de todos esos juveniles de lagartijas que me han aguantado durante estos años.

INTRODUCCIÓN

INTRODUCCIÓN

La teoría de las historias vitales (“life histories”) trata de establecer la distribución de los principales eventos que se dan en la vida de los individuos. Sucintamente, se basa en la idea de que esta distribución temporal de los eventos que tienen lugar a lo largo de la vida afecta a la contribución genética que un individuo deja a la siguiente generación; esta contribución representa el “fitness” evolutivo de ese individuo (Daan y Tinberger, 1997). Las lagartijas son organismos adecuados para los estudios de las historias vitales, por las variaciones morfológicas y comportamentales que exhiben, y por la relativa facilidad con la que las historias vitales pueden ser cuantificadas (Ballinger, 1983). En particular, son razonablemente fáciles de medir las probabilidades de supervivencia de cada edad específica y las características reproductoras de muchas lagartijas en su entorno natural. En general, las lagartijas tienen períodos pre-reproductores razonablemente cortos, a menudo caracterizados por una elevada mortalidad, seguido de un período reproductor variable en longitud y sin ningún o un corto período post-reproductor. Las lagartijas no exhiben importantes cambios morfológicos post-embrionales y crecen continuamente, aunque en una tasa decreciente, a lo largo de su vida (Ballinger, 1983).

Hay tanto evidencias teóricas como experimentales que dicen que la tasa de mortalidad de adultos y juveniles es uno de los principales determinantes de la dinámica de las poblaciones y de la evolución de las historias vitales (p.ej., Charlesworth, 1980; Jayne y Bennett, 1990; Laurie y Brown, 1990; Roff, 1992; Janzen, 1993). Además, la supervivencia diferencial de los individuos en edad pre-reproductora puede ser un determinante importante de la variación en el éxito reproductor a lo largo de la vida (Clutton-Brock, 1988) y características del individuo que influyen en la supervivencia, es muy probable que estén bajo una fuerte selección. Por lo tanto, son necesarias estimaciones de supervivencia para

diferenciar entre las diferentes hipótesis relacionadas con la naturaleza de las fuerzas selectivas que conducen a la evolución de las historias vitales (p.ej., Stearns, 1977; Charlesworth, 1980; Gibbs y Grant, 1987; Jayne y Bennett, 1990; Sinervo y Huey, 1990).

En el periodo pre-reproductivo, tanto variables morfológicas como comportamentales y del uso del espacio pueden influir en la supervivencia de los individuos hasta la edad reproductora. Únicamente aquellos individuos que viven hasta la madurez reproductora pueden contribuir a la descendencia de la segunda generación. Consecuentemente, es probable que las características que influyen en la supervivencia de los juveniles, estén bajo fuerte selección. Estas características biológicas, son resultado de respuestas a factores tanto genéticos como no genéticos (ambientales).

Entre las características que afectan a la probabilidad de alcanzar la edad adulta se encuentran las variables fenotípicas, algunas resultado de factores genéticos y maternos, y otras seleccionadas por las presiones ambientales con las que se encuentran los individuos durante su ontogenia. La forma particular en que la mortalidad difiere según la fecha de eclosión, el tamaño, la condición corporal, el sexo y la tasa de crecimiento puede tener importantes consecuencias para la estructura y dinámica de las poblaciones (Bacon, 1982; Smith y Sibly, 1985; Forsman, 1993). Por ejemplo, estudios del efecto del tamaño corporal sobre la supervivencia de los individuos juveniles de los iguánidos, han demostrado que los individuos más grandes tienen una mayor supervivencia que los individuos más pequeños (p.ej., Ferguson y Fox, 1984; Ferguson et al., 1982).

La supervivencia diferencial que se da entre los individuos que se encuentran en una edad pre-reproductiva puede ser resultado no sólo de las características morfológicas de los individuos, sino también de diferencias en el comportamiento y uso del espacio. Es, sobre todo, en aquellas especies que tienen un comportamiento territorial, tanto durante la edad

juvenil como adulta, donde la agresividad y el comportamiento territorial, así como el uso del espacio, pueden influir en la probabilidad de supervivencia. En las lagartijas, como en otros taxones territoriales, las ventajas de tener un comportamiento territorial incluyen acceso a recursos limitados como el alimento o refugios anti-depredadores, así como un aumento del potencial de emparejarse (Stamps, 1977). En consecuencia, la supervivencia (Fox, 1978) y el éxito reproductivo (Ruby, 1981) están ligados a la conducta territorial. Sin embargo, se sabe poco acerca de los patrones de adquisición de un territorio y qué efecto tiene su posesión sobre el éxito de los juveniles. Los animales dominantes aseguran un territorio excluyendo a los subordinados de un hábitat óptimo (Krebs, 1971; King, 1973). Esta asunción constituye la base para argumentar que el grado de agresividad individual o la dominancia pueden ser importantes en determinar el tamaño y calidad del dominio vital que una lagartija puede asegurarse. Algunos dominios vitales contienen microhábitats que pueden proporcionar mejores refugios frente a depredadores o proporcionar más y mayor calidad de alimento (Martín y Salvador, 1992; Martín y López, 1998), y así, el uso del microhábitat puede tener un efecto directo sobre la supervivencia (Tracy, 1982). Por ejemplo, Fox (1978) demostró que los dominios vitales de los juveniles supervivientes de *Uta stansburiana* tenían microhábitats más diversos y con más acceso a comida y refugios, comparados con los de los no supervivientes. Sin embargo, el tamaño y calidad del dominio vital pueden estar asociados con la calidad fenotípica del individuo. Por ejemplo, el tamaño corporal y los factores sociales, tales como la agresividad, la habilidad de lucha y la dominancia relativa, influyen en el tamaño del dominio vital y en el uso del microhábitat en los saurios (Stamps, 1977b; Rose, 1982; Schoener y Schoener, 1982). Recíprocamente, propiedades del dominio vital como la abundancia de comida y lugares para solearse pueden influir en la calidad fenotípica, y también en la supervivencia.

OBJETIVOS E HIPÓTESIS

La presente tesis se enmarca dentro del contexto comentado. Con ella se quiere investigar que consecuencias tienen sobre la supervivencia hasta la edad reproductora la talla, el comportamiento territorial, la agresividad y el uso del espacio de los individuos juveniles de la Lagartija colilarga (*Psammodromus algirus*), un lacértido de tamaño mediano que se encuentra en gran variedad de hábitats de la Península Ibérica (Bohme, 1981). Para ello, se ha abordado un estudio observacional en el campo en el que se ha seguido a una cohorte de individuos desde su nacimiento hasta la adquisición de la madurez. Mediante técnicas de capturas, marcaje y recapturas, se ha estimado la tasa de mortalidad en cada fase de su desarrollo.

Simultáneamente, se han utilizado métodos experimentales en el campo y en terrarios, para analizar el papel que desempeña en la supervivencia factores tales como la talla y el comportamiento agresivo.

A continuación se detallan los objetivos concretos que se pretende estudiar y las hipótesis planteadas para cada uno de ellos:

-Efecto de la fecha de eclosión y la morfología en la supervivencia: Se quiere examinar cuales son las tasas de supervivencia desde el nacimiento hasta la edad adulta por medio de capturas y recapturas de una misma cohorte de individuos capturados por primera vez como recién nacidos. Por medio de este método se puede examinar como influyen las diferentes variables morfológicas, así como la fecha de eclosión, en la probabilidad de supervivencia en los diferentes periodos de actividad por los que pasan los individuos juveniles hasta que alcanzan la edad adulta. La hipótesis de partida es que aquellos individuos que nacieron antes y poseen un mayor

tamaño corporal tienen una mayor probabilidad de supervivencia y alcanzan una mejor posición social como adultos.

-Factores morfológicos y comportamentales que afectan a la adquisición de un dominio vital: Se quiere examinar por medio de experimentos qué determina el éxito en los conflictos entre juveniles, así como qué ventajas tiene la agresividad sobre el tamaño y calidad del dominio vital. La hipótesis de partida es que aquellos individuos más agresivos y de mayor talla ganan los conflictos intra específicos y adquieren dominios vitales de mayor tamaño y mejor calidad.

-Efecto del tamaño y calidad del dominio vital en la supervivencia: Se quiere examinar como influye en la probabilidad de supervivencia el tamaño y calidad (diversidad de microhábitats) del dominio vital. La hipótesis de partida es que dominios vitales grandes y con mayor complejidad de microhábitats influyen positivamente sobre las probabilidades de supervivencia.

ESPECIE DE ESTUDIO

La Lagartija Colilarga, *Psammmodromus algirus* (Linnaeus, 1758), es un lacértido de tamaño mediano. La longitud cabeza - cuerpo alcanza en la Sierra de Guadarrama los 91 mm en los machos y 93 mm en las hembras (Salvador, en Perez-Mellado, 1998). La cola puede alcanzar los 230 mm (Carretero y Llorente, 1993; Castroviejo y Salvador, 1970). En la Sierra de Guadarrama la longitud cabeza-cuerpo de los recién nacidos varía entre 24 - 29 mm. Los individuos alcanzan la madurez sexual en su segunda primavera cuando su longitud cabeza-cuerpo está entre los 65 - 70 mm (Civantos, datos inéditos). El dorso y los costados muestran un color pardo uniforme de tonalidad variable. Aparecen dos líneas dorso laterales de tonos crema amarillento a blanco, nítidas en los dos sexos y que pueden desaparecer en los machos

mayores. Las partes inferiores de la cola, especialmente en su mitad anterior son de tonos anaranjados suaves; sobre todo, en los individuos subadultos y juveniles.

Esta especie se halla presente en el sur de Europa y Africa septentrional (Böhme, 1981), desde el norte y centro de Marruecos hasta el norte de Túnez y Argelia. En Francia penetra por la costa mediterránea hasta la cuenca del Ródano (Bons, 1989). También se distribuye por la mayor parte de la Península Ibérica, a excepción de la mitad septentrional de Galicia y el norte de Cantabria y el País Vasco. Ocupa zonas con una cobertura arbustiva densa (Mellado, 1980), mostrando una clara preferencia por los sustratos de hojarasca. Dentro de las comunidades de saurios mediterráneos, es la especie que emplea de modo más intenso la dimensión vertical del microhábitat (Mellado, 1980). Se encuentra desde el nivel del mar hasta los 2400 m en las sierras meridionales (Barbadillo, 1987).

En la Sierra de Guadarrama, *P. algirus* hiberna desde finales de octubre hasta principios de marzo. Justo despues de emerger de la invernada, comienza el periodo de reproducción, en el que los machos defienden territorios y luchan contra otros machos por el acceso a las hembras (Salvador et al., 1995). También los individuos juveniles y subadultos defienden activamente territorios contra intrusos de su misma clase de edad (Civantos, datos inéditos). Los machos adultos de mayor talla, presentan durante el periodo de celo una intensa coloración roja, anaranjada o amarillenta en la cabeza, la cual, se extiende de forma variable por los lados de la misma. En la Sierra de Guadarrama, las hembras producen una única puesta por año. La duración de la vitelogénesis es de aproximadamente 6 - 8 semanas; la incubación dura de 35 a 50 días, el tamaño de puesta varía entre 2 -11 huevos y las eclosiones se producen entre mediados de agosto y principios de octubre (para más información sobre la especie consultar Perez-Mellado, 1998).

AREA DE ESTUDIO

El trabajo de campo de la presente tesis se desarrolló en un “melojar” perteneciente al término municipal de Navacerrada (40° 44' N, 4° 00' W, altitud = 1300 m), en el área de la Sierra de Guadarrama (provincia de Madrid). La parcela de estudio utilizada para el trabajo de capturas y recapturas, el observacional y parte del experimental, se delimitó dentro de este bosque durante marzo de 1996. El tamaño máximo utilizado en función del tipo de estudio fue de 1.5 ha y el mínimo fue de 900 m². La parcela de estudio se delimitó mediante marcas dispuestas cada 10 m.

La vegetación del área de estudio está caracterizada por árboles de roble melojo (*Quercus pyrenaica*), con rebrotes de la misma especie que forman parches arbustivos bajos, con abundante hojarasca bajo los mismos. También se encuentran, pero de manera dispersa, grupos de arbustos grandes y perennes de jara estepa (*Cistus laurifolius*). Dentro del bosque se pueden encontrar, menos frecuentemente, una gran variedad de arbustos entre los que cabe destacar la rosa silvestre (*Rosa sp.*), zarzas (*Rubus sp.*) y majuelos (*Crataegus monogyna*). Presentes en el bosque, de manera dispersa, hay grandes parches de rocas graníticas, así como zonas con poca cubierta de vegetación en la que abundan los matorrales de lavanda (*Lavandula stoechas*) y manzanilla (*Santolina rosmarinifolia*). Los depredadores potenciales de *P. algirus* que se encuentran en el área de estudio son: el lagarto ocelado (*Lacerta lepida*), la culebra bastarda (*Malpolon monspessulanus*) y la culebra lisa meridional (*Coronella girondica*), aves, como el arrendajo (*Garrulus glandarius*), el cernícalo vulgar (*Falco tinnunculus*), el cuervo (*Corvus corax*) y pequeños mamíferos. A estos depredadores potenciales habría que añadir, para los individuos recién nacidos y juveniles de la especie, la depredación observada por parte de los adultos (Civantos, datos inéditos).

CAPÍTULO 1:
FACTORES QUE AFECTAN A LA SUPERVIVENCIA
INVERNAL DE LOS RECIÉN NACIDOS.

Capítulo 1

FACTORES QUE AFECTAN A LA SUPERVIVENCIA INVERNAL DE LOS RECIÉN NACIDOS.

RESUMEN

Para examinar los factores relacionados con la supervivencia invernal de los recién nacidos de *Psammmodromus algirus*, se realizó un estudio de captura-marcaje y recaptura de una cohorte de recién nacidos. En este capítulo, se examina el efecto del tamaño corporal, la estructura de la vegetación del dominio vital, la condición de la cola, el sexo y la fecha de eclosión estimada, sobre la supervivencia desde el otoño hasta la primavera de los recién nacidos. Los resultados de un análisis de regresión logística demostraron que la mayor probabilidad de supervivencia estuvo asociada con un mayor tamaño corporal, alto grado de cobertura, y una fecha temprana de eclosión. La condición de la cola y el sexo no estuvieron asociadas con la supervivencia invernal.

INTRODUCCIÓN

En la mayoría de los reptiles que habitan las zonas templadas, los nacimientos se producen con más frecuencia durante el final del verano y el otoño, poco tiempo antes de que los individuos entren en hibernación (Tinkle, 1962; Wharton, 1966; Gibbons, 1972). Esto significa que los recién nacidos tienen un período relativamente corto para alimentarse antes de iniciar la hibernación y, por lo tanto, deben sobrevivir a ésta con las reservas energéticas que han adquirido durante este período. La información de que se dispone acerca de la mortalidad en el campo de los individuos recién nacidos es muy escasa (Wilbur y Morin, 1988; Turner, 1977), lo que se debe, principalmente, al pequeño

tamaño de los animales más jóvenes, que, simplemente, los hace más difícil de encontrar y capturar que a los adultos (Werner y Gilliam, 1984). Algunos estudios han examinado el efecto del tamaño corporal sobre la supervivencia invernal de los lacértidos y son varios los estudios que han demostrado que los individuos más grandes tienen más ventajas respecto a la supervivencia que los individuos más pequeños (Fox 1975, 1978; Ferguson et al. , 1982). Además del tamaño de cuerpo, otros factores que pueden afectar a la supervivencia invernal son las características del microhábitat que poseen los dominios vitales de los individuos juveniles. Fox (1978) demostró que los dominios vitales de los juveniles supervivientes del iguánido *Uta stansburiana* tenían microhábitats más diversos que los individuos no supervivientes, sugiriendo que los supervivientes tenían acceso a mejor calidad de comida, así como a refugios más seguros que los no supervivientes.

Otro factor que puede afectar a la supervivencia invernal es la pérdida de la cola. La pérdida de la cola antes de entrar en hibernación puede reducir las probabilidades de sobrevivir hasta la primavera (Arnold, 1984). Bauwens (1981) observó en los recién nacidos de la lagartija de turbera (*Lacerta vivipara*) una proporción significativamente baja de individuos que tenían la cola rota y que habían sobrevivido al invierno, sugiriendo que aquellos individuos tenían reducidas las reservas de grasa que utilizaban durante la hibernación. La pérdida de la cola también puede limitar la captura de presas de alta calidad (Martín y Salvador, 1993b) y puede por tanto afectar a la calidad y cantidad de las reservas energéticas.

La dispersión, tanto antes como después de la hibernación, también puede influir en la supervivencia. La dispersión puede tener efectos positivos sobre la supervivencia cuando los lugares potenciales de destino son mejores que los sitios de origen (Horn, 1983; Stenseth and Lidicker, 1992). También la dispersión puede reducir la competencia

intraespecífica (Morris, 1982; Anderson, 1989) y evitar la endogamia (Dobson y Jones, 1985; Blouin y Blouin, 1988; Johnson y Gaines, 1990). Pero la dispersión puede tener costes, como, por ejemplo, que los requerimientos energéticos sean mayores y haya mayor riesgo de depredación durante los desplazamientos (Stenseth, 1983; Shields, 1987). Además, los lugares finales de asentamiento pueden ser de peor calidad que los lugares natales (Stenseth, 1983), y esto puede generar costes relacionados con la pérdida de familiaridad con el nuevo entorno, y quizás, con el nuevo entorno social (Shields, 1987; Anderson, 1989; Pärt, 1990).

En este capítulo se examinan los efectos de la talla, la estructura de la vegetación del dominio vital, la condición de la cola, el sexo y la dispersión sobre la supervivencia invernal de los recién nacidos de *Psammmodromus algirus*.

MATERIAL Y MÉTODOS

El estudio se realizó durante 1996 en el área de 1.5 ha situada en el bosque de roble melojo (*Quercus pyrenaica*) cercano a Navacerrada (Madrid). Entre el 15 de julio y el 15 de octubre, se visitó el área de estudio cada día, y se buscaron los recién nacidos entre las 0930 y 1330 h. Los recién nacidos fueron capturados a mano y se anotaba en un mapa del área de estudio el punto donde el individuo fue visto por primera vez. Los individuos capturados fueron marcados mediante corte de dedos para su identificación permanente y luego fueron llevados a la estación biológica de "El Ventorrillo", donde eran pesados, con una precisión de 0.01g, mediante una balanza electrónica. La longitud cabeza-cuerpo (LCC) se midió con una precisión de 0.5 mm por medio de una regla. También, se anotó la condición de la cola (si estaba entera o rota). Para determinar el sexo de los recién nacidos, se anotó el número de poros femorales, el número de escamas ventrales y el número de

ocelos laterales en el lado derecho. Con estas variables se realizó un análisis discriminante (ver a continuación). Las escamas ventrales (a partir de la segunda línea en dirección longitudinal) se contaron con la utilización de una lupa de 10 aumentos. Las escamas se empezaban a contar desde la línea perpendicular que hay entre los dos hombros hasta la escama que precede a la inserción de las patas posteriores. Algunos individuos ($n = 39$) fueron recapturados antes de entrar en hibernación para tomarles otra vez las medidas morfométricas. Para estos individuos recapturados, se calculó la tasa de crecimiento entre la primera captura y la recaptura, y también se anotó la distancia que habían recorrido durante este tiempo entre ambos puntos de captura. Para estimar la fecha de eclosión de todos los individuos capturados, se utilizó la diferencia en milímetros entre la talla en la primera captura y la talla media al nacer de esta especie (ver Bauwens y Díaz-Uriarte, 1997), la cual se dividió por la tasa de crecimiento media, anteriormente calculada (0.12 mm/ día). Con esto se obtuvo un determinado número de días que fueron substraídos al día de captura.

Para examinar como influían las características del microhábitat sobre la supervivencia de los recién nacidos, se midió el microhábitat asociado con el punto donde los individuos fueron vistos por primera vez. Para cuantificar la estructura del microhábitat, se tomaron 4 transectos de 5 metros cada uno, uno por cada dirección de los 4 puntos cardinales, partiendo desde el punto donde había sido visto el individuo. Para ello se usó un listón calibrado sostenido verticalmente, y a intervalos de un metro, se anotaron los contactos del palo con cada tipo de sustrato (hojarasca, hierba, arena y roca) al nivel del suelo. Las rocas fueron categorizadas según su tamaño como: < 25 cm, entre 25 - 50 cm, y > 50 cm de diámetro. Usando el mismo procedimiento, con el listón sostenido verticalmente, se anotaron los contactos de la vegetación a 5, 10, 25, 50, y 100 cm de

altura. Este procedimiento proporcionó 20 puntos de muestreo por observación, que permitieron calcular el valor de 11 variables de microhábitat: el número de contactos con cada categoría de substrato, y con cada altura de la vegetación (Noon, 1981; Scheibe, 1987). Se utilizó un análisis de componentes principales (ACP) para reducir las 11 variables de microhábitat a un número más pequeño de componentes independientes. Únicamente se utilizaron los factores que explicaban más del 10% de la varianza y la solución inicial factorial fue rotada por el procedimiento Varimax (Nie et al., 1975). Usando este procedimiento, se muestreó un área que era muy similar al tamaño medio del dominio vital de un individuo (Civantos, obs. pers.).

Entre el 24 de febrero y el 29 de abril de 1997, el área de estudio fue visitada cada día para buscar y capturar a los individuos que habían sobrevivido al invierno. Los individuos recapturados eran procesados de la misma manera que los recién nacidos, y luego eran soltados durante el mismo día y en el mismo sitio de captura. También, se anotó el punto donde el individuo recapturado fue visto por primera vez. Para buscar a los individuos que podían haber migrado y abandonado el área de estudio, se exploró un día a la semana (de agosto a octubre de 1996 y de febrero a marzo de 1997) una banda de 20 metros de anchura que circundaba todo el área de estudio. Además, en un área contigua a la de estudio, se buscó intensivamente durante 1997 a los individuos que pudieran haberse movido entre 20 y 90 metros desde el borde del área de estudio. También, hasta mediados de septiembre de 1997, se visitó a intervalos irregulares el área de estudio y se recapturó algún individuo marcado que no había sido recapturado previamente. Las cortas distancias movidas entre recapturas, el bajo número de recapturas obtenidas en la banda de 20 m y el que no hubiera recapturas en el área contigua de 110 metros, indican que los individuos no recapturados no sobrevivieron al invierno. Para estimar la probabilidad de recaptura, se

analizaron los datos con un modelo probabilístico para el análisis de capturas y recapturas (Lebreton et al., 1992).

Como no se podía sexar a los recién nacidos, ni a los individuos recapturados durante la primavera, por un único carácter externo, se utilizó para este fin una combinación de caracteres. Para obtener la combinación de caracteres que permitiera conocer el sexo de los individuos recién nacidos, se utilizó un procedimiento que asigna el sexo a partir de las diferencias entre machos y hembras en el número de escamas ventrales (Bauwens y Thoen, 1982; Lecomte et al., 1992). Para usar este método lo primero es demostrar que el número de escamas ventrales no varía durante el crecimiento. En este método también se usó el número de poros femorales y el número de ocelos laterales, caracteres que varían entre machos y hembras de los adultos de *P. algirus* (Mellado y Martínez, 1974).

Durante mayo de 1997, se capturó una muestra de individuos juveniles grandes (LCC > 45 mm, n = 104) y se identificó el sexo al que pertenecían por el tamaño más grande de los poros femorales de los machos. A estos individuos se les contó el número de escamas ventrales, el de poros femorales y el de ocelos laterales. Estas variables mostraban alta repetibilidad entre los individuos recién nacidos en 1996 y luego recapturados en 1997 (escamas ventrales: $R = 0.8$, $F_{1,44} = 81.11$, $P < 0.001$; poros femorales: $R = 0.74$, $F_{1,43} = 54.94$, $P < 0.001$; ocelos laterales: $R = 0.62$, $F_{1,43} = 26.97$, $P < 0.001$). Para encontrar una función que permitiera discriminar el sexo en los juveniles grandes capturados en 1997, se usó un análisis discriminante por pasos, y la función obtenida, se aplicó a los recién nacidos de 1996. El número de poros femorales, escamas ventrales y el número de ocelos laterales fue logarítmicamente transformado antes de realizar los análisis estadísticos. La función discriminante incluía, por este orden, las siguientes variables: número de escamas

ventrales, número de poros femorales y número de ocelos laterales. Los coeficientes no estandarizados de la función discriminante fueron: log. escamas ventrales (47.43), log. ocelos laterales (-2.75), log. poros femorales (-16.27) y la constante (-46.27). La función discriminante obtenida ($\chi^2_{(3)} = 121.223, P < 0.001$) asignaba el sexo correctamente al 92 % de la muestra de juveniles capturados en 1997.

Para examinar los factores relacionados con la supervivencia de los recién nacidos hasta la primavera, se utilizaron modelos de regresión logística, con la supervivencia como variable dependiente, sobre varias variables independientes de los individuos capturados en 1996. Se utilizó un procedimiento basado en "likelihood ratio". Este procedimiento proporciona un estadístico de "likelihood ratio" como un indicador de ajuste del modelo a los datos, un estimador de máxima verosimilitud (β , un coeficiente de la pendiente, que representa un cambio en la escala "logit" para un cambio de una unidad en la variable independiente) y el error estándar de los parámetros independientes. Para estimar la significación de las variables independientes, se calculó la diferencia en "desvianza" para el modelo con y sin la variable independiente de interés. Luego se comparaba este valor (G) con la distribución Chi-cuadrado para verificar la hipótesis de que la omisión en el modelo de una determinada variable decrecía significativamente el apoyo al modelo (Hosmer y Lemeshow, 1989).

La supervivencia se codificó como 1 (individuos que fueron recapturados en 1997) ó 2 (no recapturados en 1997). Se realizó un primer análisis con la muestra de individuos recapturados en 1996. Las variables independientes en este análisis fueron la tasa de crecimiento y la distancia movida durante 1996. En un segundo análisis, se empezó con un modelo saturado que contenía las siguientes variables independientes: 1- LCC, fecha estimada de eclosión, 2- los valores del primer factor (PC1) del ACP de las variables de

microhábitat, 3- el sexo, como se había estimado a partir del análisis discriminante, y 4- la condición de la cola (intacta o rota). La interacción entre LCC y el primer factor del ACP también fue incluido en el modelo. En un segundo paso, se redujo el número de variables explicatorias introducidas en el modelo, en un intento de encontrar un modelo más parsimonioso que proporcionase una mejor representación de los datos.

RESULTADOS

Entre el 17 de agosto y el 7 de octubre de 1996 se capturaron 137 recién nacidos. El rango de la LCC era 24.5 - 33 mm y del peso 0.26 - 0.94 g. De estos individuos, 113 tenían la cola intacta [longitud de la cola (± 1 SE) = 55.2 ± 0.5 mm], y 24 tenían la cola rota (longitud de la cola = 28.5 ± 3.2 mm). Durante agosto y octubre de 1996, la LCC en la primera captura se correlacionaba significativamente con la tasa de crecimiento (Correlación de Spearman, $r_s = 0.37$, $P = 0.019$). Si asumimos que la tasa de crecimiento fue constante durante este período, esto sugiere que las diferencias en talla entre los individuos de la primera captura pueden reflejar una variabilidad en su fecha de eclosión.

Entre el 24 de febrero y el 29 de abril de 1997, se recapturaron 69 individuos, 67 en el área de estudio y 2 individuos más en la banda periférica de 20 metros. Siete individuos más fueron recapturados dentro del área de estudio entre mayo y agosto de 1997. Se recapturó un total del 55 % de la muestra inicial. La tabla 1 muestra las variables morfométricas en la primera captura (1996), de las lagartijas que sobrevivieron o no hasta la primavera de 1997. La probabilidad de recaptura estimada (± 1 SD) fue de 0.84 ± 0.55 (95 % intervalo de confianza = 0.70 - 0.92).

Tabla 1. Características morfométricas de los recién nacidos.

	Supervivientes		No supervivientes	
	X \pm 1 SE	rango	X \pm 1 SE	rango
Peso(g)	0.55 \pm 0.01	0.33 - 0.94	0.51 \pm 0.02	0.26 - 0.85
LCC(mm)	28.4 \pm 0.19	24.5 - 33	27.7 \pm 0.23	24.5 - 32.5
Longitud de la cola(mm)	51.3 \pm 1.54	6.5 - 68.5	49.6 \pm 1.61	7 - 65
n	76		61	

La distancia media (\pm 1 SE) entre los puntos de captura y recaptura dentro de 1996 fue 14.8 ± 2.99 m ($n = 39$) y entre el punto de la primera captura en 1996 y el punto de recaptura en 1997 fue 11.5 ± 1.50 m ($n = 64$). No hubo diferencias entre la distancia recorrida durante 1996 y la distancia recorrida entre años (test de Wilcoxon, $Z = -0.564$, $P = 0.57$).

Cuando se aplicó la función discriminante del sexo a la muestra de individuos recién nacidos, 62 fueron clasificados como hembras y 72 como machos (no se pudo contar los poros femorales a tres individuos). No hubo diferencias significativas entre machos y hembras en la LCC y peso (ANOVA bifactorial $F_{1,130} = 0.12$, $P = 0.73$; $F_{1,130} = 2$, $P = 0.16$, respectivamente). La interacción entre sexo y supervivencia no fue significativa para la LCC ($F_{1,130} = 1.48$, $P = 0.22$), ni tampoco para el peso ($F_{1,130} = 2.66$,

$P = 0.1$). Usando la misma función discriminante sobre los individuos recapturados en 1997, 43 fueron clasificados como machos y 33 como hembras.

Del ACP de las variables de microhábitat, se extrajeron 4 factores que juntos explicaban el 65.5% de la varianza. El primer factor (PC1) explicaba el 27.8 % de la varianza, y describía un gradiente de cobertura desde suelo desnudo y parches abiertos de hierba a densos arbustos bajos de roble melojo con abundante hojarasca. El segundo factor describía un incremento en vegetación herbácea de 5-10 cm de altura, mientras el tercer factor describía un incremento en vegetación herbácea y el cuarto factor una variación en el número de rocas pequeñas. La correlación entre el PC1 y la LCC no fue significativa (Correlación de Spearman, $r_s = 0.1$, $P = 0.14$), pero hubo una correlación significativa entre tasa de crecimiento y el PC1 ($r_s = 0.39$, $P = 0.012$).

Los resultados del primer análisis de regresión logística demostraron que la tasa de crecimiento y la distancia recorrida durante 1996 no tenían un efecto significativo sobre la probabilidad de supervivencia al invierno (tasa de crecimiento, $P = 0.83$; distancia recorrida, $P = 0.25$) en el modelo que incluía estas variables. Los resultados del segundo análisis de regresión logística se presentan en la tabla 2. El modelo final del análisis de regresión logística demostró que la LCC, PC1, LCC*PC1 y la fecha estimada de eclosión, tuvieron un efecto significativo sobre la probabilidad de supervivencia, mientras que el sexo y la condición de la cola no tuvieron un efecto significativo en la probabilidad de supervivencia ($G = 0.94$, $df = 1$, $P = 0.33$ y $G = 2.09$, $df = 1$, $P = 0.14$). Así que, los resultados demuestran que la probabilidad de supervivencia estuvo asociada con talla grande, alto grado de cobertura, y fecha más temprana o más tardía de eclosión. También hubo un efecto significativo de la interacción entre LCC y el PC1 (tabla 2). Por ello se realizaron dos análisis separados del efecto del PC1 sobre la supervivencia, uno sobre los

datos de individuos con una LCC menor que la media y otro sobre los individuos con LCC mayor que la media. Entre los recién nacidos más pequeños, la supervivencia aumentaba con el incremento del PC1, pero la relación no fue significativa ($\beta = 0.51 \pm 0.34$, $G = 2.34$, $P = 0.13$). Sin embargo, entre los recién nacidos más grandes, la relación entre el PC1 y la supervivencia fue negativa aunque no significativa ($\beta = -0.16 \pm 0.33$, $G = 0.25$, $P = 0.6$).

Tabla 2. Resultados del análisis de regresión logística de la supervivencia sobre la longitud cabeza-cuerpo (LCC), fecha de eclosión, y PC1 (primer factor del ACP) en los *P. algirus* que nacieron en 1996. β = estimador de máxima verosimilitud con el error estandar asociado (SE).

variables	G	df	β	SE	P
LCC	6.7	1	0.75	0.3	0.0097
PC1	5.2	1	8.37	3.37	0.021
LCC*PC1	5.2	1	-0.29	0.13	0.021
FECHA DE ECLOSIÓN	2.9	1	-0.08	0.04	0.08

DISCUSIÓN

Los resultados demuestran que la talla es el factor más importante entre los que afectan a la supervivencia invernal de los recién nacidos de *P. algirus*: a mayor LCC, mayor probabilidad de supervivencia. Esto está de acuerdo con la hipótesis de que una mayor talla corporal confiere un mayor "fitness" a los recién nacidos en reptiles (Wilbur y Morin, 1988; Ferguson y Fox, 1984). Los resultados del análisis de regresión logística

también demostraron que la fecha estimada de eclosión influía en la supervivencia. Como hay un intervalo de un mes entre los nacimientos más tempranos y los más tardíos, es probable que aquellos recién nacidos que eclosionan antes puedan crecer hasta alcanzar un mayor tamaño antes de hibernar que los que eclosionan más tarde. De acuerdo con esto, Bauwens y Verheyen (1987) demostraron que aquellos juveniles de *Lacerta vivipara* que nacían antes, alcanzaban el tamaño más grande al final de la estación de actividad. Los individuos más grandes pueden tener una menor mortalidad porque tienen una mayor resistencia a la falta de alimento (Ferguson y Fox, 1984; Laurie y Brown, 1990), y también porque pueden ser menos susceptibles a la depredación, bien porque son más difíciles de capturar y manipular (Packard y Packard, 1988), bien porque tienen más reservas energéticas para resistir durante el aletargamiento invernal y los primeros días de la emergencia tras el invierno.

El segundo resultado de este capítulo es la asociación de los supervivientes con una mayor cobertura vegetal de arbustos bajos de melojo que los no supervivientes. Fox (1978) demostró que los dominios vitales de los individuos supervivientes de los juveniles de *Uta stansburiana* contenían una significativa mayor diversidad de plantas que los no supervivientes. En el caso de *P. algirus*, los individuos que tenían dominios vitales con más cobertura podrían tener más oportunidades de escapar de depredadores, y por ello incrementar su probabilidad de supervivencia. Por el contrario, individuos que viven en lugares con áreas menos cubiertas, con más hierba y suelo desnudo sufrirían una mayor mortalidad. En este estudio, la cobertura densa era sólo importante para los individuos más pequeños, y en cambio, la supervivencia en los individuos más grandes decrecía con un incremento en cobertura vegetal.

Los juveniles de algunas especies pueden ser agresivos entre ellos y defender áreas contra juveniles intrusos de su misma especie y sexo (Ruby y Baird, 1993). La probabilidad de ganar los conflictos intraespecíficos es dependiente del tamaño (Stamps y Krishnan, 1994; ver capítulo 4) y los juveniles dominantes pueden adquirir dominios vitales mejores que los subordinados (Fox et al., 1981). El crecimiento puede estar limitado en los sitios de menor cobertura, como demuestra la correlación entre tasa de crecimiento y PC1, pero no se ha demostrado una asociación entre LCC y cobertura vegetal. Así que, los recién nacidos grandes de *P. algirus* pueden competir por dominios vitales con más cobertura. Sin embargo, como la cobertura no influía en la probabilidad de supervivencia de los individuos más grandes, otras ventajas asociadas con la complejidad del hábitat, como por ejemplo la adquisición de una mayor talla en la próxima estación podrían estar involucradas.

Los resultados demuestran que la condición de la cola no tiene un efecto sobre la supervivencia invernal. Juveniles sin cola pueden haber compensado su baja capacidad de escape por moverse menos o reducir su actividad (Martín y Salvador, 1993a). Los juveniles de especies que usan sus colas como un almacén de reservas de grasa pueden sufrir una mayor mortalidad invernal después de perder la cola (Bauwens, 1981). Aparentemente, los juveniles de *P. algirus* no dependen de las reservas caudales para la supervivencia invernal.

CAPÍTULO 2:
FACTORES QUE AFECTAN A LA SUPERVIVENCIA
HASTA LA EDAD ADULTA.

Capítulo 2

FACTORES QUE AFECTAN A LA SUPERVIVENCIA HASTA LA EDAD ADULTA

RESUMEN

Las teorías de las historias vitales dicen que, la tasa de mortalidad de adultos y juveniles puede jugar un papel muy importante en la dinámica de poblaciones y en la evolución de las historias vitales. Además, la supervivencia diferencial de los individuos en edad pre-reproductiva, puede ser una fuente importante de variación del éxito reproductor a lo largo de la vida; caracteres que influyen en la supervivencia de los juveniles son probables que estén bajo fuerte selección. En este capítulo, se examina, usando los datos de un estudio de captura-marcaje y recaptura, la supervivencia desde la eclosión hasta la madurez en una población natural de *Psammmodromus algirus*. Se encontró que la mortalidad desde el nacimiento hasta la madurez fue alta: únicamente un 8% de los machos y un 14% de las hembras que eclosionaron en 1996, sobrevivieron el período entero de estudio hasta la madurez en 1998. La probabilidad de supervivencia fue del 75% durante los dos períodos de hibernación, cuando las lagartijas están inactivas la mayor parte del tiempo, y sobre un 25% durante su primera estación completa de actividad, de la primavera al otoño. Los análisis, además, revelaron asociaciones significativas entre supervivencia y longitud cabeza-cuerpo, condición corporal, sexo y uso del microhábitat, respectivamente. Sin embargo, la relación entre supervivencia y los caracteres morfológicos cambió entre períodos de tiempo, presumiblemente, porque las fuentes de mortalidad durante la estación de actividad fueron diferentes de las de la hibernación. La asociación entre supervivencia y condición corporal, también variaba entre

periodos de tiempo, tanto para los individuos grandes y pequeños, como para los dos sexos. Esto sugiere que la importancia relativa de los diferentes agentes selectivos puede cambiar durante la vida de los individuos y variar entre machos y hembras por las diferencias en tamaño corporal y comportamiento.

INTRODUCCIÓN

Hay tanto evidencias teóricas como experimentales que sugieren que la probabilidad de supervivencia es uno de los principales determinantes de la evolución de las historias vitales (p.ej., Charlesworth, 1980; Jayne y Bennett, 1990; Laurie y Brown, 1990; Roff, 1992; Janzen, 1993). Por lo tanto, son necesarias buenas estimaciones de supervivencia para diferenciar entre las diferentes hipótesis relacionadas con la naturaleza de las fuerzas selectivas que conducen a la evolución de las historias vitales (p.ej., Stearns, 1977; Charlesworth, 1980; Gibbs y Grant, 1987; Jayne y Bennett, 1990; Sinervo y Huey, 1990). Debido a dificultades logísticas, la información sobre las tasas de mortalidad de los juveniles en condiciones naturales es muy escasa para muchos grupos de animales (p.ej., Wilbur y Morin, 1988). Esto es desafortunado por varias razones. Primero porque las teorías de las historias vitales dicen que la relativa mortalidad de adultos y juveniles puede jugar un papel muy importante en la evolución de la edad y el tamaño en la primera reproducción, en el gasto reproductivo y en el reparto energético entre los diferentes individuos dentro de una puesta o camada (p.ej., Reznick et al., 1990). Segundo, únicamente aquellos individuos que viven hasta la madurez pueden contribuir a la descendencia de la generación siguiente, y la supervivencia diferencial de los individuos en edad pre-reproductiva puede ser un determinante importante de la variación en el éxito reproductivo durante su vida (Clutton-Brock, 1988). Consecuentemente, es probable que

las características que influyen en la supervivencia de los juveniles estén bajo fuerte selección. Tercero, la forma particular en que la mortalidad difiere según el tamaño, la condición corporal, el sexo y la tasa de crecimiento puede tener importantes consecuencias para la estructura y dinámica de la población (Bacon, 1982; Smith y Sibly, 1985; Forsman, 1993).

Estudios del efecto del tamaño corporal sobre la supervivencia de los individuos juveniles de los iguánidos han demostrado que los individuos más grandes tienen una mayor supervivencia que los individuos más pequeños (p.ej., Ferguson y Fox, 1984; Ferguson et al., 1982). Otros factores que pueden influir en la supervivencia son la tasa de crecimiento y la condición corporal. La tasa de crecimiento puede influir indirectamente en la supervivencia por causa del efecto que tiene el crecimiento sobre el tamaño corporal. También se ha especulado que los individuos que crecen rápidamente pueden tener una supervivencia más reducida debido a los riesgos asociados con la búsqueda de alimento y los costes fisiológicos asociados con un crecimiento rápido (Calow y Townsend, 1981; Sibly y Calow, 1986; Forsman, 1997). Uno de estos costes fisiológicos es el “trade-off” (compromiso) entre tasa de crecimiento y las reservas energéticas, o la condición corporal (Forsman y Lindell, 1991, 1996). La condición corporal (peso ajustado por longitud cabeza-cuerpo) puede usarse como un indicador de la tasa de alimento ingerido previamente, la suma de energía almacenada, y la salud en general, y así individuos en buena condición pueden ser menos susceptibles a la muerte por inanición (Pond, 1981; Wong, 1985; Laurie y Brown, 1990; Millar y Hickling, 1990; Forsman y Lindell, 1996). Sin embargo, una elevada condición corporal puede tener costes porque dificulta la agilidad, e incrementa la demanda energética asociada con la locomoción (Pond, 1978,

1981), y disminuye la capacidad de resistencia y la velocidad (Garland y Arnold, 1983; Garland, 1985).

La supervivencia diferencial entre individuos puede resultar no sólo de la variación en las propiedades fenotípicas de los individuos en sí mismos, sino también de diferencias en sus microhábitats. Algunos microhábitats pueden proporcionar mejores refugios frente a depredadores, o proporcionar más y mayor calidad de alimento (Martín y Salvador, 1992; Martín y López, 1998), y así el uso del microhábitat puede tener un efecto directo sobre la supervivencia (Tracy, 1982). Por ejemplo Fox (1978) demostró que los dominios vitales de los juveniles supervivientes de *Uta stansburiana* tenían microhábitats más diversos y con más acceso a comida y refugios, comparados con los de los no supervivientes. Sin embargo, el tamaño y calidad del dominio vital pueden estar asociados con la calidad fenotípica del individuo. Por ejemplo, el tamaño corporal y los factores sociales, tales como la agresividad, la habilidad de lucha y la dominancia relativa influyen en el tamaño del dominio vital y en el uso del microhábitat en los saurios (Stamps, 1977b; Rose, 1982; Schoener y Schoener, 1982). Recíprocamente, propiedades del dominio vital como la abundancia de comida y lugares para solearse pueden influir en la calidad fenotípica y, también, en la supervivencia.

En este capítulo se examina la supervivencia de la lagartija colilarga (*Psammodromus algirus*) desde el nacimiento hasta la edad reproductora. Los datos proceden de un estudio de 3 años de captura, marcaje y recaptura de una cohorte de lagartijas que nacieron en otoño de 1996, y alcanzaron la edad reproductiva en 1998. Se estimó y comparó la supervivencia de las lagartijas durante el primer periodo de invernada al igual que en el primer capítulo, pero con la diferencia de que se utilizó un mayor tamaño muestral, se incluyó la condición corporal y un término cuadrático de ésta y la longitud

cabeza-cuerpo (LCC), y no se examinó el uso del microhábitat en este período para evitar repetir los resultados del capítulo anterior. También se estimó y comparó la primera estación completa de actividad y el segundo período de invernada. Para examinar si la supervivencia diferencial de los individuos era aleatoria o asociada con la morfología, comportamiento, y/o las características del microhábitat, se utilizó un análisis de regresión logística para comprobar la relación entre supervivencia y sexo, LCC, condición corporal, tasa de crecimiento y características del microhábitat. Como la importancia relativa de los diferentes agentes selectivos puede variar a lo largo de la vida de un individuo y entre períodos de tiempo (esto es, estación de actividad versus hibernación), se realizaron análisis por separado de datos procedentes de cada uno de los tres intervalos de tiempo.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se realizó un estudio de captura, marcaje y recaptura de una cohorte de recién nacidos en 1996, entre septiembre de 1996 y abril de 1998, cuando los individuos alcanzaron la madurez sexual. Se realizaron cuatro períodos de captura y recaptura: otoño de 1996, primavera de 1997, otoño de 1997 y primavera de 1998. Los recién nacidos fueron capturados a mano, y los juveniles y adultos con caña y lazo, mientras se caminaba sobre el área de estudio. Para cada individuo se anotó: 1) la fecha y lugar de captura, 2) el sexo, 3) longitud cabeza-cuerpo (LCC), con una precisión de 0.5 mm, 4) peso, con una precisión de 0.01 g, y 5) la condición de la cola (entera o rota). El sexo de los recién nacidos se estimó por el número de poros femorales, el número de escamas ventrales y el número de ocelos laterales del lado derecho (ver capítulo 1). Todos los individuos fueron marcados mediante corte de dedos para su identificación permanente. También se anotó la posición donde los individuos fueron vistos por primera vez.

Las lagartijas capturadas en un determinado período de tiempo fueron clasificadas como supervivientes o no supervivientes, dependiendo de si eran o no recapturadas en uno o más de los subsiguientes períodos de captura. Los individuos no recapturados se consideraron muertos. Algunos podrían haber sobrevivido y haberse mantenido en el área de estudio sin ser capturados. Esto puede confundir el resultado si una lagartija con diferente fenotipo no tuviera la misma probabilidad de ser recapturado. Sin embargo, la diferencia morfológica entre recapturados y no recapturados cambiaba entre los periodos de tiempo (ver a continuación), y esto no puede ser explicado por diferencias en la capturabilidad dependientes del fenotipo. Algunos individuos podrían haber sobrevivido, pero haberse movido fuera de la zona de estudio. Para buscar a los individuos que pudieran haber migrado, entre agosto y octubre de 1996, y entre marzo de 1997 y abril de 1998 se exploró un día a la semana una zona de 20 metros de ancha alrededor del área de estudio. Además, en un área contigua a la de estudio que se exploró intensamente durante 1997, se buscaron individuos marcados que pudieran haberse movido entre 20 y 90 metros del área de estudio. No se puede distinguir mortalidad de emigración, pero las cortas distancias movidas entre recapturas (Civantos et al., en prensa; capit. 1), el bajo número de recapturas en la banda de 20 m alrededor del área de estudio, y la falta de recapturas en el área adyacente sugieren que aquellos individuos no recapturados no sobrevivieron.

Para examinar la influencia de las características del microhábitat en la supervivencia de los recién nacidos, se midieron estas características en el punto donde los individuos fueron vistos por primera vez. Debido a limitaciones de tiempo esto se realizó únicamente en el periodo de captura de la primavera de 1997. Para cuantificar la estructura del microhábitat, se utilizó exactamente el mismo método descrito en el capítulo anterior (ver material y métodos del capítulo 1). Al igual que en el capítulo anterior, este

procedimiento proporcionó 20 puntos de muestreo por observación, que permitieron calcular el valor de 11 variables de microhábitat: el número de contactos con cada categoría de sustrato, y con cada altura de la vegetación (Noon, 1981; Scheibe, 1987). Se utilizó un análisis de componentes principales (ACP) para reducir las 11 variables de microhábitat a un número más pequeño de componentes independientes. Únicamente, se utilizaron los factores que explicaban más del 10% de la varianza y la solución inicial factorial fue rotada por el procedimiento Varimax (Nie et al., 1975). Usando este procedimiento, se muestreó un área que era muy similar al tamaño medio del dominio vital de un individuo (Civantos, datos inéditos).

Análisis estadísticos

Para testar las relaciones entre supervivencia y sexo y variables morfológicas (LCC, y condición corporal) se usó el análisis de regresión logística, disponible en el procedimiento CATMOD de SAS (SAS Institute Inc., 1988). La regresión logística es adecuada para variables dependientes dicotómicas (esto es, vivo versus muerto) y puede analizar, tanto variables independientes categóricas, como continuas. Hosmer y Lemeshow (1989) dan una descripción, incluyendo varios ejemplos, del procedimiento del análisis de regresión logística. SAS proporciona un estadístico de “likelihood ratio” como un indicador del ajuste del modelo a los datos y un estimador de máxima verosimilitud (β , un coeficiente de la pendiente que representa un cambio en la escala “logit” para un cambio de una unidad en la variable independiente) y el error estándar de los parámetros independientes. Para estimar la significación de las variables independientes, se calculó la diferencia en “desviación” para el modelo con y sin la variable de interés. Después, se comparó este valor (G) con una distribución de Chi-Cuadrado para comprobar la hipótesis

de que la eliminación del modelo de una determinada variable, disminuía significativamente el apoyo al modelo, según los datos (Hosmer y Lemeshow, 1989; Collett, 1991).

La inclusión de la LCC como una variable independiente en el análisis de regresión logística de la supervivencia, proporciona un test para una relación lineal (en la escala “logit”) entre el tamaño corporal y la probabilidad de supervivencia. Para comprobar si los individuos en un tamaño intermedio tenían mayor (o menor) tasa de supervivencia que los individuos mayores o menores, se examinó también el efecto de las desviaciones individuales cuadradas de la media de la LCC sobre la supervivencia. Esto se realizó incluyendo el término cuadrático de la LCC en el modelo. De forma similar, para comprobar si los individuos con una condición corporal intermedia tenían una proporción mayor (o menor) de supervivientes que los que estaban tanto en buena como en mala condición corporal, se incluyó en el modelo el término cuadrático de la condición corporal. Un valor negativo del estimador de máxima verosimilitud (“maximum likelihood estimate”) asociado con el término cuadrático podría implicar selección estabilizante, mientras que un valor positivo podría implicar selección disruptiva.

Se comenzó con un modelo saturado que consideraba los efectos sobre la supervivencia de todas las variables independientes: sexo, LCC, LCC cuadrática, condición corporal, condición corporal cuadrática, así como todas las interacciones entre las variables independientes; luego, se estimó su ajuste a los datos (Hosmer y Lemeshow 1989). Después se redujo el número de variables explicatorias incluidas en el modelo, en un intento de encontrar un modelo más parsimonioso, y que todavía proporcionaba una buena representación de los datos. Esto se hizo omitiendo primero todas las interacciones de orden alto, manteniendo solo los efectos principales y las interacciones de dos vías entre

el sexo y la LCC, sexo y condición, y LCC y condición. Después se estimó el ajuste del nuevo modelo, y se determinó si la omisión de otra interacción hacía disminuir significativamente el apoyo al modelo, como se ha explicado anteriormente. La interacción entre el sexo y el tamaño del cuerpo, y entre sexo y condición, fueron incluidas en el modelo reducido para determinar si la relación entre estas variables independientes y la probabilidad de supervivencia era diferente entre machos y hembras. De manera similar, se incluyó la interacción entre tamaño del cuerpo y condición corporal para examinar si la relación entre condición corporal y probabilidad de supervivencia era diferente entre individuos grandes y pequeños. Si alguna de estas interacciones no era significativa, un modelo simple, sin interacción era ajustado a los datos. Como la relación entre supervivencia y varias variables morfológicas podía cambiar con la edad, o a lo largo del tiempo, se analizaron los datos para cada uno de los tres diferentes periodos por separado: otoño de 1996- primavera de 1997; primavera de 1997 - otoño de 1997, y otoño de 1997 - primavera de 1998. Adicionalmente, para determinar si las diferencias en morfología entre los recién nacidos estaban asociadas con la supervivencia a largo plazo, se realizó un análisis de supervivencia para todo el periodo de estudio, que abarca desde la eclosión en el otoño de 1996 hasta la madurez sexual en la primavera de 1998.

Para verificar la relación entre la tasa de crecimiento relativo y la supervivencia subsiguiente, se calculó la tasa de crecimiento relativo individual y se comparó entre los individuos supervivientes y no supervivientes. Esto se hizo únicamente para el período de la primavera de 1997 al otoño de 1997, debido al limitado número de datos de los restantes períodos, y porque en este período de tiempo las lagartijas alcanzan la madurez sexual. Las tasas de crecimiento fueron calculadas como el incremento en LCC entre dos eventos de captura en primavera. El crecimiento relativo fue calculado como el residuo del mínimo

cuadrado de la regresión lineal de la tasa de crecimiento sobre la LCC en la primera captura. Los residuos por tanto representan medidas independientes de la magnitud relativa de la tasa de crecimiento respecto a otros individuos en la muestra, y los residuos positivos o negativos representan individuos con rápidas y lentas tasas de crecimiento para su LCC, respectivamente. Los sexos fueron analizados separadamente porque la relación entre la tasa de crecimiento y el tamaño del cuerpo es diferente entre machos y hembras (ver resultados).

Finalmente, se examinó si la probabilidad de supervivencia estaba asociada con diferencias en las características del microhábitat del dominio vital de los individuos. Para este propósito, primero se redujo el número de variables usadas para describir el microhábitat por medio de un análisis de componentes principales (ACP) basado en la matriz de correlaciones de las 5 variables de microhábitat descritas anteriormente. Para ello, se usó el procedimiento PRINCOMP (SAS Institute, 1988). Los valores de los componentes principales no se estandarizaron pero tenían varianzas iguales a su correspondiente valor crítico. Después, se probó la relación entre el primer componente y la supervivencia usando el análisis de regresión logística.

RESULTADOS

El número de machos y hembras recapturados y no recapturados, junto con su LCC, peso y condición corporal para cada uno de los tres períodos de tiempo, están presentados en la tabla 1. La proporción de individuos recapturados varió significativamente entre los tres períodos de tiempo tanto en las hembras ($\chi_{(2)}^2 = 53.18, P < 0.001$) como en los machos ($\chi_{(2)}^2 = 56.60, P < 0.001$). En las hembras las tasas de recaptura variaron entre un mínimo del 33% en el periodo de la primavera de 1997 al

otoño de 1997, y un máximo del 79% durante el periodo otoño de 1997 a la primavera de 1998. En los machos, el rango de recapturas fue desde sólo el 21% durante el periodo de la primavera de 1997 al otoño de 1997, hasta el 74% durante los dos periodos del otoño a la primavera.

Supervivencia en relación con los caracteres morfológicos.

Los resultados del análisis de regresión logística de la supervivencia sobre los caracteres morfológicos están resumidos en la tabla 2. Nótese que para permitir comparaciones entre los diferentes periodos de tiempo, algunas variables que no fueron incluidas en los modelos finales están en la tabla. Los cálculos de las diferencias en “desvianza” entre los modelos saturados y reducidos revelan que ninguna, del enorme número de interacciones posibles que no están en la tabla 1, tuvieron una influencia significativa sobre la supervivencia y este era el caso para todos los periodos de tiempo (todas las $P > 0.25$). En conclusión, los análisis revelaron asociaciones significativas entre supervivencia y LCC, condición corporal y sexo, respectivamente. Sin embargo estas asociaciones fueron complicadas. No sólo porque la relación entre morfología y supervivencia variaba entre periodos de tiempo, sino porque la dependencia de la supervivencia sobre la condición corporal fue también diferente entre los individuos grandes y pequeños, así como entre machos y hembras. Además, los análisis muestran que durante ciertos periodos de tiempo, tanto individuos en buena como en baja condición corporal, sobrevivieron mejor que los individuos con una condición corporal intermedia. Los resultados se presentan a continuación, en detalle para cada período de tiempo.

Otoño de 1996 – primavera de 1997.

Se obtuvieron datos de supervivencia de 227 recién nacidos desde otoño de 1996 hasta primavera de 1997. Tanto en machos como en hembras, el 74% de los recién nacidos sobrevivieron a este período de tiempo (tabla 1). El análisis de regresión logística reveló un significativo efecto cuadrático de la LCC sobre la supervivencia, con el estimador de máxima verosimilitud (“maximum likelihood estimate”) siendo positivo; por tanto, indicando que los recién nacidos que tenían un tamaño intermedio sobrevivieron menos que los recién nacidos grandes o pequeños (Tabla 2). De forma similar, hubo un efecto cuadrático significativo de la condición corporal sobre la supervivencia con el estimador de máxima verosimilitud siendo alto y positivo, lo que indica que los recién nacidos que estaban en buena o mala condición corporal sobrevivieron mejor que los recién nacidos con un tamaño intermedio. También hubo un efecto significativo de la interacción entre LCC y condición corporal, señalando que la relación entre condición y supervivencia fue dependiente de la LCC (Tabla 2). Por lo tanto, se realizaron dos análisis separados del efecto de la condición sobre la supervivencia, basados en los datos de los individuos con una LCC que era menor de la media y mayor de la media. Entre los recién nacidos pequeños la supervivencia decreció significativamente con un incremento en la condición corporal ($\beta = -12.24 \pm 4.48$, $G = 7.44$, $P < 0.001$). Sin embargo, entre los recién nacidos grandes la relación entre condición y supervivencia fue positiva, aunque no significativa ($\beta = 1.64 \pm 4.49$, $G = 0.13$, $P > 0.5$).

Primavera de 1997 – otoño de 1997.

De la primavera de 1997 al otoño de 1997 se obtuvieron datos para 185 juveniles. De aquellos individuos que sobrevivieron a su primer invierno, únicamente un 21% de los

machos y un 33% de las hembra sobrevivieron durante su primera estación de actividad (Tabla 1). El análisis de regresión logística otra vez reveló un efecto cuadrático significativo de la condición sobre la supervivencia, con un estimador de máxima verosimilitud alto y positivo, indicando que los juveniles que estaban en buena y mala condición sobrevivieron mejor que los que estaban en una condición intermedia. Como en el anterior período de tiempo, hubo un efecto significativo de la interacción entre LCC y la condición corporal sobre la supervivencia (Tabla 2). Sin embargo, durante este período de tiempo, la relación entre supervivencia y condición no fue estadísticamente significativa, tanto en los individuos pequeños como en los grandes, aunque la tendencia fue diferente. Así que, entre los individuos pequeños, la supervivencia tendió a decrecer con el incremento en condición corporal ($\beta = -4.22 \pm 3.08$, $G = 1.88$, $P > 0.1$), y entre los individuos grandes, la supervivencia aumentó con un incremento en la condición ($\beta = 2.44 \pm 2.48$, $G = 0.97$, $P > 0.25$).

Otoño de 1997 – primavera de 1998.

Para este período de tiempo se obtuvieron datos de supervivencia para 52 individuos. La proporción de supervivientes en su segundo invierno fue del 74% en machos y 79% en hembras (Tabla 1). El análisis de regresión logística reveló un efecto de la interacción entre el sexo y la condición corporal sobre la supervivencia, cercano a la significación, sugiriendo que la relación entre condición corporal y supervivencia era diferente entre los dos sexos (Tabla 2). Se realizó, por lo tanto, un análisis separado de la supervivencia y condición en machos y hembras. Entre las hembras, la supervivencia tendió a decrecer con un incremento en la condición corporal, aunque de forma no significativa ($\beta = -1.13 \pm 0.96$, $G = 1.36$, $P > 0.1$). Entre los machos, la probabilidad

supervivencia tendió a incrementarse con el aumento en la condición corporal, pero otra vez esta relación no fue estadísticamente significativa ($\beta = 1.14 \pm 1.01$, $G = 1.29$, $P > 0.25$).

Otoño de 1996 – primavera de 1998.

Del otoño de 1996 a la primavera de 1998 se obtuvieron datos para 227 individuos (Tabla 1). Únicamente el 8% de los machos y el 14% de las hembras que eclosionaron en 1996, sobrevivieron al período entero de estudio, que se prolongó hasta que los individuos alcanzaron la madurez sexual. Los análisis de regresión logística revelaron un efecto, cercano a la significación, del sexo, condición corporal y la interacción entre sexo y condición corporal sobre la supervivencia desde justo después de la eclosión hasta la madurez (Tabla 2). Análisis separados de machos y hembras revelaron un patrón similar al obtenido desde el otoño de 1997 a la primavera de 1998. Así que, en las hembras recién nacidas la supervivencia no estuvo asociada con la condición corporal ($\beta = -0.17 \pm 3.69$, $G = 0.001$, $P > 0.9$). En cambio, en machos la supervivencia aumentó significativamente con un incremento en la condición corporal de los recién nacidos ($\beta = 11.26 \pm 5.34$, $G = 4.45$, $P < 0.05$).

Cap. 2. Factores que afectan a la supervivencia hasta la edad adulta.

Tabla 1. Longitud cabeza-cuerpo (LCC), peso y condición corporal (medida como un residuo de la regresión del peso sobre la LCC) de individuos de *Psammodromus algirus* recapturados y no recapturados que eclosionaron en otoño de 1996. Nr = Número de individuos que fueron recapturados. Nt = Número de individuos capturados. Diff. = Media de los individuos recapturados menos los no recapturados.

	Sexo	Nr/Nt	Todos		Recapturados		No recapturados		Diff
			Media	SD	Media	SD	Media	SD	
Otoño 96 – primav 97									
LCC (mm)	M	81/110	27.84	2.64	27.90	2.91	27.67	1.65	0.23
	H	87/117	28.55	2.63	28.85	2.74	27.67	2.05	1.18
Peso (g)	M	81/110	0.52	0.22	0.52	0.24	0.52	0.11	0.00
	H	87/117	0.54	0.22	0.52	0.08	0.49	0.13	0.03
Cond. corporal	M	81/110	0	0.068	-0.003	0.072	0.069	0.055	-0.072
	H	87/117	0	0.073	-0.004	0.076	0.012	0.063	-0.016
Primav 97 – Otoño 97									
LCC (mm)	M	18/85	34.55	3.13	34.19	2.37	34.64	3.32	-0.45
	H	33/100	35.00	2.94	35.74	3.32	34.64	2.69	1.10
Peso (g)	M	18/85	0.95	0.51	0.70	0.97	1.02	0.29	-0.32
	H	33/100	1.00	0.44	1.05	0.68	0.97	0.25	0.08
Cond. corporal	M	18/85	0	0.376	-0.213	0.756	0.057	0.128	-0.270
	H	33/100	0	0.253	-0.039	0.405	0.019	0.124	-0.058
Otoño 97 – Primav 98									
LCC (mm)	M	14/19	67.89	2.54	68.28	2.01	66.80	3.73	1.48
	H	26/33	68.01	3.14	68.04	3.40	67.93	2.15	0.11
Peso (g)	M	14/19	7.59	1.17	7.83	0.77	6.89	1.86	0.94
	H	26/33	6.74	0.99	6.70	1.05	6.90	0.82	-0.20
Cond. corporal	M	14/19	0	0.569	0.089	0.564	-0.250	0.564	0.339
	H	26/33	0	0.459	-0.049	0.463	0.182	0.426	-0.231
Otoño 96 – Primav 98									
LCC (mm)	M	9/110	27.84	2.64	27.58	1.19	27.86	2.73	-0.86
	H	16/117	28.55	2.63	29.28	3.07	28.43	2.55	0.85
Peso (g)	M	9/110	0.52	0.22	0.55	0.11	0.52	0.23	0.03
	H	16/117	0.54	0.22	0.60	0.26	0.53	0.21	0.07
Cond. corporal	M	9/110	0	0.068	0.047	0.075	-0.004	0.066	0.051
	H	16/117	0	0.073	-0.0007	0.0722	0.0001	0.074	-0.0008

Tabla 2. Resultados del análisis de regresión logística de la supervivencia sobre el sexo, longitud cabeza-cuerpo (LCC) y condición corporal en los *Psammmodromus algirus* que eclosionaron en otoño de 1996. La condición corporal fué medida como un residuo de la regresión del peso sobre la LCC. LCC2 y Condición2 representan la desviación cuadrada de la media y testan una relación cuadrática entre supervivencia y LCC y condición corporal, respectivamente. N = Número de individuos. β = Estimador de máxima verosimilitud asociado con el error estándar (SE).

	N	β	SE	G	P <
Otoño 96–primav 97	227				
Sexo				0.03	>0.75
LCC		0.04	0.11	0.12	>0.75
LCC2		0.116	0.0398	13.73	<0.001
CONDICIÓN		-6.35	3.43	3.49	0.05<P<0.1
Condición2		109	47.83	7.17	<0.01
Sexo*LCC				0.29	>0.5
Sexo*Condición				1.07	>0.25
LCC*Condición		6.84	2.237	15.92	<0.001
Primav 97–Otoño 97	185				
Sexo				2.13	>0.10
LCC		0.12	0.12	0.98	>0.25
LCC2		-0.009	0.027	0.12	>0.50
CONDICIÓN		-0.68	1.86	0.14	>0.50
Condición2		24.80	9.50	18.66	<0.001
Sexo*LCC				2.55	>0.10
Sexo*Condición				0.02	>0.75
LCC*Condición		1.36	0.57	10.31	<0.005
Otoño 97–Primav 98	52				
Sexo		-0.21	0.38	0.30	>0.50
LCC		0.09	0.15	0.60	>0.25
LCC2				0.22	>0.50
CONDICIÓN		-0.03	0.85	0.01	>0.90
Condición2		1.56	1.66	0.61	>0.25
Sexo*LCC				0.11	>0.50
Sexo*Condición		1.80	1.14	3.22	0.05<P<0.1
LCC*Condición		-0.33	0.32	1.24	<0.25
Otoño 96–Primav 98	227				
Sexo		-0.41	0.25	2.94	0.05<P<0.1
LCC		0.04	0.07	0.48	>0.25
LCC2				0.64	>0.25
CONDICIÓN		5.54	3.24	2.98	0.05<P<0.1
Condición2				0.09	>0.75
Sexo*LCC		-0.08	0.08	1.68	>0.10
Sexo*Condición		5.71	3.24	3.22	0.05<P<0.1
LCC*Condición				0.005	>0.90

Supervivencia en relación a las características del microhábitat.

El análisis de componentes principales reveló que las diferencias en microhábitat entre individuos están adecuadamente representadas en dos dimensiones, según se juzga por la magnitud de los respectivos valores críticos. Los dos primeros componentes juntos explicaron un 84% de la varianza total de las variables de microhábitat. El componente principal 1 (PC1) explicó el 60% de la varianza y el primer "eigenvector" mostró un elevado valor positivo de la cobertura de vegetación sobre el suelo y de hojarasca, un elevado valor negativo de hierba y un bajo valor negativo de rocas y suelo desnudo, respectivamente. El componente principal 2 (PC2) explicó el 24% de la varianza y el segundo "eigenvector" tuvo un valor (loading) alto y positivo de hierba y cobertura de vegetación sobre el suelo, un valor negativo y alto de hojarasca y bajos valores de rocas y suelo desnudo.

No hubo diferencias entre machos y hembras en el uso del microhábitat, tanto cuando el microhábitat era medido como PC1 (Machos, $X \pm SD$: -0.61 ± 4.92 , $n = 78$; Hembras: 0.52 ± 4.86 , $n = 84$; test de la t , $t = -1.4762$, $df = 160$, $P = 0.14$) o como PC2 (Machos: -0.21 ± 3.20 , $n = 78$; Hembras: 0.08 ± 3.15 , $n = 84$, $t = -0.58$, $df = 160$, $P = 0.56$). Una correlación positiva entre la LCC de los individuos en la primavera de 1997 y el valor del PC1 de sus dominios vitales ($r = 0.26$, $P < 0.001$, $n = 162$) sugiere que el tamaño del cuerpo y las características del microhábitat estaban asociadas. Sin embargo, no hubo asociación entre PC1 y la condición corporal de los individuos a principio de primavera (Correlación de Pearson, $r = -0.08$, $P = 0.29$, $n = 162$) ni entre PC1 y la tasa de crecimiento de los individuos hasta el otoño de 1997 ($r = 0.13$, $P = 0.51$, $n = 28$). No hubo correlaciones significativas entre PC2 y ya fuera la LCC, condición corporal o la tasa de crecimiento (todas las $P > 0.25$).

Los resultados del análisis de regresión logística revelaron que las características del microhabitat usado por los individuos en 1997 estuvieron asociadas, significativamente, con la probabilidad de supervivencia durante la estación de actividad hasta el otoño de 1997. Así, la supervivencia decreció significativamente con un aumento de los valores de PC1 ($\beta = -0.12 \pm 0.053$, $G = 4.69$, $P < 0.05$), sugiriendo que la mortalidad aumentaba con un incremento de la cobertura vegetal. Esta relación entre supervivencia y PC1 se mantuvo invariable cuando se controló estadísticamente el efecto de la condición, LCC y su interacción sobre la supervivencia, mediante la inclusión de estas variables en el modelo (efecto de PC1, $\beta = -0.14 \pm 0.058$, $G = 6.01$, $P < 0.05$). No hubo relación entre PC2 y supervivencia ($\beta = -0.03 \pm 0.069$, $G = 0.19$, $P > 0.5$).

Supervivencia en relación a la tasa de crecimiento.

Se obtuvieron datos sobre la tasa de crecimiento de 75 individuos que se capturaron en 2 ocasiones separadas en la primavera de 1997. La relación entre tasa de crecimiento y tamaño del cuerpo en la primera captura diferió significativamente entre sexos, siendo los machos los que tuvieron un crecimiento más rápido que las hembras (ANCOVA, comparación de pendientes: $F_{1,71} = 0.21$, $P = 0.64$; comparación de mínimos cuadrados: $F_{1,72} = 7.58$, $P < 0.01$). La tasa de crecimiento relativo se calculó como residuos de dos diferentes regresiones de la tasa de crecimiento sobre la LCC inicial de machos y hembras. Las comparaciones de las tasas de crecimiento relativas entre individuos que fueron recapturados en otoño de 1997 y los individuos que no fueron recapturados, no dieron evidencia de un efecto de la tasa de crecimiento en primavera sobre la supervivencia subsiguiente, tanto en machos (Recapturados, $X \pm SD$ de los residuos: -0.00176 ± 0.0338 , $n = 27$; No recapturados: 0.00476 ± 0.0272 , $n = 10$, $t = 0.55$, $df = 35$, $P = 0.59$) como en

hembras (Recapturadas: 0.00279 ± 0.0300 , $n = 26$; No recapturadas: -0.0060 ± 0.0208 , $n = 12$, $t = 0.92$, $df = 36$, $P = 0.36$). Los análisis de regresión logística también revelaron que no hubo asociación entre la tasa de crecimiento relativa de los individuos y su probabilidad de supervivencia ($\beta = -1.86 \pm 8.65$, $G = 0.02$, $P > 0.75$).

DISCUSIÓN

En primer lugar, los resultados muestran que, desde la eclosión hasta la madurez, la mortalidad de la lagartija colilarga es relativamente alta: únicamente un 8% de los machos y un 14% de las hembras que eclosionaron en 1996 sobrevivieron al período de estudio entero, hasta alcanzar la madurez sexual en la primavera de 1998. La probabilidad de supervivencia varió entre los períodos de tiempo, siendo tan alta como un 75% durante el primer y segundo período que va desde el otoño a la primavera, que es cuando las lagartijas estaban inactivas, y sobre el 25 % durante la primera estación de actividad que va de la primavera al otoño (Tabla 1). Desafortunadamente, los datos de marcaje y recaptura no permiten identificar cuales son las causas de la mortalidad, pero las lagartijas podrían haber muerto durante y después de la hibernación por causas tales como congelación, inanición, enfermedades infecciosas o depredación. De hecho, los juveniles de *P. algirus* pueden incluso ser predados por los adultos conespecíficos (Civantos, datos inéditos). Los análisis revelaron asociaciones significativas entre supervivencia y LCC, condición corporal, sexo, y uso del microhábitat, respectivamente. Sin embargo, estas asociaciones entre supervivencia y caracteres morfológicos variaban entre los diferentes periodos de tiempo considerados (Tabla 2), presumiblemente porque las fuentes de mortalidad durante la estación de actividad fueron diferentes que en períodos de baja actividad e hibernación. Otra posible explicación para esta variabilidad es que la relativa

importancia de los diferentes factores selectivos, tales como la depredación e inanición, pueden haber cambiado durante la vida del individuo como consecuencia del aumento en el tamaño corporal y cambios en el comportamiento.

Supervivencia en relación a la condición corporal, LCC y sexo.

La condición corporal estuvo significativamente asociada con la supervivencia durante todos los tres períodos de tiempo, aunque el efecto de la condición sobre la supervivencia fue algunas veces lineal, otras cuadrático y otras dependiente del sexo y tamaño corporal de los individuos (Tabla 2). Los índices de condición corporal (relación longitud-peso) ofrecen un buen indicador de la proporción de comida ingerida previamente y del tamaño de las reservas energéticas en reptiles (Bonnett y Naulleau, 1994; Forsman y Lindell, 1996) y están asociadas con costes y beneficios, directos e indirectos, que pueden influir en la supervivencia. Una elevada condición corporal puede mejorar la supervivencia durante los períodos de escasez de comida, durante la hibernación y justo después de emerger de ésta (Pond, 1981). Acorde con esto, la relación positiva entre condición corporal y supervivencia en los individuos grandes de *P. algirus* sugiere que la elevada condición favorece la supervivencia de los recién nacidos durante el invierno y los períodos de inactividad. Sin embargo, la elevada condición corporal también puede influir negativamente en la supervivencia. Primero, los depósitos grandes de grasa incrementan el coste metabólico de la locomoción y perjudican el desarrollo de la locomoción (Taylor et al., 1980), posiblemente conduciendo a un aumento en el riesgo de depredación y reduciendo la eficiencia de alimentación (Huey et al., 1984). Segundo, la elevada actividad de búsqueda de alimento requerida para conseguir y mantener una elevada condición puede resultar en un aumento de la exposición a depredadores. Tercero, como hay un

equilibrio entre el crecimiento somático y la acumulación de las reservas energéticas (Forsman y Lindell 1991, 1996), los individuos con elevada condición corporal podrían no tener las ventajas asociadas con un incremento en el tamaño corporal. Los individuos en pobre condición evitarán estos tres costos potenciales, y esto puede posiblemente compensar su mayor susceptibilidad a la inanición y explicar por qué la supervivencia decreció con un incremento en la condición corporal durante el primer período de tiempo.

Pero, ¿por qué los individuos con baja y elevada condición sobrevivieron mejor que los individuos en una condición intermedia? Como se argumentaba anteriormente, individuos en buena condición podrían haber sufrido baja mortalidad bien porque evitaron la inanición, o bien porque sus territorios proporcionaban las mejores oportunidades para alimentarse, solearse y protegerse de los depredadores, mientras los individuos en baja condición pueden haber sufrido una tasa de mortalidad más baja porque ellos estaban inactivos y por lo tanto menos expuestos a los depredadores. Los individuos con una condición intermedia, sin embargo podrían haber sufrido mayor depredación, como un costo de la actividad, sin disfrutar los beneficios de reducir el riesgo de inanición.

La asociación entre supervivencia y algunos de los caracteres morfológicos fue diferente también dentro de un determinado período de tiempo, tanto entre los dos sexos como entre individuos pequeños y grandes. Así, durante los dos primeros períodos de tiempo la relación entre condición corporal y supervivencia fue diferente en individuos pequeños y grandes, y durante el tercer período de tiempo fue diferente en machos y hembras (Tabla 2). No es fácil identificar los mecanismos responsables de estos patrones tan complejos. Una posible explicación, sin embargo, es que las fuentes de mortalidad fueron diferentes en individuos grandes y pequeños, y en machos y hembras, dependiendo de las diferencias comportamentales entre estas categorías de lagartijas.

Los análisis de los datos para el período entero de estudio (otoño de 1996-primavera de 1998) descubrieron un efecto sobre la supervivencia, cercano a la significación, del sexo, la condición corporal inmediatamente después de la eclosión y de la interacción entre estas dos variables. Análisis separados de machos y hembras revelaron que la supervivencia en machos desde el nacimiento hasta la madurez se incrementaba significativamente con el aumento de la condición corporal. Esta asociación entre condición corporal y supervivencia probablemente no refleja un efecto causal de la condición temprana sobre la supervivencia a largo plazo. Muy probablemente, la condición corporal a edad temprana es simplemente un indicador de la habilidad para adquirir buenos territorios, y un elevado éxito en la alimentación. En hembras, sin embargo, la condición corporal después de la eclosión no estuvo asociada significativamente con la probabilidad de supervivencia hasta la madurez, aunque ellas sobrevivieron mejor, sobre la media, que los machos. Según la idea de que la acumulación de grasa juega un papel importante en la reproducción e hibernación de las lagartijas de zonas templadas (Congdon et al., 1982), futuros estudios que clarifiquen si las diferencias individuales en condición corporal son resultantes primariamente de las estrategias de disposición diferencial de la energía o de tasas variables de ingestión de comida, deberían dar más información sobre los determinantes de la correlación entre condición corporal y supervivencia.

Supervivencia en relación a las características del microhábitat

Durante la estación de actividad de la primavera de 1997 al otoño de 1997, la supervivencia de los juveniles al principio de la primavera disminuyó con el incremento en la cobertura de vegetación. El hecho de que esta relación se mantuviera inalterable cuando se controlaron estadísticamente los efectos de la condición, LCC y su interacción con la

supervivencia, corrobora que las características del microhábitat son una importante fuente de variación en la supervivencia de los juveniles. Al principio de la primavera, la cobertura de vegetación sobre el suelo la proporcionan principalmente los arbustos dispersos y perennes de *Cistus*. Estos arbustos sostienen una elevada densidad de presas de invertebrados (Díaz y Carrascal, 1991), y son usados frecuentemente por los adultos de *P. algirus*, así como por importantes depredadores de *P. algirus*, como por ejemplo culebras (*Malpolon monspesulanus* y *Coronella girondica*) y el lagarto ocelado (*Lacerta lepida*) (Civantos, datos inéditos). Los juveniles de *P. algirus* que usan estos arbustos pueden sufrir una elevada mortalidad debida a la depredación por parte de los conoespecíficos más viejos, y por depredadores interespecíficos, con lo cual se establece una relación negativa entre supervivencia y cobertura de vegetación al principio de la primavera.

Las diferencias en el uso de microhábitat entre los juveniles y adultos de *P. algirus* han sido previamente descritas y atribuidas a las interacciones agonísticas intraespecíficas, así como a evitar a los depredadores (Mellado, 1980; Carrascal et al., 1990). Sin embargo, las diferentes respuestas a la depredación podrían ser un factor adicional que contribuyera a las diferencias entre las clases de edad en el uso del hábitat (Stamps, 1983b). Comparado con el de los adultos, el comportamiento antidepredatorio de los juveniles de *P. algirus* es menos dependiente de la huída a un refugio (Martín y López, 1995). Durante la primavera, los juveniles también pueden ocupar microhábitats más o menos al azar, porque pueden encontrar refugios seguros en los parches de hojarasca más pequeños y estrechos. Sin embargo, durante el final de la primavera, el verano y el otoño, los recién nacidos y los juveniles de *P. algirus* seleccionan microhábitats similares a los de los adultos.

Supervivencia en relación a la tasa de crecimiento.

Se ha hipotetizado que los individuos que crecen rápidamente pueden sufrir una reducción en la supervivencia por causa de los riesgos asociados con la búsqueda de alimento y los costes fisiológicos asociados con un rápido crecimiento (p.ej., Sibly y Calow, 1986). Sin embargo, nuestros resultados no revelaron una asociación significativa entre la tasa de crecimiento y la supervivencia subsiguiente. Forsman (1993) llegó a resultados similares cuando estudiaba la tasa de supervivencia en relación a la tasa de crecimiento en una población natural de víbora europea (*Vipera berus*). ¿Cuál puede ser la razón para esta aparente falta de efecto de la tasa de crecimiento sobre la supervivencia? Una posibilidad es que en los individuos con rápido crecimiento, los costes mencionados sean compensados por los beneficios derivados del aumento del tamaño corporal. Los individuos pequeños pueden ser más vulnerables a la depredación que los individuos más grandes, y así los individuos pequeños que crecen rápidamente para alcanzar un gran tamaño pueden obtener refugio contra ciertos depredadores y contra los conespecíficos más viejos y potencialmente caníbales (Werner y Gilliam, 1984). Alcanzar rápidamente un tamaño grande puede ser ventajoso, porque el tamaño corporal también afecta e influye en las relaciones de dominancia y mejora la habilidad para adquirir recursos en varias especies de lagartijas (Philibosian, 1975; Tokarz, 1985), incluyendo *P. algirus* (Martin y Forsman, en prensa, Civantos, datos inéditos). Además, los individuos que crecían relativamente rápido podían haberlo hecho simplemente porque estaban en posesión de territorios de alta calidad que proporcionaban no sólo buena alimentación, sino también protección contra los depredadores. Deberíamos enfatizar, sin embargo, que en este estudio la relación entre tasa de crecimiento y tamaño corporal en la primera captura fue significativamente diferente entre los dos sexos, con los machos creciendo más rápido que

las hembras con tallas similares. Este rápido crecimiento de los machos, junto con la más baja supervivencia total de machos (8% desde la eclosión hasta la madurez) frente a la de las hembras (14%), sugiere que el crecimiento rápido o los comportamientos asociados con crecimiento rápido, pueden afectar de forma negativa a las expectativas de supervivencia de *P. algirus*.

En conclusión, los análisis demuestran que la probabilidad de supervivencia de los juveniles de la Lagartija colilarga *P. algirus* fue relativamente baja, variable entre periodos de tiempo, y asociada tanto con caracteres fenotípicos (sexo, condición corporal y LCC) como con el uso del microhábitat. La heterogeneidad de la relación entre la supervivencia y los caracteres morfológicos entre los tres períodos de tiempo, entre individuos grandes y pequeños y entre los dos sexos ilustra, que se requiere precaución cuando se hacen inferencias y predicciones basadas sobre estudios a corto plazo. Los resultados, además, sugieren que la importancia relativa de los diferentes agentes selectivos pueden cambiar en respuesta a la variación ambiental y durante la vida de los individuos y diferir entre machos y hembras.

CAPÍTULO 3:

**INFLUENCIA DE LA FECHA DE ECLOSIÓN SOBRE EL
TAMAÑO CORPORAL Y EL ESTATUS SOCIAL EN LA
MADUREZ.**

Capítulo 3.

INFLUENCIA DE LA FECHA DE ECLOSIÓN SOBRE EL TAMAÑO CORPORAL Y EL ESTATUS SOCIAL EN LA MADUREZ.

RESUMEN

Tanto las características morfológicas como el comportamiento social en la madurez sexual pueden estar determinadas por caracteres relacionados con la puesta y eclosión, que puede afectar a los atributos reproductores de la descendencia. En este capítulo, se examina la influencia de la fecha de eclosión sobre el tamaño corporal, tamaño de la cabeza, uso del espacio y posible éxito de emparejamiento de machos y hembras adultos que nacieron dos años antes y que sobrevivieron hasta la madurez. Los resultados demuestran que la fecha de eclosión es un factor muy importante en determinar el tamaño que adquiere un individuo en la edad adulta. Los individuos que nacieron antes alcanzaron una mayor talla en su primera temporada como adultos potencialmente reproductores, que los que nacieron más tarde. El mayor tamaño (la mayor LCC y mayor altura de la cabeza) es uno de los factores que estuvo correlacionado con el número de hembras que solapaban con los dominios vitales de los machos adultos más jóvenes. Debido a esto, estos machos tuvieron un mayor número de contactos con hembras.

INTRODUCCIÓN

La variación del tamaño corporal en las lagartijas machos puede estar relacionada con diferencias en el éxito reproductivo (Trivers, 1976; Ruby, 1981, 1984; Trillmich, 1983). El tamaño, por tanto, estaría sujeto a selección sexual (Darwin 1871). Se ha teorizado que los encuentros agresivos entre machos los ganan los machos más grandes y,

así, obtienen el acceso a las hembras (Cooper 1977; Ruby 1978; Carothers 1984; Cooper et al., 1993) o son elegidos como pareja por su tamaño o por características que están correlacionadas con el mayor tamaño (Trivers, 1972). El éxito reproductor diferencial entre individuos del mismo sexo resulta en una selección que favorece la hipertrofia de caracteres que determinan el resultado de las confrontaciones sociales. En especies en las cuales se ha observado agresión intrasexual, uno de estos caracteres es el tamaño de la cabeza (Carothers, 1984; Vitt y Cooper, 1985, 1986). Como el tamaño físico es a menudo un determinante importante en los conflictos agonísticos, los machos mayores y más viejos son normalmente los más exitosos en adquirir y defender territorios de reproducción (p.ej., Warner y Hoffman, 1980; Stamps, 1983a). Cuando los machos mayores son dominantes, una alternativa para los machos más pequeños y jóvenes es dispersarse a áreas separadas del hábitat de reproducción (Stamps, 1983b). En otros casos, los machos pequeños se mantienen cerca de los territorios de los más viejos y adoptan una variedad de patrones de comportamiento alternativos que a corto plazo provocan un éxito reproductivo relativamente bajo, pero pueden promover futuras oportunidades de adquirir territorios y parejas (p.ej., Woolfenden y Fitzpatrick, 1978; Smith y Arcese, 1989; Warner, 1994).

Se ha demostrado que la organización social poligínica de las lagartijas es un buen sistema para los estudios de campo sobre las relaciones entre el comportamiento social, uso del espacio, éxito reproductor de los machos y evolución de los sistemas de apareamiento. Entre los aspectos menos investigados, están los factores que gobiernan la transición de los individuos hacia rangos más altos en la jerarquía social, que incrementen el éxito reproductor. En muchas especies, los machos jóvenes no son capaces de reproducirse porque no pueden competir eficazmente con los machos más viejos, y por tanto, es adaptativo para los machos más jóvenes retrasar la maduración y el esfuerzo

reproductor hasta que puedan obtener un tamaño (o nivel de experiencia) en el cual puedan competir eficazmente por las hembras (Wolfenden y Fitzpatrick, 1978; Wiley, 1981; Smith y Arcese, 1989). Inherente a este argumento es la asunción de que los machos no son capaces de alcanzar la capacidad completa de competir o reproducirse en un estado temprano, prescindiendo de las condiciones sociales locales (Wiley, 1981).

Tanto las características morfológicas como el comportamiento social en la madurez sexual pueden estar determinadas no sólo por las trayectorias individuales en las interrelaciones jerárquicas; también, estas características podrían estar afectadas por caracteres genéticos o por caracteres relacionados con la puesta y eclosión, como por ejemplo la fecha de eclosión, que puede afectar a los atributos reproductores de la descendencia. Estudios de campo con otros organismos indican que, los que nacen más tarde en la estación reproductora tienen tasas de crecimiento más bajas (Landa, 1991a,b) y una mortalidad más elevada (Anholt, 1991; Verhulst y Tinbergen, 1991), comparado con los individuos que nacen más temprano en el año. Algunos estudios con lagartijas, han demostrado que, aquellos individuos que nacían antes, tenían un tamaño corporal mayor y una tasa de supervivencia más elevada, que los que nacían más tarde (Bauwens y Verheyen, 1987; Olsson y Shine, 1997). Un estudio de campo realizado con *Psammodromus algirus* (ver capítulo 1), demostró que la fecha de eclosión influía en la probabilidad de supervivencia y en el tamaño corporal al final de la estación de actividad. *P. algirus* es un buen candidato para estudios de campo detallados sobre los individuos de sexo y edad conocidos con el fin de aumentar el conocimiento de la evolución de los sistemas sociales en lagartijas. Es conocido que el sistema social de *P. algirus* es poligínico, caracterizado porque los machos más grandes y viejos monopolizan grupos de hembras por medio de la defensa territorial y que los machos adultos más pequeños

desarrollan una estrategia de crípsis frente a los machos más grandes, los cuales normalmente ganan a los más pequeños (Salvador et al., 1995, 1997). En este capítulo, se examina la influencia de la fecha de eclosión sobre el tamaño corporal, tamaño de la cabeza, uso del espacio y posible éxito de emparejamiento de machos y hembras adultos que nacieron dos años antes y que sobrevivieron hasta la madurez. Los resultados demostraron que la fecha de eclosión es un factor muy importante en determinar el tamaño que adquiere un individuo en la edad adulta.

MATERIAL Y MÉTODOS

El estudio se llevó a cabo entre septiembre y octubre de 1996, y marzo- mayo de 1998. La zona de estudio es la parcela de 1.5 hectáreas del melojar cercano a Navacerrada. En septiembre- octubre de 1996 se capturaron los recién nacidos (para más detalle ver capítulo 1). Se estimó la fecha de eclosión de los recién nacidos, dividiendo la diferencia entre la LCC en la primera captura y la LCC media en la eclosión de esta especie (Bauwens y Díaz- Uriarte, 1997), por la tasa media de crecimiento (0.12 mm/ día) de los recién nacidos (obtenida de 39 individuos recién nacidos que fueron recapturados un mes después de la primera captura). En marzo de 1998 se recapturó a los individuos supervivientes que habían nacido en 1996 y también se capturó a individuos de la misma clase de edad (rango de LCC= 65-80 mm) no capturados anteriormente (durante este período de tiempo los individuos alcanzan su madurez sexual). Para cada individuo capturado y recapturado se anotó la fecha y lugar de captura, sexo, longitud cabeza-cuerpo (LCC), con una precisión de 0.5 mm, peso con una precisión de 0.1 g, condición de la cola (entera o rota), y se midió la altura de la cabeza en el punto más alto del cráneo por medio de un calibre digital, con una precisión de 0.01 mm.

Adicionalmente, se capturaron todos los machos y hembras más viejos (esto es LCC mayor de 80 mm) que habitaban en y/o alrededor del dominio vital de los machos jóvenes. Esto se hizo para conocer la densidad total de hembras reproductoras en el área, y para conocer el número de machos más viejos (y dominantes) que competían con los machos jóvenes. Estos individuos también fueron marcados, medidos y pesados. Se estimó el dominio vital de los machos más viejos para conocer el grado de solapamiento con el dominio vital de los machos jóvenes objeto de estudio. Todos los individuos fueron marcados con 2 ó 3 manchas de color en la cabeza que permitieran su identificación individual en el campo y el mismo día de captura fueron soltados en el mismo punto de captura.

Se tomaron datos de las lagartijas en su segunda primavera por medio de varios censos diarios, realizados durante 20 días consecutivos de buen tiempo (entre el 1 y 25 de abril de 1998). En estos censos se anotaba en un mapa, mientras se hacía un recorrido rutinario sobre la parcela de estudio, la localización de los individuos vistos y el número de contactos intersexuales (tanto de los individuos jóvenes como de los más viejos). Se consideró un contacto con el otro sexo cuando un macho y una hembra eran vistos juntos más de 2 veces al día o durante varios días consecutivos. Esto se hizo así, porque algunas veces un macho iba detrás de una hembra durante varios metros pero al final la hembra claramente lo rechazaba, o un macho más viejo perseguía y expulsaba de la zona al macho más joven. Se obtuvo la frecuencia de contactos al dividir el número de contactos observados por el número de días de observación. Cuando se observaban estos contactos entre sexos se anotaba la edad (según su talla) de los individuos (adultos jóvenes o adultos viejos) y algunos detalles de las secuencias de comportamiento. Aquí, únicamente se presentan los datos de aquellos contactos entre sexos en los cuales se conocía al menos la

identidad de uno de los dos individuos. El dominio vital de cada lagartija macho se calculó por medio del polígono convexo que incluía todos los puntos donde se vio al individuo (Rose, 1982). Para minimizar la dependencia entre las repetidas las observaciones, se tomó un único punto por día de cada individuo macho. Utilizando el método de Rose (1982), se estimó que al menos 12 puntos por individuo eran bastantes para englobar el 100 % del dominio vital (Rose, 1982). La media de puntos por individuo fue de 14.38 ± 0.78 SE, con un máximo de 18 y un mínimo de 12. Se anotó el número de hembras capturadas y vistas dentro y en una banda de 2 metros de ancho, alrededor del dominio vital de los machos. También se estimó la densidad de hembras en 100 m^2 del área donde los machos tenían sus dominios vitales, ya que todos los machos tuvieron dominios vitales mayores de 100 m^2 .

Las probabilidades presentadas no están ajustadas para múltiples comparaciones, pero la significación presentada se verificó, cuando era apropiado, usando el ajuste secuencial de Bonferroni (Rice, 1989) para múltiples comparaciones (Chandler, 1995). Para la mayoría de los análisis se usa la muestra restringida a los individuos de los cuales se conocía su fecha de eclosión, aunque en algún caso, en que este tamaño de muestra fue muy pequeño para el análisis se utiliza el total de los individuos jóvenes marcados.

RESULTADOS

Crecimiento, dominio vital y acceso a las hembras.

Entre el 19 de agosto y el 7 de octubre de 1996, se capturaron 137 recién nacidos. Su LCC media fue de 28.12 ± 0.15 SE mm, rango entre 24.5 - 33 mm. El peso medio fue de 0.53 ± 0.01 g, rango entre 0.26 - 0.94 g. En marzo de 1998 se capturaron un total de 13 machos y 26 hembras que habían alcanzado la edad adulta en esta estación. Las medias

respectivas (\pm SE) de LCC fueron 70.82 ± 0.7 mm (rango = 66-77mm) y 70.61 ± 0.7 mm (rango = 65 - 78mm), y el peso respectivo fue de 8.5 ± 0.2 g (rango = 7.05 - 10.05g) y 7.1 ± 0.25 g (rango = 5.01 - 7.84g). De estos individuos únicamente seis machos y siete hembras, capturados en 1996, fueron recapturados en este período. Se midió la distancia media desde el baricentro del dominio vital al primer punto de captura en 1996 ($n=6$, $X \pm SE = 20.67 \pm 4.51$ m, rango = 7.4 - 41m) y esto indicaba que las lagartijas no se habían dispersado en el tiempo que alcanzan la madurez. La fecha estimada de eclosión en 1996 de los individuos recapturados ($n = 13$) fue desde el 17 de agosto al 3 de octubre. La LCC y peso medio de los individuos recapturados no fue diferente del resto de individuos de la misma clase de edad que vivían en la parcela de estudio (ANOVA, LCC: $F_{1,12} = 0.04$, $P = 0.84$ para los machos y $F_{1,25} = 0.17$, $P = 0.25$ para las hembras; peso: $F_{1,12} = 1.67$, $P = 0.22$ para machos, y $F_{1,25} = 0.2$, $P = 0.65$ para hembras), así que eran representativos de esta clase de edad.

Los machos que nacieron antes tuvieron una altura de cabeza mayor (Correlación de Spearman, $n = 6$, $r_s = -0.94$, $P = 0.005$) y una mayor LCC ($r_s = -0.83$, $P = 0.042$). El dominio vital de los machos jóvenes fue de ($X \pm SE$) 434.5 ± 97.89 m² (rango = 208.5 - 900 m²). El tamaño del dominio vital no estuvo correlacionado con la LCC, pero si estuvo correlacionado con el peso ($n = 6$, $r_s = 0.88$, $P = 0.019$). El dominio vital de los machos jóvenes solapó con 2 - 5 hembras ($n = 6$, $X \pm SE = 3.83 \pm 0.75$). Los dominios vitales de los machos jóvenes de mayor talla solaparon con mayor número de hembras ($n = 6$, $r_s = 0.82$, $p = 0.042$) (fig. 1). El solapamiento del dominio vital de los machos jóvenes ($n=6$) con el de los machos más viejos fue del 66.65% (± 7.22 SE) y con el de machos de la misma clase de edad fue de 18.6% (± 8.59 SE). Esta diferencia fue significativa (Test de Wilcoxon, $n = 6$, $Z = -1.99$, $P = 0.04$), e indicaba que el dominio vital de los machos

jóvenes solapaba más con el de los machos más viejos y dominantes que con el de los machos de su misma clase de edad. Hubo una correlación negativa entre el tamaño del dominio vital y la densidad de hembras en el área ($n = 6$, $r_s = -0.94$, $P = 0.005$).

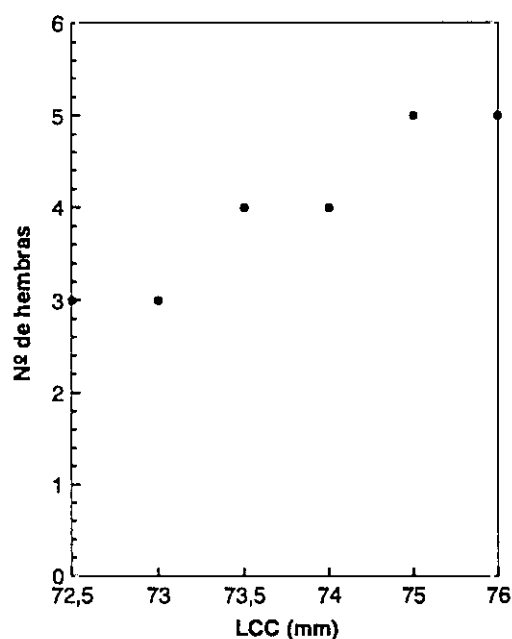


Figura 1: Relación entre el número de hembras que solapaban con el dominio vital de los machos jóvenes y la talla (LCC) de los mismos.

Contactos intersexuales.

Durante los 20 días de censos, los machos focales tuvieron de 0 a 5 contactos con hembras ($X \pm SE = 1.71 \pm 0.53$, $n = 13$). Se buscaron correlaciones entre el número de contactos con hembras (frecuencia de contactos por día) y atributos de los machos (fecha de eclosión tamaño corporal, altura de la cabeza y tamaño del dominio vital), número de hembras residentes, y densidad de hembras por 100 m^2 . El número de contactos con las hembras estuvo fuertemente asociado con la densidad de hembras en el área ($n = 6$, $r_s = 0.98$, $P < 0.0001$) y tamaño del dominio vital ($r_s = -0.98$, $P < 0.0001$). Si consideramos la

altura de la cabeza de todos los machos de la misma clase de edad que habitaban el área de estudio, a mayor altura de la cabeza mayor frecuencia de contactos con hembras ($n=13$, $r_s = 0.62$, $P= 0.022$). El resto de las correlaciones mencionadas no fueron significativas (todas las $P > 0.05$). Se examinó si había más contactos entre sexos de la misma clase de edad que con la clase edad más vieja. Para ello se utilizaron los datos tomados no sólo de los individuos de los que se conocía su fecha de eclosión, sino también los de el resto de individuos de la misma clase de edad. Las hembras jóvenes tuvieron únicamente de 0 a 5 contactos con machos ($n = 26$, $X \pm SE = 1.2 \pm 0.3$) y tuvieron más contactos con los machos más viejos que con los de su misma clase de edad (Test de Wilcoxon, $n = 26$, $Z = -3.17$, $P = 0.0015$) y entre los machos jóvenes, el número de contactos con hembras de su misma edad y hembras más viejas no fue diferente (Test de Wilcoxon, $n = 13$, $Z = -0.33$, $P = 0.73$) (fig. 2).

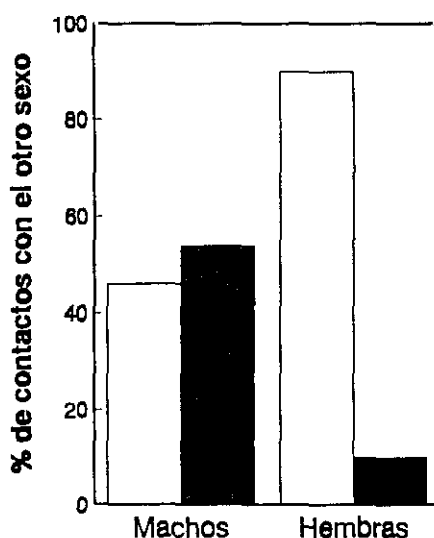


Figura 2: Porcentaje de contactos con el sexo contrario de machos y hembras jóvenes (Barras blancas: individuos adultos viejos; Barras negras: individuos adultos jóvenes).

DISCUSIÓN

Los resultados demuestran que la fecha de eclosión es un factor muy importante en determinar el tamaño que adquiere un individuo en la edad adulta. Como hubo más de un mes entre los nacimientos más tempranos y los más tardíos, los individuos que nacieron antes alcanzaron una mayor talla en su primera temporada como adultos potencialmente reproductores que los que nacieron más tarde. Resultados similares encontraron Sinervo y Doughty (1996), que demostraron que la fecha de eclosión tenía efectos sobre el tamaño corporal y la fecundidad de la descendencia en la madurez. El mayor tamaño (la mayor LCC y mayor altura de la cabeza) es uno de los factores que estuvo correlacionado con el número de hembras que solapaban con los dominios vitales de los machos adultos más jóvenes. Debido a esto, estos machos tuvieron un mayor número de contactos con hembras. Si asumimos que estos contactos con hembras aumentan la probabilidad de copular con ellas, esto sería consistente con la hipótesis de que un mayor tamaño corporal confiere un mayor "fitness" a los reptiles (Wilbur y Morin, 1988; Ferguson y Fox, 1984). Sin embargo, un elevado número de contactos con hembras no indica una reproducción con éxito a esta edad. La pubertad fisiológica, es decir, la edad en la que los gametos maduran y llegan a ser funcionales, no siempre está correlacionada con la capacidad física, ni con la oportunidad para reproducirse entre los vertebrados. En libertad, los machos más pequeños de iguanas verdes (*Iguana iguana*) pueden inseminar con éxito a las hembras, pero la presencia de machos más grandes y dominantes les impide el acceso a las mismas (Pratt et al, 1994). Otro factor que puede influir en la capacidad de los machos más jóvenes a copular con las hembras es el comportamiento de las hembras hacia los machos más jóvenes. En este estudio, las hembras más jóvenes, tuvieron un mayor número de contactos con machos más viejos que con machos de la misma clase de edad. Se ha

demostrado que las hembras de *Iguana iguana* se resisten activamente a los intentos de cortejo y cópula de los machos más pequeños (Dugan, 1982).

En este estudio, los dominios vitales de los machos jóvenes de mayor talla solaparon con mayor número de hembras porque estaban en un área con mayor densidad de hembras. Este elevado número de hembras solapando con el dominio vital de los machos puede estar asociado con la habilidad para dominar a los conespecíficos y atraer a las parejas potenciales. Indicadores visuales pasivos que incluyen características morfológicas como el tamaño corporal y/o altura de la cabeza, probablemente también funcionan en el establecimiento y mantenimiento de las relaciones de dominancia (Stamps, 1978; Ruby, 1984; Tokarz, 1985). Los machos con una altura de la cabeza más elevada tuvieron mayor número de contactos con hembras, indicando que la altura de la cabeza podría ser blanco de selección y conferiría una ventaja directa para obtener pareja, bien porque las hembras tienen preferencia por esta característica; bien porque en las interacciones agresivas entre machos que fueran similares en talla, el ganarlas estaría asociado con una mayor altura de la cabeza (Hews, 1990). Sin embargo, otra explicación puede ser que los machos cambien su posición para maximizar el solapamiento con las hembras (Ruby, 1978). Se asume que las hembras son un recurso limitado para los machos, ya que hay un sistema poligínico (Salvador et al., 1995), y el esfuerzo de los machos por tener un territorio con menor solapamiento con el de otros machos debería proporcionar un exclusivo y preferente acceso a las hembras disponibles. En este trabajo, los dominios vitales de los machos adultos más jóvenes de *P. algirus* tuvieron un mayor solapamiento con los machos más viejos que con los machos de su misma clase de edad, sugiriendo que los machos jóvenes defienden áreas que contienen un elevado número de hembras contra otros machos de su misma edad. Alternativamente, una maduración

temprana puede estar seleccionada para los machos, porque los individuos más grandes y los de crecimiento más rápido, probablemente no tienen que competir con los individuos más pequeños y de crecimiento más lento, en una jerarquía de dominancia que es establecida tempranamente en el desarrollo y luego se mantiene hasta la edad adulta (Ruby, 1981; Andrews, 1982; Dugan, 1982; Fox, 1983; Stamps, 1984a; Olsson, 1992; Pratt et al., 1994; Phillips et al., 1993). Bajo estas condiciones, los machos que llegan a ser dominantes a una edad temprana podrían tener una oportunidad mejor de llegar a ser en última instancia, un macho dominante y defender con éxito un territorio de reproducción. La dicotomía social entre los individuos dominantes y subordinados está propiciada por el crecimiento diferencial, el cual en cambio retrasa el conjunto de patrones de comportamiento adulto en los machos subordinados. Los machos adultos más jóvenes pueden obtener un territorio mejor si el macho más viejo y dominante desaparece, ya que la supervivencia es baja e impredecible. Este potencial puede favorecer que un macho subordinado se mantenga cerca de un dominante, cuando encontrar un sitio bueno alternativo es arriesgado. Podría ocurrir que los machos de *P. algirus* establezcan sus territorios tempranamente en su vida, puesto que el presente y anteriores estudios (capítulo 1; Civantos et al., en prensa) indican que los individuos no se mueven apenas del lugar donde fueron capturados como recién nacidos, sugiriendo que las lagartijas seleccionan, tempranamente en su vida, dominios vitales cercanos a los machos más viejos y dominantes; probablemente, porque en esas áreas hay un mayor número de hembras.

CAPÍTULO 4:

**EFFECTO DEL TAMAÑO CORPORAL, PREVIA
RESIDENCIA Y VALOR DEL RECURSO EN LOS
CONFLICTOS ENTRE JUVENILES.**

Capítulo 4.

INFLUENCIA DEL TAMAÑO CORPORAL, PREVIA RESIDENCIA Y VALOR DEL RECURSO EN LOS CONFLICTOS ENTRE JUVENILES.

RESUMEN

Se examinó el efecto del tamaño corporal, previa residencia y valor del recurso, sobre el resultado de los conflictos entre los machos juveniles de *Psammodromus algirus*. En terrarios exteriores, se realizaron peleas entre individuos y se manipularon diferencias en el tamaño corporal, la previa residencia y el valor del recurso. Cuando las diferencias en tamaño corporal fueron mayores del 5%, el resultado de los conflictos entre los machos juveniles estuvo determinado por el tamaño corporal: los individuos más grandes ganaron a los más pequeños. También, la previa residencia de los individuos determinó el resultado de los conflictos. Cuando un intruso fue introducido en un terrario desconocido y en presencia del macho residente del mismo (propietario), los propietarios ganaban el 80% de las peleas. El valor del recurso en conflicto, también afectó al resultado de las peleas; porque cuando un propietario fue sacado de su terrario durante 24 horas y un intruso fue introducido durante ese tiempo con comida extra, los propietarios sólo ganaron el 33.3% de las peleas. En resumen, el tamaño corporal, la previa residencia y el valor del recurso determinan el resultado de los conflictos entre los machos juveniles de *P. algirus*.

INTRODUCCIÓN

La asunción de que el propietario de un recurso siempre lo mantiene después de una disputa agresiva (Krebs, 1982), o la teoría de "Bourgeois strategies" (Maynard Smith, 1976),

fueron elaboradas para explicar las frecuentes asimetrías entre las interacciones intraespecíficas observadas en el campo. Dos tipos de asimetrías son las más importantes en los conflictos animales: asimetrías en el potencial de sostener un recurso (RHP) y asimetrías en el valor del recurso en conflicto (Parker, 1974; Maynard Smith y Parker, 1976). El RHP está determinado tanto por las características intrínsecas de los individuos en conflicto, como por el tamaño, la agresividad, la habilidad de lucha o la fuerza, como por características extrínsecas (p.ej., diferencias de posturas corporales en relación a la situación de los dos oponentes). El tamaño y la agresividad determinan la dominancia y confieren prioridad de acceso a los recursos (Archer, 1988; Francis, 1988). El tamaño corporal está interrelacionado con la fuerza y es un determinante importante del resultado de los conflictos animales (Beaugrand y Zaján, 1985). Según Parker (1974), el propio RHP también puede estar afectado por factores relativos a la “historia” de los contendientes, como por ejemplo las victorias recientes, o las experiencias de derrotas. Trabajos experimentales con peces sugieren que las experiencias victoriosas recientes parecen incrementar el RHP, mientras que las derrotas recientes lo disminuyen (Francis, 1983; Beaugrand y Zaján, 1985; Beacham y Newman, 1987; Beaugrand et al., 1991, 1996).

Las asimetrías en el valor (V) de un recurso (incentivo), también juegan un papel importante en el resultado de un conflicto entre animales (Parker y Rubenstein, 1981). Los propietarios de territorios pueden rechazar al intruso porque pueden ser más grandes, tener una mayor experiencia, tener un mayor conocimiento del territorio y haber asentado relaciones con los vecinos. En resumen, el territorio tiene más valor para el propietario que para el intruso que no tiene elementos para evaluar la calidad del territorio en conflicto. Por tanto, las estrategias que adoptarán los contendientes dependen de la relación entre el valor del territorio (o recurso) y el coste de defenderlo. Sin embargo, si el valor del territorio es mayor que el coste para

ambos contendientes, éstos se percibirán a sí mismos como propietarios, y las agresiones serán más frecuentes y violentas porque ambos contendientes intentarán ser propietarios. Pero si el valor del territorio no es suficiente para el intruso, el propietario rechazará al intruso. Aproximaciones más empíricas han enfatizado que los individuos obtendrían información de sus oponentes durante la lucha y el comportamiento de lucha podría funcionar como un método para estimar la habilidad del oponente (Enquist y Leimar, 1983; Payne, 1998). Durante el conflicto, se cree que los oponentes estiman sus RHP mutuos y V; de este conocimiento surgen las decisiones que determinan el rumbo del conflicto.

En este capítulo, se examina el efecto de la talla, previa residencia y valor de un recurso sobre el resultado de los conflictos por el espacio (o recursos) en los machos juveniles de *Psammodromus algirus*. Los individuos juveniles de esta especie defienden activamente su territorio frente a los intrusos. En un primer experimento, se testó si el tamaño corporal afectaba al resultado del conflicto. En un segundo experimento se comparó la magnitud relativa del efecto de previa residencia y del valor de un recurso (alimento) sobre las relaciones de dominancia. El propósito de este experimento fue examinar si el rol de propietario-intruso puede invertirse cuando el intruso estima que el valor del recurso alimento es muy alto; es decir, se creó una asimetría en el valor esperado del recurso (Dugatkin y Ohlsen, 1990).

MÉTODOS GENERALES

Machos juveniles de Lagartija colilarga, nacidos en el otoño de 1996, se capturaron durante junio de 1997 en el robledal próximo a Navacerrada (Madrid). Los individuos fueron capturados en puntos muy espaciados entre sí para evitar que hubieran tenido alguna experiencia previa entre ellos. Para todos, se anotó el punto de captura y después del

experimento fueron soltados en ese mismo sitio. A los individuos se les midió con una regla la longitud cabeza-cuerpo (LCC) con una precisión de 0.5 milímetros, se les pesó en una balanza electrónica con una precisión de 0.01 g y se marcaron mediante corte de dedos y con una mancha de color en la cabeza. Posteriormente, se mantuvieron individualmente durante todo el experimento en terrarios exteriores bajo condiciones naturales de temperatura, luminosidad y alimento. Cada terrario contenía una pequeña piedra y hojarasca para proporcionar refugio a las lagartijas. Se colocaron particiones opacas entre los terrarios para evitar que los individuos pudieran verse entre sí y obtener información de sus futuros contendientes.

Los encuentros agresivos se realizaron entre las 1100 y las 1700 horas de días soleados durante junio y julio de 1997. Se utilizaron en cada encuentro individuos diferentes para evitar el efecto de la previa experiencia (Dugatkin, 1997). En cada test, pares de individuos fueron introducidos simultáneamente en el terrario experimental, de manera que cada par individuos fue situado en esquinas opuestas del mismo. El test comenzó cuando una lagartija comenzaba a moverse, y continuaba durante 30 minutos. Las lagartijas fueron observadas con prismáticos desde una distancia de 3 metros para evitar cualquier interferencia en el comportamiento de las mismas. Durante los treinta minutos en que tuvieron lugar cada prueba, se anotó el número y el tipo de interacciones que se produjeron entre cada par de individuos. También, se anotó para cada individuo el número de comportamientos agresivos (caracterizados por aproximaciones con la cabeza agachada, persecuciones e intentos de morder y displays de desafío) y de sumisión (huídas, movimiento de la cabeza y patas). Las interacciones fueron clasificadas como no-violentas (IntA), si no hubo agresión entre los contendientes y como violentas (IntB) si hubo agresión.

Además, en las interacciones violentas (IntB) los comportamientos de cada individuo del par se dividieron en dos clases: La primera clase (AGRES) incluyó todos los comportamientos que constaban de displays de desafío o amenaza, desplazamientos, ataques directos y mordiscos. La segunda clase (SUMIS) incluyó los comportamientos sumisos y las huidas. Los comportamientos no agresivos no se consideraron para este estudio. Las categorías se expresan como porcentaje del total de interacciones observadas.

También, durante cada prueba los patrones de actividad (movimiento, o no-movimiento) se anotaron cada 1.5 min. (“muestreo uno-cero”, Altmann, 1974). Un individuo fue clasificado como ganador sólo si en las interacciones con el otro miembro del par tuvo mayor frecuencia de AGRES, menor frecuencia SUMIS y mayor actividad (frecuencia de movimientos en 30 min.) (Tablas 1 y 2).

Experimento 1: influencia del tamaño corporal.

Métodos

El área neutral donde los juveniles fueron testados fue un terrario exterior de 1m x 1m. Para conocer el efecto de la talla sobre el resultado de los conflictos, se realizaron 23 peleas entre individuos de tallas diferentes. Los individuos que se utilizaron en el experimento medían entre 48 y 59.5 mm de LCC y pesaban entre 2.50 y 4.94 g. Los machos más grandes, se emparejaban con machos más pequeños en LCC (utilizamos la LCC como indicador de la talla). Las diferencias en LCC entre los contendientes es expresada como porcentaje de la LCC del individuo más pequeño respecto al más grande. Los machos fueron emparejados aleatoriamente y las diferencias de LCC entre los individuos de cada par estaban entre 0.9% y 24%.

Como ningún miembro de cada par había estado previamente en el terrario, pero diferían en tamaño, los resultados de este experimento permitieron conocer no sólo si los individuos más grandes ganaban a los más pequeños, sino, también, determinar el nivel de asimetría en talla que es requerido para que el efecto de la talla sea importante sobre la dominancia.

Resultados

Los resultados muestran que los individuos mayores ganaron 17 de las 23 peleas realizadas ($\chi^2_{(1)} = 5.26$, $P = 0.021$). Las diferencias en LCC y peso entre los individuos que ganaron los conflictos y los que los perdieron fueron altamente significativas. Los individuos ganadores ($X \pm 1 \text{ SE} = 4.01 \pm 0.014 \text{ g}$, $n = 23$) pesaron más que los perdedores ($3.33 \pm 0.14 \text{ g}$, $n=23$), (test de la U de Mann-Whitney, $U = 139$, $P = 0.0057$), y tuvieron mayor LCC ($56.83 \pm 0.45 \text{ mm}$), que los perdedores ($53.48 \pm 0.8 \text{ mm}$), ($U = 138.5$, $P = 0.0052$). Cuando las diferencias en LCC fueron mayores del 5% (15 pares), los individuos más grandes dominaron sobre los más pequeños (test Binomial, $P = 0.0074$). Cuando las diferencias en LCC fueron menores del 5% (8 pares) los individuos más grandes no ganaron significativamente más peleas (test Binomial, $P > 0.05$), (Fig. 1).

Tabla 1: Número ($X \pm 1 \text{ SE}$) de las frecuencias de comportamiento agresivo (AGRES). Número de comportamientos sumisos (SUMIS) y número de las frecuencias de movimiento de los individuos ganadores y perdedores en el exp. 1. Los valores de U y P proceden de un test de la U de Mann-Whitney.

	ganador	perdedor	U	$n_1 = n_2$	P
AGRES	0.65 ± 0.06	0.11 ± 0.04	40	23	<0.0001
SUMIS	0.04 ± 0.02	0.62 ± 0.06	4.5	23	<0.0001
mov	0.40 ± 0.04	0.18 ± 0.03	99	23	0.0002

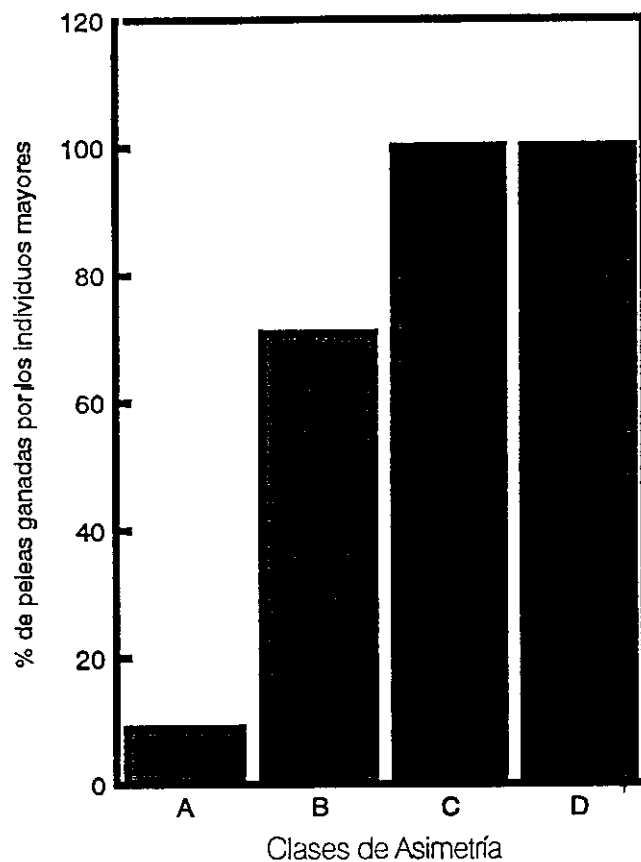


Figura 1: Porcentaje de casos en los cuales los individuos más grandes fueron los ganadores, según las siguientes clases de asimetría: A: diferencias de LCC < 5% (8 pares); B: diferencias en LCC entre 5% - 10% (7 pares); C: diferencias en LCC entre 10% - 15% (4 pares); D: diferencias de LCC > 15% (4 pares).

Experimento 2: previa residencia y valor del recurso.

Métodos

Los machos utilizados en este experimento estuvieron igualados en LCC para minimizar el efecto de las diferencias en tamaño corporal sobre el resultado de las peleas (Tokarz, 1985; Enquist y Jakobsson, 1986; Dugatkin y Biederman 1991). Los pares estuvieron

igualados al 5% de la diferencia en talla, según los resultados obtenidos en el experimento 1.

Los individuos utilizados pesaron entre 2.7 y 7 g, y la LCC estuvo entre 48 y 66.5 mm.

De forma aleatoria, un miembro de cada par se designó “propietario” y el otro miembro “intruso”. El macho designado propietario estuvo al menos una semana de previa residencia en un terrario de 1m x 1 m. El intruso fue un macho que nunca había estado en el terrario del propietario. Se designaron dos tipos de encuentros: peleas “tipo I”: el intruso fue introducido en el terrario del propietario durante 30 minutos en presencia del propietario. Peleas “tipo II”: el propietario fue sacado del terrario durante 24 horas y un intruso fue introducido en su terrario, durante ese tiempo, con comida extra (larvas de *Tenebrio* vivas). Pasado ese tiempo, el propietario fue introducido de nuevo en su terrario y el test comenzaba. Aleatoriamente, se asignaron pares de individuos a cada uno de los dos tipos de peleas. Se llevaron a cabo un total de 30 peleas (15 de cada tipo).

Se comparó el número de peleas ganadas por propietarios e intrusos, respectivamente, en cada tipo de pelea. Además, se examinó si el número de interacciones violentas (IntB) en cada pelea era diferente entre los dos tipos de encuentros. También, se testó si las frecuencias de comportamientos AGRES y SUMIS diferían entre propietarios e intrusos en cada tipo de encuentro. Para este propósito, se compararon las frecuencias de AGRES entre propietarios y las frecuencias de SUMIS entre intrusos.

Resultados

Cuando el intruso nunca había estado en el terrario (peleas tipo I), los propietarios ganaron en el 80% de las peleas (12/15) (test Binomial, $P = 0.035$). La frecuencia de cada

categoría de comportamiento diferió significativamente entre propietarios e intrusos, siendo los propietarios los que atacaron más y tuvieron menos comportamientos sumisos (tabla 3).

Tabla 2: Número ($X \pm 1$ SE) de las frecuencias de comportamiento agresivo (AGRES). Número de comportamientos sumisos (SUMIS) y número de las frecuencias de movimiento de los individuos ganadores y perdedores en el exp. 2. Los valores de U y P proceden de un test de la U de Mann-Whitney.

	ganador	perdedor	U	$n_1=n_2$	P
AGRES	0.49 ± 0.05	0.28 ± 0.05	260	30	0.0047
SUMIS	0.21 ± 0.04	0.5 ± 0.07	248	30	0.0024
mov	0.39 ± 0.03	0.26 ± 0.03	256	30	0.004

Tabla 3: Frecuencias ($X \pm 1$ SE) en cada individuo del par de cada categoría de comportamiento (AGRES: comportamiento agresivo; SUMIS: comportamiento sumiso) en las interacciones de las peleas de tipo I. Los valores de U y P proceden del test de la U de Mann-Whitney.

	propietario	intruso	n	U	P
AGRES	0.56 ± 0.07	0.26 ± 0.08	15	49	0.008
SUMIS	0.16 ± 0.06	0.62 ± 0.09	15	33	0.0008

Cuando los propietarios se sacaron del terrario 24 horas (peleas de tipo II), ganaron, únicamente, en el 33.3% (5/15) de los casos. Un 40% de peleas fueron ganadas por el intruso y en un 26.7% no hubo un claro ganador. El número de peleas ganadas por propietarios e intrusos no fue significativamente diferente (test Binomial, $P = 0.3$). Tampoco hubo

diferencias significativas en la frecuencia de cada comportamiento entre propietarios e intrusos (tabla 4). Esto sugiere que la previa residencia del propietario no le aseguraba ganar la pelea, pues este rol puede ser invertido al aumentar el valor del recurso para el intruso.

Tabla 4: Frecuencias ($X \pm 1$ SE) en cada individuo del par, de cada categoría de comportamiento (AGRES: comportamiento agresivo; SUMIS: comportamiento sumiso) en las interacciones de las peleas de tipo II. Los valores de U y P proceden del test de la U de Mann-Whitney.

	propietario	intruso	n	U	P
AGRES	0.36 ± 0.08	0.35 ± 0.07	15	112.5	0.57
SUMIS	0.34 ± 0.09	0.3 ± 0.07	15	109	0.88

No hubo diferencias en el número medio de interacciones, en cada encuentro, entre los dos tipos de peleas: peleas tipo I ($X \pm SE$) = 6.6 ± 0.7 , $n = 15$; peleas tipo II = 6.7 ± 0.77 , $n = 15$, (test de la U de Mann-Whitney, $U = 98.5$, $P = 0.55$). Tampoco hubo diferencias en la frecuencia de interacciones violentas (intB): peleas tipo I ($X \pm SE$) = 0.87 ± 0.04 , $n = 15$, peleas tipo II = 0.81 ± 0.05 , $n = 15$, (test de la U de Mann-Whitney, $U = 89$, $P = 0.31$).

La media de las frecuencias de AGRES de los propietarios en las peleas de tipo I fue 0.55 ± 0.06 (SE), $n = 15$, y en las peleas de tipo II fue 0.35 ± 0.07 , $n = 15$. Esta diferencia fue marginalmente significativa (test de la U de Mann-Whitney, $U = 68.5$, $P = 0.06$), lo que sugiere que los propietarios en las peleas de tipo I defendieron más activamente su territorio. La media de las frecuencias SUMIS en los intrusos en las peleas de tipo I fue 0.61 ± 0.09 , $n = 15$, y en las peleas de tipo II fue 0.3 ± 0.07 , $n = 15$. Esta diferencia fue significativa (test de la U de

Mann-Whitney, $U= 55$, $P = 0.016$), lo que sugiere que el intruso se comportó de una manera más sumisa en las peleas de tipo I.

DISCUSIÓN

Los resultados del primer experimento apoyan la hipótesis de que el tamaño corporal es uno de los factores clave en la determinación de la dominancia en lagartijas (Fox, 1983). En los conflictos agresivos entre los machos juveniles de *P. algirus*, los individuos más grandes ganaron las peleas cuando las diferencias en tamaño corporal excedían del 5 % (fig. 1). Cuando las diferencias en LCC fueron menores del 5% otros factores como la condición fisiológica y la motivación de los individuos o las experiencias anteriores pueden influir en el resultado de los encuentros. Son varios los estudios que han demostrado que un mayor tamaño corporal determina las relaciones de dominancia en lagartijas (Olsson, 1992; Carpenter, 1995; Molina-Borja et al., 1998). En las peleas entre los machos del Lagarto Agil (*Lacerta agilis*) los machos más grandes ganaban a los más pequeños (Olsson, 1992). De forma similar, machos más grandes, de *A. acutus* y *A. cristatellus*, tuvieron más éxito en obtener y defender territorios que los más pequeños (Philibosian, 1975). En otro estudio, cuando un juvenil grande de *Uta stansburiana* y otro más pequeño eran introducidos en un terrario dividido en dos zonas con diferentes calidades de hábitat, el individuo más grande frecuentaba más a menudo el hábitat de mayor calidad que el individuo más pequeño (Fox et al., 1981). Tokarz (1985) demostró que los individuos más grandes de *A. sagrei* adquirían los sitios con perchas más frecuentemente que los más pequeños. En el caso de *P. algirus* los individuos más grandes tienen una ventaja competitiva sobre los más pequeños cuando los situamos en un entorno no familiar. Esto sugiere que, en condiciones naturales, cuando los individuos están en fase de

asentamiento, los juveniles más grandes tienen ventaja sobre los más pequeños para adquirir un territorio o acceder a un recurso. Stamps (1978) demostró que el estatus de dominancia en los recién nacidos de *A. aeneus* era enteramente dependiente del tamaño.

Adicionalmente a la talla, hay otros factores que determinan las relaciones de dominancia, como la posesión de un territorio o recurso (Krebs, 1982; Enquist et al., 1985), y el valor esperado del recurso en conflicto (Dugatkin y Ohlsen, 1990). Los resultados del segundo experimento demuestran que la previa residencia influyó en el resultado de los conflictos. Estos resultados no pueden ser explicados por diferencias en el potencial de sostener un recurso (RHP) porque los individuos estuvieron igualados en talla, que es el mejor indicador para medir el RHP en los conflictos animales (Parker, 1974). Pero hay que tener en cuenta que cambios transitorios en estados motivacionales o fisiológicos pueden influir en el resultado de los conflictos (Clutton-Brock y Albon. 1979; Robertson, 1986). Este RHP se puede ver afectado por factores relativos a la historia de los dos contendientes, como son la previa experiencia agonística (Beacham, 1988), el efecto de “ganador” y “perdedor” (Beaugrand et al., 1996; Dugatkin, 1997) y el previo conocimiento del oponente. Este último factor estuvo controlado puesto que los individuos no se conocían.

El efecto de la propiedad o la previa residencia ha sido demostrado en varios experimentos anteriores (Braddock, 1949; Riechert, 1978; Yasukawa y Bick, 1983) y en ellos, los resultados indican, que los propietarios ganaban más a menudo a los intrusos, ya que estos han tenido una información más completa del territorio y por tanto tienen mucho que obtener al defenderlo. En este trabajo, en las peleas tipo I los intrusos tuvieron una frecuencia mayor de comportamientos sumisos que en las peleas de tipo II, presumiblemente porque en las peleas de tipo I los intrusos se percibieron a sí mismos como tal. Por el contrario, cuando se

aumentó el valor de un recurso únicamente para el intruso, y por tanto, cambió para él el valor del territorio, se comportó de forma más agresiva y los propietarios ya no ganaron la mayoría de las peleas. El hecho de que en las peleas de tipo II los intrusos tuvieran una frecuencia más baja de comportamientos sumisos y los propietarios tuvieran una tendencia a ser menos agresivos puede reflejar un cambio o alteración en el rol propietario-intruso. Parece que el intruso fue capaz de estimar el valor del territorio dentro de un período de tiempo relativamente corto (24 horas) y esperaba obtener una mayor suma del recurso alimento que el otro individuo del par. Sin embargo, no se puede distinguir entre el efecto de la propiedad y el valor del recurso, porque esta inversión en el rol propietario-intruso se podría deber a un efecto del tiempo que los intrusos han estado en el terrario del propietario, que ha podido ser el suficiente para la inversión de los papeles anteriores. También, puede ocurrir, que se dé una combinación de los dos factores. Un hecho que se esperaría, es que las interacciones en las peleas tipo II fueran más numerosas y violentas, pero no hubo diferencias significativas entre tipos de peleas; por lo que es posible que los individuos estimen, con el mismo número de interacciones que en las peleas de tipo I, quién es el dominante.

Como conclusión, el resultado de los conflictos entre los machos juveniles de la *Lagartija colilarga* estuvo determinado por la talla de los individuos, así como por la previa residencia de los individuos y el valor que tomaba el recurso en conflicto. Son necesarios futuros trabajos para examinar el efecto de una anterior experiencia agonística y el efecto de “ganador” y “perdedor” (Beacham, 1988; Beaugrand et al., 1996; Dugatkin, 1997).

CAPÍTULO 5:
COMPORTAMIENTO AGRESIVO, TAMAÑO DEL
DOMINIO VITAL Y SUPERVIVENCIA.

Capítulo 5.

COMPORTAMIENTO AGRESIVO, TAMAÑO DEL DOMINIO VITAL Y SUPERVIVENCIA.

RESUMEN

Se asume que, los individuos obtienen la posesión de las áreas donde han ganado interacciones agresivas, mientras que los individuos que pierden en estas interacciones agonísticas abandonan las áreas donde fueron derrotados. Por tanto, los animales más dominantes aseguran un territorio excluyendo a los subordinados de un hábitat óptimo. Esta asunción, forma la base para argumentar que el grado de agresividad individual o la dominancia, pueden ser importantes en determinar el tamaño y calidad del dominio vital que una lagartija puede asegurarse en exclusividad. En este capítulo, se examinaron en el campo las relaciones entre tamaño y calidad del dominio vital, grado de agresividad y sus efectos sobre la supervivencia de los juveniles de *Psammodromus algirus*. El grado de agresividad individual fue examinado usando intrusos que se presentaban a los individuos residentes en el campo. Los individuos más agresivos tuvieron dominios vitales mayores que los individuos menos agresivos. Además, el tamaño y calidad del dominio vital, también influyó en la probabilidad de supervivencia: los supervivientes tuvieron dominios vitales más grandes y con mayor diversidad de alturas de vegetación, que los no supervivientes.

INTRODUCCIÓN.

Muchos factores, como por ejemplo el sexo, el tamaño corporal, el comportamiento de obtención de alimento, la densidad de población, los requerimientos energéticos y el

comportamiento social, pueden afectar al tamaño del dominio vital de las lagartijas (Rose, 1982). Sin embargo, se sabe muy poco acerca de los patrones de adquisición de un territorio y de los factores que afectan al éxito en la adquisición del territorio en los individuos juveniles de las lagartijas (ver Stamps, 1994). Una de las asunciones más comunes sobre los animales territoriales, es que los individuos adquieren espacio al ganar peleas (Maynard Smith y Parker, 1976; Krebs, 1982; Maynard Smith, 1982; revisar Stamps, 1994; Stamps y Krishnan, 1994b). Esto quiere decir, que se asume que los individuos obtienen la posesión de las áreas donde han ganado confrontaciones, mientras que los individuos que pierden en estas interacciones agonísticas abandonan las áreas donde fueron derrotados. Por tanto, los animales más dominantes aseguran un territorio excluyendo a los subordinados de un hábitat óptimo (Krebs, 1971; King, 1973). Esta asunción constituye la base para argumentar que el grado de agresividad individual o la dominancia pueden ser importantes en determinar el tamaño y calidad del territorio que una lagartija puede asegurarse.

El tamaño corporal parece estar fuertemente asociado con el tamaño del dominio vital en lagartijas (Turner et al., 1969; Christian y Waldschmit, 1984) y varios autores han demostrado una fuerte relación entre el tamaño del dominio vital y el tamaño corporal, lo cual ha sido explicado por los requerimientos de comida, los costes de la obtención de la misma y su densidad (MacNab 1963; Schoener 1968). Algunos estudios han examinado el efecto del tamaño corporal sobre la supervivencia de las lagartijas juveniles y han demostrado que, los individuos más grandes tienen una ventaja de supervivencia sobre los más pequeños (Fox, 1978; Ferguson et al., 1983). El tamaño corporal, también puede influir en la agresividad y diferencias del tamaño corporal entre juveniles, es probable, que afecten a sus interacciones con conespecíficos durante la adquisición de dominios vitales

óptimos. El tamaño corporal y la agresividad normalmente influyen en las relaciones de dominancia y confieren ventaja en el acceso a los recursos (Archer, 1988). El tamaño corporal está relacionado con la fuerza y es un factor importante en explicar el resultado de los conflictos animales (Beaugrand y Zajan, 1985).

Los factores sociales pueden influir enormemente en el tamaño del dominio vital y en el uso del espacio en lagartijas (Stamps, 1977b; Rose, 1982; Schoener y Schoener, 1982) y pueden ser responsables de mucha de la variación observada en el tamaño del dominio vital. Un mayor dominio vital puede ser indicador de una elevada probabilidad de supervivencia, porque el tamaño del dominio vital puede ser consecuencia de algunos caracteres que aumentan el "fitness". Algunos estudios de lagartijas también indican que la agresividad puede estar relacionada con el tamaño y calidad del territorio. En algunas especies, los individuos más agresivos tienen más éxito a la hora de competir por los recursos. Por ejemplo, los individuos más agresivos del iguánido *Uta stansburiana* aumentaron el tamaño de sus territorios y obtuvieron dominios vitales de mayor calidad (Fox, 1983).

Sin embargo, en pocas ocasiones se ha abordado de forma simultánea el estudio de los múltiples beneficios de un dominio vital mayor o de mayor calidad (Schoener y Schoener, 1982). La valoración de la calidad del hábitat es un tema central en los estudios ecológicos contemporáneos y requiere la integración de un enorme número de factores sinérgicos (p. ej., limitaciones físicas, riesgo de depredación, oportunidades de emparejamiento, disponibilidad de recursos) (Huey, 1991). Un dominio vital de elevada calidad puede estar definido por su mayor diversidad de microhábitats o por la prevalencia de características favorables del microhábitat (Fox, 1978). Una explotación selectiva del microhábitat permite a muchas lagartijas mantener sus temperaturas corporales dentro de

un rango que optimiza las capacidades fisiológicas y, en consecuencia, su eficacia ecológica (Huey, 1991). También, algunos microhábitats pueden proporcionar mejores refugios anti depredadores o pueden proporcionar una mayor calidad de comida (Martin y Salvador, 1992). Así, el uso del microhábitat puede tener un efecto directo sobre la supervivencia de las lagartijas (Tracy, 1982). Adicionalmente, también los niveles de actividad pueden afectar a la supervivencia. La actividad de las lagartijas es vital para la adquisición de recursos. Sin embargo, pocos estudios presentan datos de actividad de los juveniles, porque el tener pequeño tamaño les hace más difíciles de localizar.

En el presente capítulo, se examinan las relaciones entre tamaño y calidad del dominio vital, el grado de agresividad y sus efectos sobre la supervivencia de los juveniles de *Psammotromus algerius*. En los juveniles de esta especie, los propietarios de los territorios normalmente los defiende frente a intrusos desconocidos y defienden mucho o todo su dominio vital contra los vecinos que también son propietarios de un territorio (Civantos, datos inéditos). Este capítulo se centra principalmente en las relaciones entre tamaño, calidad del dominio vital y uso del microhábitat por un lado y supervivencia por otro. Un segundo objetivo es relacionar el comportamiento agresivo de los residentes con el tamaño de su dominio vital y la supervivencia.

MATERIAL Y MÉTODOS

El estudio se realizó en la zona de estudio cercana a Navacerrada, durante marzo – mayo de 1997. En febrero de 1997 se delimitó un área de 30 x 30 m que se dividió en una parrilla con marcas cada 5 metros. Entre el 26 de febrero y el 16 de marzo, el área se visitó 5 días a la semana y se buscaron lagartijas juveniles mientras se caminaba sobre el área entre las 0930 - 1330 horas y las 1600 - 1700 horas. Los individuos se capturaron a mano y

fueron marcados mediante corte de dedos para su identificación permanente. En cada censo se mapeó el punto donde los individuos fueron vistos por primera vez. Todos los individuos fueron llevados a la estación biológica de "El Ventorrillo" donde se pesaron en una balanza electrónica (con una precisión de 0.01 g) y se les midió su longitud cabeza-cuerpo (LCC) con una precisión de 0.5mm. Los individuos fueron pintados con dos o tres manchas de color en la espalda para que pudieran ser identificados individualmente en el campo. Durante el mismo día de captura, se soltaron en el mismo punto donde se les capturó. Únicamente, los individuos vistos permanentemente dentro del área de estudio durante marzo y abril fueron considerados residentes.

Las observaciones focales de las lagartijas marcadas se hicieron en el campo (durante períodos de 15 minutos) entre el 31 de marzo y el 15 de abril, con prismáticos y desde una distancia de 3- 4 metros del individuo focal. Las observaciones se llevaron a cabo en días soleados y entre las 1100 - 1300 h y 1600 - 1700 h. El tiempo medio de observación por individuo fue de 30.69 (\pm 1.50 SE) min, con un rango de 15 min a 45 min. En cada período de observación, se anotó el tiempo que cada individuo estuvo en cada tipo de microhábitat a nivel del suelo (suelo desnudo, hierba, hojarasca y rocas). También se anotó, el número total de movimientos, el número de movimientos dentro de cada microhábitat, la distancia total recorrida y las distancias totales recorridas en cada microhábitat. Se consideró un movimiento cuando la lagartija se desplazaba durante más de 2 segundos y caminaba más de 3 cm. El tiempo de estancia en cada microhábitat se expresa en porcentajes del tiempo total de observación, la actividad se expresa como frecuencia de movimientos (movs/segundo) y la distancia recorrida como cm/sec.

Entre el 26 de febrero y el 16 de marzo, se realizaron varios censos al día en el área de estudio y se anotó la posición, con respecto a la marca más cercana de cada individuo

visto. Se aleatorizaron la hora del día y la dirección de estos censos dentro de cada día, para evitar sesgos. El dominio vital de cada individuo fue definido por el polígono convexo que rodeaba los puntos de observación (Rose, 1982). Para minimizar la independencia entre las observaciones repetidas de un único individuo, se anotó únicamente una vez al día la localización de cada individuo. Se estimó que seis puntos por individuo eran suficientes para delimitar el 90% del dominio vital (Rose, 1982). La media de puntos por individuo fue 9.5 ± 0.77 SE y el rango 6 - 15. Así, los dominios vitales fueron obtenidos por reavistamientos consecutivos y no por puntos de defensa. Por tanto, estas áreas deben considerarse dominios vitales, más que territorios.

Después de haber delimitado el dominio vital de cada individuo, se realizaron varios transectos sobre el mismo, para cuantificar las características de su microhábitat. Para ello, se usó un listón graduado sostenido verticalmente a intervalos de un metro y se anotaron los contactos a nivel del suelo con: hierba, hojarasca, suelo desnudo o rocas. Las rocas se categorizaron por su tamaño como: < 50 cm y > 50 cm de diámetro. Usando el mismo procedimiento, se anotó el número de contactos del palo con plantas a alturas de 5, 10, 25, 50, y 100 cm. Este procedimiento permitió calcular, para cada dominio vital, el porcentaje de los valores de cobertura de cada variable de hábitat; esto es, porcentaje de contactos con cada substrato y con cada altura de vegetación. Para cada lagartija, se calculó el índice de diversidad de Shannon (H) (Shannon y Weaver, 1949), para la diversidad de microhábitats a nivel del suelo y para la diversidad de alturas de vegetación; esto es, complejidad de la cobertura hasta un metro de altura.

Durante mayo de 1997, durante cinco días a la semana, se buscó en el área de estudio y en sus alrededores (en una banda de 50 metros de anchura) a las lagartijas

supervivientes. Toda la vegetación fue cuidadosamente prospectada en cada recorrido para asegurar un censo lo más exacto posible.

Como durante las observaciones focales, se vieron pocas interacciones agonísticas entre las lagartijas juveniles, se cuantificó el grado de agresividad intraespecífica usando intrusos atados, que fueron presentados a los residentes siguiendo los métodos usados por Stamps (1977a, 1978). El intruso fue atado alrededor del abdomen con un hilo oscuro de nylon de 2 metros de longitud (0.1 mm de grosor), que estaba atado a un palo, luego el intruso fue colocado a 20 cm del residente y el palo era fijado al suelo para restringir los movimientos del intruso. El experimentador se retiraba unos tres metros, y observaba al residente durante 5 minutos, anotando la primera respuesta del residente frente al intruso. Como intrusos se utilizaron individuos de la misma clase de edad, que fueron capturados a unos 200 metros de distancia del área de estudio. Se introdujeron como intrusos individuos igualados en talla al residente ($< 5\%$ de la diferencia en LCC). La primera respuesta del residente se anotó como agresiva (si el residente perseguía al intruso, hacía un display de desafío o ataque, lo mordía o se aproximaba a él), o no-agresiva (si el residente evitaba, huía o ignoraba al intruso). Se usaron los resultados de este test para calcular un valor de agresividad, porque a cada sujeto se le dio un estímulo comparable (un intruso del mismo tamaño) y se categorizó a cada residente como agresivo o no agresivo.

Se usó estadística no paramétrica para todas las variables, a excepción del tamaño del dominio vital (transformado logarítmicamente) porque estuvo normalmente distribuido según el test de Lilliefors. Las probabilidades presentadas no están ajustadas para múltiples comparaciones, pero la significación presentada se verificó, cuando era apropiado, usando el ajuste secuencial de Bonferroni (Rice, 1989) para múltiples comparaciones (Chandler, 1995).

RESULTADOS

Entre el 26 de febrero y el 16 de marzo, se capturaron en el área de estudio un total de 16 juveniles. Su LCC inicial fue de $(X \pm SE)$ 33.4 ± 0.66 mm (rango: 27 - 39 mm) y su peso fue de 0.9 ± 0.06 g (rango: 0.47 - 1.55 g). En marzo y abril los 16 individuos estaban todavía en el área, pero en junio solo quedaban 10 individuos. Durante todo el mes de mayo, no se encontraron individuos marcados en la banda de 50 metros de ancho que rodeaba al área de estudio y, por tanto, se asume que los individuos que desaparecieron no sobrevivieron.

Dominio vital y agresividad.

De los 16 residentes, 9 fueron clasificados como agresivos y 7 como no agresivos. La LCC y peso de los individuos agresivos (35.16 ± 1.28 mm; 1.08 ± 0.13 g, $n = 9$) y no agresivos (32.6 ± 1 mm; 0.79 ± 0.06 g, $n = 7$) no fue significativamente diferente (test de la U de Mann-Whitney para LCC, $U = 22.5$, $P = 0.32$; para peso, $U = 20$, $P = 0.22$). El dominio vital de los individuos agresivos (68.5 ± 9.3 m²) fue mayor que el de los individuos no agresivos (35.9 ± 12.16 m²) (ANOVA unifactorial: $F_{1,15} = 7.63$, $P = 0.015$).

Dominio vital, actividad y supervivencia.

El dominio vital de los supervivientes (72.22 ± 9.15 m², $n = 10$) fue significativamente mayor que el de los no supervivientes (27.44 ± 4.12 m², $n = 6$) (test de la t, $t = -4.48$, $df = 14$, $P = 0.001$). El tamaño del dominio vital no estuvo correlacionado con la LCC (correlación de Spearman, $r_s = 0.05$, $n = 16$, $P = 0.8$), ni con el peso ($r_s = 0.24$, $n = 16$, $P = 0.37$). La LCC y peso tampoco fueron diferentes entre supervivientes y no supervivientes (LCC: 34 ± 0.75 mm, $n = 10$ vs 32.5 ± 1.18 mm, $n = 6$, test de la U de

Mann-Whitney, $U = 24.5$, $P = 0.76$; peso: 1.06 ± 0.12 g vs 0.78 ± 0.08 g, test de la U de Mann-Whitney, $U = 17.5$, $P = 0.17$).

No hubo diferencias en la diversidad de microhábitats al nivel del suelo entre los dominios vitales de los supervivientes ($H = 0.60$, $n = 10$) y los de los no supervivientes ($H = 0.61$, $n = 6$) (test de la U de Mann-Whitney, $U = 27$, $P = 0.74$). Sin embargo, la diversidad de alturas de vegetación dentro de los dominios vitales fue significativamente mayor para los supervivientes ($H = 0.79$, $n = 10$) que para los no supervivientes ($H = 0.66$, $n = 6$) (Mann-Whitney U-test, $U = 4.5$, $P = 0.0054$). La diversidad de alturas de vegetación estuvo correlacionada significativamente con el tamaño del dominio vital ($r_s = 0.63$, $n = 16$, $P = 0.008$). El uso del microhábitat (tabla 1), actividad (mov/sec) y la distancia recorrida (cm/sec) no fueron diferentes significativamente entre los supervivientes y no los supervivientes (test de la U de Mann-Whitney, $P > 0.1$ en todos los casos).

Tabla 1: Uso del microhábitat de supervivientes y no supervivientes ($X \pm SE$); (S = supervivientes, NS = no supervivientes).

	% tiempo de observación		mov/sg		cm/sg	
	S	NS	S	NS	S	NS
hojarasca	61 ± 5	0.7 ± 0.04	0.06 ± 0.01	0.06 ± 0.01	0.72 ± 0.07	0.59 ± 0.07
arena	12 ± 3	0.06 ± 0.02	0.17 ± 0.09	0.11 ± 0.02	7.24 ± 5.33	3.51 ± 1.20
hierba	16 ± 4	0.14 ± 0.04	0.09 ± 0.01	0.07 ± 0.01	1.65 ± 0.36	1.23 ± 0.35
rocas	11 ± 3	0.09 ± 0.03	0.16 ± 0.04	0.08 ± 0.03	2.89 ± 1.77	1.30 ± 0.59

DISCUSIÓN

Los individuos más agresivos de este estudio establecieron dominios vitales mayores que los menos agresivos. Además, el tamaño del dominio vital fue mayor para los supervivientes que para los no supervivientes, y el dominio vital de los supervivientes tuvo mayor diversidad de alturas de vegetación (esto es, una cobertura más compleja) que el de los no supervivientes.

La correlación entre el tamaño del dominio vital y el grado de agresividad sugiere que los individuos más agresivos podrían adquirir más espacio al desplazar a sus vecinos. Parece probable, que los individuos menos agresivos fueron competitivamente excluidos y forzados a quedarse en áreas de elevado riesgo o en hábitats de pobre calidad y esto, pudo haber afectado a su supervivencia. En este estudio de 16 individuos residentes, únicamente seis desaparecieron del área de estudio a finales de mayo. Es posible que estos seis animales se movieran a otra área, pero es más probable que no sobrevivieran. No se encontró ningún individuo desaparecido, en una búsqueda cuidadosa de las áreas cercanas al área de estudio; la tasa normal de mortalidad de esta especie podría explicar la desaparición de estos juveniles. De los 10 animales que se mantuvieron en el área de estudio, ninguno se movió a otra área. Esto sugiere que, al menos en primavera, una vez que los dominios vitales se han establecido, los juveniles cambian muy poco la posición de su dominio vital. Emigrando a través de áreas no familiares podrían sufrir una tasa mayor de depredación que los individuos sedentarios. La emigración podría ocurrir más tarde, si fuese necesario. Ruby (1986), por ejemplo, sugirió que los adultos de *S. jarrovi* podían cambiar sus dominios vitales durante la estación reproductora.

En estudios con lagartijas adultas, el tamaño del dominio vital y la masa corporal estaban significativamente correlacionados (Turner et al., 1969; Christian y Waldschmidt,

1984), pero en el caso de los juveniles, aunque los requerimientos energéticos aumentan con el tamaño corporal y el peso (y LCC), no estuvieron correlacionados significativamente. Otros factores, como la variación en la productividad del hábitat (Simon, 1975) y distribución y variación en la densidad de lagartijas (Rose, 1982), pueden afectar al tamaño del dominio vital. También otro factor, es un nivel importante de agresión, a pesar de que el tamaño corporal y la agresión están normalmente correlacionados en lagartijas (Fox, 1982). En este trabajo, se encontró que la LCC no fue diferente entre las lagartijas agresivas y las no agresivas, pero los individuos agresivos habitaban dominios vitales mayores y poseían una mayor supervivencia. El grado de agresividad individual o la dominancia relativa pueden ser importantes en determinar el tamaño o calidad del territorio que un animal puede asegurar y retener. Este parece ser el caso, en algunas aves territoriales (Watson y Miller, 1971) y en varias especies de lagartijas (Brattstrom, 1974; Ferner, 1974; Fox, 1978; Fox et al., 1981).

Las ventajas derivadas de mantener un territorio incluyen acceso a una provisión exclusiva de alimento, presencia de sitios óptimos para solearse y otros beneficios no asociados con la reproducción. Por ejemplo, los territorios de *Sceloporus jarrovi* son importantes para mantener una adecuada provisión de alimento (Simon, 1975). Stamps (1978, 1984a, b) identificó al menos cuatro factores que podrían afectar al valor de un territorio para los juveniles de *Anolis aeneus*: comida, perchas, aislamiento, temperatura, y distancia a los potenciales depredadores. En este estudio, la diversidad de alturas de vegetación estuvo correlacionada positivamente con el dominio vital, y puede ser, que esta mayor complejidad de la cobertura de vegetación sea un aspecto que directamente influye sobre la supervivencia de los juveniles que poseen mayores dominios vitales y no el tamaño del dominio vital por sí mismo. La mayor complejidad de la cubierta de

vegetación, por tener un mayor dominio vital, puede influir en los cuatro factores mencionados anteriormente y puede explicar porqué las lagartijas juveniles compiten por este espacio superior. Fox (1978) demostró que los dominios vitales de los juveniles supervivientes de *Uta stansburiana*, contenían una significativa mayor diversidad de plantas y refugios que los de los no supervivientes. En este estudio, los individuos que tenían dominios vitales con una cubierta de vegetación más compleja, probablemente sobrevivieron mejor y quizás fuera porque tuvieron una mayor abundancia de recursos como presas, lugares para solearse, refugios de termorregulación y mejores oportunidades de escapar de los depredadores. Los individuos que vivían en áreas con baja diversidad de alturas de vegetación y espacios más abiertos sufrieron una mortalidad más elevada. Aunque hay muchos factores de la calidad del hábitat en su dominio vital que pueden afectar al “fitness” de un individuo en particular, en este estudio las diferencias en la diversidad de alturas de vegetación parece ser uno de los más importantes.

Este estudio muestra las diferencias entre el dominio vital de los juveniles supervivientes y no supervivientes e indica la importancia de las interacciones agonísticas en provocar estas diferencias. Se sugiere, que el comportamiento agresivo podría determinar el tamaño y calidad del dominio vital que una lagartija puede procurarse, y este tamaño y calidad del dominio vital puede influir en el comportamiento de la lagartija que vive en él y subsiguientemente su supervivencia.

CAPÍTULO 6:

EFFECTO DE LA TESTOSTERONA SOBRE LA

AGRESIVIDAD, ACTIVIDAD Y CRECIMIENTO DE LOS

JUVENILES.

Capítulo 6.

EFFECTO DE LA TESTOSTERONA SOBRE LA AGRESIVIDAD, ACTIVIDAD Y CRECIMIENTO DE LOS JUVENILES.

RESUMEN

La importancia de la testosterona como un modulador importante de la agresión, se ha documentado en muchos animales. Elevados niveles de testosterona están asociados con un aumento de la actividad y agresividad de las lagartijas. Esto puede tener efectos directos sobre la tasa metabólica y puede causar un incremento en el gasto energético. Aquí, se examinó el efecto de la testosterona sobre la agresividad y el crecimiento corporal de los machos juveniles de *Psammodromus algirus*. A los machos juveniles utilizados en el estudio, se les introdujo implantes rellenos de testosterona (grupo experimental) o vacíos de hormona (controles). La testosterona provocó, en los machos implantados con la hormona, un aumento de la actividad y agresividad, pero estos individuos, también sufrieron una reducción significativa de la tasa de crecimiento en longitud corporal transcurridos dos meses tras la implantación. Estos resultados sugieren que, aunque poseer un elevado nivel de testosterona puede tener efectos positivos sobre la agresividad y actividad, también hay unos costes asociados que provocan una reducción en el crecimiento corporal.

INTRODUCCIÓN

Muchos caracteres morfológicos y comportamentales que tienen un efecto directo sobre la supervivencia y la función reproductora, están determinados por las hormonas. Las hormonas sexuales, especialmente las de los machos, han recibido especial atención en

los últimos años. La testosterona, la hormona sexual más generalizada en los vertebrados, es no sólo responsable del desarrollo y maduración de los órganos sexuales, sino que es además, directamente inductora del comportamiento agresivo que caracteriza a las especies territoriales. La importancia de la testosterona como un modulador principal de la agresión se ha documentado en muchos animales (Wingfield, 1985; Wingfield et al., 1987), incluyendo a los reptiles (Fox, 1983; Moore, 1988; Salvador et al., 1996, 1997). Moore y Marler (1987) demostraron que los machos implantados con testosterona eran significativamente más agresivos que los controles. Un beneficio de un aumento en la agresividad es el mayor éxito en las confrontaciones entre machos por un recurso. En muchas especies, los machos más agresivos, con un aumento de los niveles de testosterona, tienen más éxito en la competencia por reproducirse (Wittenberger, 1981). Por ejemplo, el iguánido *Uta stansburiana* aumentaba el tamaño de sus territorios, obtenía dominios vitales de mayor calidad y tenía un mayor estatus en la jerarquía de dominancia (Fox, 1983). En un trabajo previo con juveniles de *P.algirus* (ver capítulo 5), se demostró que los juveniles más agresivos poseían dominios vitales mayores. Este beneficio se puede ver reducido por un aumento en los costes de la agresividad, como por ejemplo, el riesgo de acabar herido, un aumento en la exposición a depredadores o un aumento en el gasto energético, lo que conlleva unas expectativas de vida más bajas (Marler y Moore, 1988, 1989, 1991).

La testosterona también puede tener un efecto sobre el crecimiento corporal. Abell (1998) demostró que los individuos juveniles hembras de *Sceloporus virgatus* tratados con testosterona sufrieron una reducción significativa de la tasa de crecimiento de la masa y longitud corporal, después de transcurrido un periodo de seis meses desde que fueran implantados. En la serpiente *Thamnophis sirtalis parietalis*, la testosterona inhibía el

crecimiento (Crews et al., 1985). Elevados niveles de testosterona, al estar asociados con un aumento de la actividad y del comportamiento territorial en la lagartijas, pueden provocar un aumento en el gasto energético y tener un efecto directo sobre la tasa metabólica (consumo de oxígeno) (Marler et al., 1995).

En este capítulo, se investiga el efecto de la testosterona sobre la agresividad, actividad, tamaño del dominio vital y crecimiento de los individuos juveniles machos de *P. algirus*. Aquí, se explora la idea de que los beneficios que pueden conferir un aumento de la agresividad en una clase de edad no adulta, se pueden ver reducidos por costes que influyen sobre el crecimiento, cuando la tasa de crecimiento es importante para que los individuos juveniles puedan alcanzar rápidamente un tamaño mayor que les permita defender los recursos frente a otros machos más pequeños.

MATERIAL Y MÉTODOS

Este trabajo se realizó en un área de 0.5 ha en el bosque de melojo (*Quercus pyrenaica*) cercano a Navacerrada (Madrid). El área se delimitó durante febrero de 1999 y se dividió en una parrilla con marcas cada 10 metros. Entre el 4 y 20 de abril de 1999 se buscaron y capturaron, a mano, individuos machos juveniles (nacidos el otoño anterior). A los individuos capturados se les marcó, permanentemente, mediante una combinación de falanges cortadas, se les midió la longitud cabeza-cuerpo (LCC) por medio de una regla con una precisión de 0.5 mm, se les pesó por medio de una balanza electrónica con una precisión de 0.01 g, y se determinó su sexo, según el método descrito en el capítulo 1. También se anotó la condición de la cola (entera o rota). Así mismo, se anotó en un mapa el lugar de captura. Los individuos seleccionados para el experimento fueron machos con una LCC mínima de 35 mm. Se obtuvieron un total de 17 individuos machos que fueron

asignados al azar a uno de los dos tratamientos: experimentales y controles. El grupo experimental estaba compuesto de 10 individuos y el control de 7. Se comprobó que la talla y peso de los dos grupos de individuos no difería significativamente. A los individuos experimentales se les implantó un 1 mm de propionato de testosterona (Sygma Chemicals) introducido en un tubo silástico de 4 mm de longitud. A los controles se les introdujo el tubo, pero sin la hormona. Este tubo era colocado en la zona subdérmica del costado derecho de los individuos (entre la pata anterior y posterior) por medio de una incisión en la piel, con un bisturí, por la que se introdujo el tubo silástico, después de haber horadado un pequeño canal entre ésta y el tejido subyacente con ayuda de una aguja de plástico de diámetro mayor que el tubo. Una vez acomodado el implante, se cosió la incisión con uno o dos puntos de sutura y para finalizar, se aplicó un desinfectante sobre la herida suturada. La dosis de hormona administrada y el tamaño del implante estaban ajustados al peso y talla de los animales, según lo publicado previamente en esta y otras especies (Marler y Moore, 1991; Hews y Moore, 1995; Hews et al., 1994; Salvador et al., 1996, 1997; Abell, 1998) y, aunque, no se midieron los niveles de testosterona en sangre, no se observó ninguna evidencia de los posibles efectos tóxicos de la hormona. Posteriormente a la manipulación de los individuos, estos fueron marcados con marcas de pintura en el dorso para su identificación en el campo y fueron soltados en el mismo lugar y día de captura.

A partir de una semana después a la implantación de los individuos, se realizaron observaciones de los mismos, durante las 10.00-1330 horas y las 1600- 1700 horas, siguiendo el método de hacer seguimientos de individuos focales durante periodos predeterminados de tiempo (15 minutos). En estos seguimientos, se anotó cada 30 segundos (“muestreo uno-cero”, Altmann, 1974) el comportamiento de los individuos y actividad (movimiento/ no movimiento). También se hicieron recorridos periódicos de la

parcela de estudio, en la que se anotaron en un mapa de la misma la posición de cada individuo visto. En base a estos puntos se construyó el dominio vital de cada individuo (Rose, 1982). Para que hubiera independencia entre los puntos de observación se utilizó un solo punto por día para cada individuo. Se estimó que el número mínimo de puntos que determinan al menos el 80 % del dominio vital fue de 8 (rango entre 8 - 12) (Rose, 1982).

Para estimar el grado de agresividad de los individuos se usaron intrusos atados, que fueron presentados a los individuos focales siguiendo los métodos usados por Stamps (1977a, 1978; ver capítulo 5). El intruso era atado alrededor del abdomen con un hilo oscuro de nylon de 2 metros de longitud (0.1 mm de grosor), que estaba atado a un palo; luego, el intruso fue colocado a 20 cm del individuo focal y el palo era fijado al suelo para restringir los movimientos del intruso. El experimentador se retiraba unos tres metros y observaba al residente durante 5 minutos, anotando la primera respuesta del individuo focal frente al intruso. Como intrusos, se utilizaron individuos del mismo sexo y edad que fueron capturados a unos 200 metros de distancia del área de estudio. Se introdujeron como intrusos, individuos igualados en talla al individuo focal ($< 5\%$ de la diferencia en LCC). La primera respuesta del individuo focal se categorizó como agresiva (si el residente perseguía al intruso o lo mordía), o no-agresiva (si el residente se aproximaba, hacía alguna postura de desafío, evitaba, huía o ignoraba al intruso). Nótese que en la categoría “no-agresiva” se incluyen comportamientos que en el capítulo anterior se consideraron agresivos; esto es porque esta especie es de por sí agresiva hacia los intrusos y la única forma de cuantificar el aumento en agresividad inducido por la testosterona es seleccionando para la categoría “agresiva” las respuestas agresivas más extremas y acusadas.

Para estimar si había diferencias entre la tasa de crecimiento en LCC entre experimentales y controles se realizó una recaptura, en la que se volvió a pesar y medir a los individuos recapturados. La tasa de crecimiento en LCC se calculó como el incremento en LCC (mm) entre la captura y recaptura dividido por el tiempo (días) pasado entre ellas. La recaptura se llevó a cabo a partir del 4 de junio de 1999 y hasta el final del mes se buscaron a los individuos que faltaban por recapturar en la parcela y en la banda de 20 metros que rodeaba a la misma.

RESULTADOS

La testosterona tuvo un efecto sobre la agresividad y la actividad. Siete de 10 individuos del grupo experimental tuvieron una respuesta agresiva, mientras que sólo 1 de 6 individuos controles tuvieron respuestas agresivas ($\chi^2_{(1)} = 5.13, P = 0.023$), demostrando que la testosterona aumentaba la agresividad. Los individuos experimentales fueron más activos ($0.49 \pm 0.03, n = 10$) que los controles ($0.36 \pm 0.03, n=7$) (ANOVA, $F_{1,16} = 5.8, P = 0.033$).

En el momento de la implantación no hubo diferencias en LCC y peso entre controles (LCC ($X \pm 1ES$) = 37.8 ± 0.68 mm; peso= 0.97 ± 0.05 g, $n=7$) y experimentales (LCC = 38.15 ± 0.52 mm; peso= 1.05 ± 0.04 g, $n=10$), (ANOVA, para la LCC: $F_{1,16} = 0.18, P = 0.67$; para el peso: $F_{1,16} = 1.18, P = 0.3$). El número de días transcurrido entre la primera captura y la recaptura no fue diferente entre experimentales (60.16 ± 1.47 días) y controles (61.6 ± 1.08 días) (ANOVA, $F_{1,11} = 0.67, P = 0.43$). Hubo un efecto de la testosterona sobre el crecimiento, ya que los individuos experimentales tuvieron una tasa de crecimiento en LCC menor (0.076 ± 0.08 mm/día; LCC final = 42.8 ± 1 mm, $n = 6$) que

la de los controles (0.16 ± 0.07 mm/día; LCC final = 47.5 ± 1.18 mm, $n = 6$), (ANOVA para la tasa de crecimiento: $F_{1,11} = 56.08$, $P < 0.0001$) (Fig. 1).

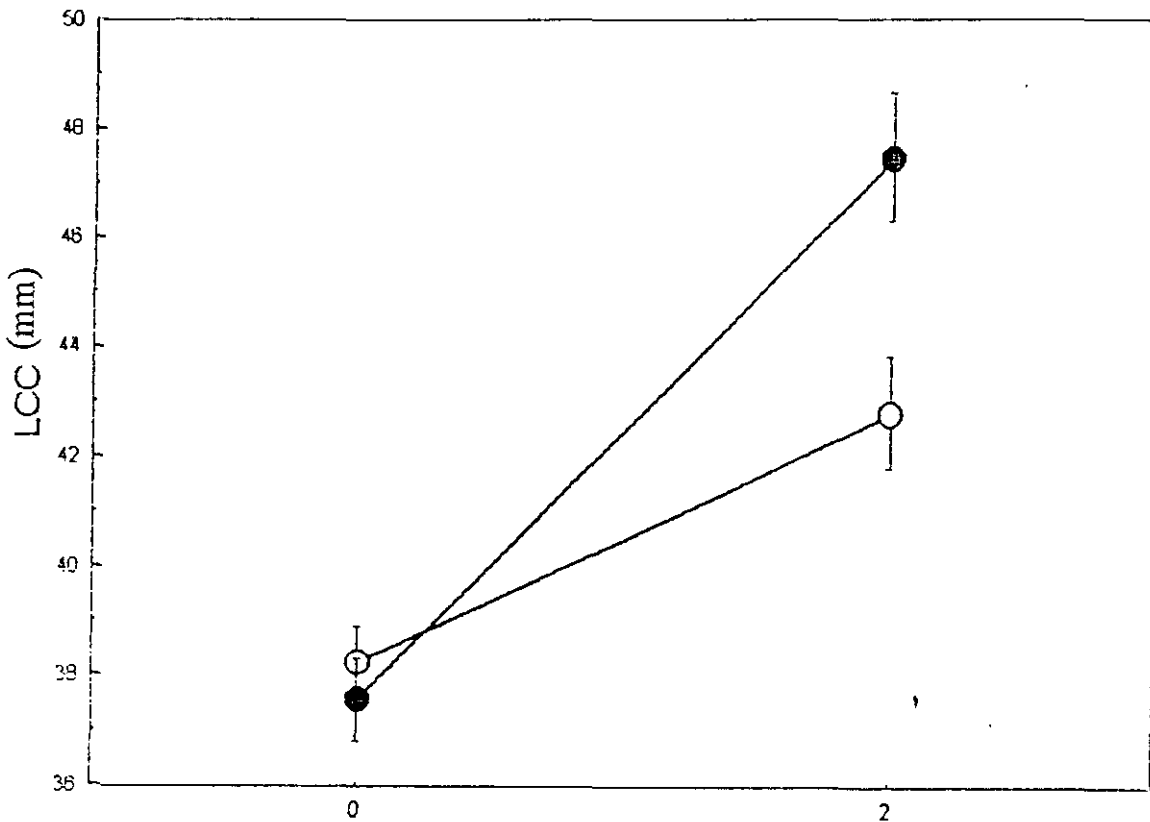


Figura 1: Diferencia de talla (LCC) entre controles (●) y experimentales (○) en el momento de la implantación (0) y transcurridos dos meses (2).

El tamaño del dominio vital no fue diferente entre los individuos experimentales (44.4 ± 5.17 m², $n = 10$) y los controles (50.6 ± 9.5 m², $n = 7$) (ANOVA, $F_{1,16} = 0.45$, $P = 0.8$).

DISCUSIÓN

Los resultados de este capítulo demuestran que la testosterona tiene un efecto sobre la agresividad, actividad y crecimiento de los individuos juveniles. La testosterona provocó

un aumento de la agresividad y la actividad en los individuos experimentales. También aquellos individuos que fueron implantados con testosterona alcanzaron una menor talla que la que la alcanzaron los controles, pasados dos meses desde la implantación.

El tamaño corporal y la agresividad normalmente influyen en las relaciones de dominancia y confieren ventaja en el acceso a los recursos (Archer, 1988). Los machos juveniles implantados con testosterona fueron más agresivos que los controles y la agresividad, como se ha mencionado, influye ventajosamente en el éxito de las interacciones con conespecíficos y en la adquisición de dominios vitales mayores y de mayor calidad (Fox, 1983; capítulo 5). El grado de agresividad individual o la dominancia relativa pueden ser importantes en determinar el tamaño o calidad del territorio que un animal puede asegurar y retener. Este parece ser el caso en algunas especies de lagartijas (Brattstrom, 1974; Ferner, 1974; Fox, 1978; Fox et al., 1981).

Un aumento en la agresividad y la actividad conlleva unos costes. Los machos implantados con testosterona podrían haber tenido menor crecimiento que los controles debido al aumento de la actividad y agresividad, lo que conduciría a un incremento en el gasto energético, y a una menor energía almacenada utilizable para el crecimiento (Marler y Moore, 1988). Otros autores también han reportado una disminución en la tasa de crecimiento corporal después de la administración de testosterona (Hews et al., 1994; Abell, 1998).

Aunque en este trabajo no se ha podido examinar el efecto de la testosterona sobre la supervivencia debido a que el tamaño de muestra era muy pequeño, una reducción del crecimiento corporal puede reducir la probabilidad de supervivencia en los individuos juveniles. Algunos estudios han examinado el efecto del tamaño corporal sobre la supervivencia de las lagartijas juveniles y han demostrado que los individuos más grandes

tienen una ventaja de supervivencia sobre los más pequeños (Fox, 1978; Ferguson et al., 1983). El tamaño corporal está relacionado con la fuerza y es un factor importante en explicar el resultado de los conflictos animales (Beaugrand y Zajan, 1985). El tamaño corporal también puede influir en la agresividad, y diferencias del tamaño corporal entre juveniles es probable que afecten a sus interacciones con conespecíficos durante la adquisición de dominios vitales óptimos. El aumento en la agresividad no sólo puede tener costes que afecten al crecimiento, sino que individuos más agresivos y con mayor actividad pueden estar mucho más expuestos a los depredadores y por lo tanto, sufrir una mayor mortalidad (Marler y Moore, 1988). Aunque, parece probable que los individuos menos agresivos pueden ser competitivamente excluidos y forzados a quedarse en áreas de elevado riesgo o en hábitats de pobre calidad (ver capítulo 5), y que en anteriores experimentos se ha mostrado que los machos con niveles de testosterona elevados incrementaron el tamaño del dominio vital (DeNardo y Sinervo, 1994), en este trabajo, no hubo diferencias en el tamaño del dominio vital entre experimentales y controles. Un resultado similar se había descrito para machos adultos (Salvador et al., 1996). Esto puede deberse a que, aunque los machos experimentales podrían aumentar su dominio vital gracias a su mayor agresividad, la reducción que sufren en el tamaño corporal provocaría que sus dominios vitales no difirieran del de los controles que eran menos agresivos. El tamaño corporal parece estar fuertemente asociado con el tamaño del dominio vital en lagartijas (Turner et al., 1969; Christian y Waldschmit, 1984) y varios autores han demostrado una fuerte relación entre el tamaño del dominio vital y el tamaño corporal, lo cual ha sido explicado por los requerimientos energéticos, los costes de la obtención de alimento y su densidad (Schoener, 1968). También otros factores no relacionados con la carga de testosterona como por ejemplo la densidad de machos competitivos, podrían

influir en el hecho de que no haya diferencias en el tamaño del dominio vital entre experimentales y controles.

En este trabajo también se ha visto que las tasas de movimiento de los individuos experimentales fueron más elevadas que las de los controles. En trabajos anteriores también se ha reportado un incremento en la actividad de los machos implantados con testosterona (Marler y Moore, 1988; DeNardo y Sinervo, 1994; Salvador et al., 1997). Este aumento en actividad puede ser ventajoso para defender y explorar los dominios vitales, ya que los individuos dedicarían más tiempo a patrullar sus territorios, tanto para expulsar a los intrusos como para buscar alimento. Sin embargo, este incremento en la actividad, también tiene unos costes. Los individuos más activos pueden ser más conspicuos a los depredadores (Marler y Moore, 1988; DeNardo y Sinervo, 1994) y pueden sufrir un aumento de la tasa metabólica lo que se traduciría en una disminución de la energía almacenada (Marler y Moore, 1988).

La testosterona puede tener, además de los efectos comentados, otros efectos que se podrían denominar secundarios sobre la fisiología del organismo. En los últimos años se ha desarrollado la idea de que la testosterona ejerce una influencia negativa sobre el sistema inmune; si bien no está claro si este es un efecto directo o el resultado del estrés general debido a la mayor actividad y mayor agresividad inducida por la hormona (Marler y Moore, 1991; Folstad y Karter, 1992; Salvador et al., 1996)

Para concluir, se puede decir que, a pesar de que elevar los niveles de testosterona puede ejercer efectos positivos sobre la agresividad y actividad, ello conlleva unos costes que se traducen en un retraso del crecimiento corporal. Para los individuos juveniles en fase de crecimiento, estos costes podrían afectar a la subsiguiente supervivencia o al estatus social que tendrán como adultos.

CONCLUSIONES.

CONCLUSIONES

La presente tesis muestra que existe una interrelación entre factores morfológicos, comportamentales y de uso del espacio que afectan a la supervivencia de los individuos, desde que nacen hasta que alcanzan la talla de adultos reproductores. Los factores morfológicos como la talla y la condición corporal afectan a la supervivencia. Una mayor talla proporciona una mayor probabilidad de supervivencia invernal, ya que la supervivencia invernal de los recién nacidos de *P.algirus* estuvo asociada con un mayor tamaño corporal (LCC). Los individuos más grandes pueden tener una menor mortalidad porque tienen una mayor resistencia a la falta de alimento o porque tienen más reservas energéticas para resistir durante el aletargamiento invernal y los primeros días de la emergencia tras el invierno. También una mayor talla proporciona ventajas en los conflictos intraespecíficos y en la adquisición de recursos. La talla de los individuos está en gran parte determinada por la fecha de eclosión, que a su vez influye en la probabilidad de supervivencia. Como hay un intervalo de un mes entre los nacimientos más tempranos y los más tardíos, es probable que aquellos recién nacidos que eclosionan antes puedan crecer hasta alcanzar un mayor tamaño que los que eclosionan más tarde. La fecha de eclosión temprana influye en las características de los individuos cuando alcanzan la madurez; aquellos individuos que nacieron antes y sobrevivieron hasta la edad adulta tuvieron una talla mayor, una cabeza más grande y dominios vitales que contenían un mayor número de hembras con las que potencialmente podrían tener más oportunidades para reproducirse.

Cuando se examina en conjunto la supervivencia hasta la madurez, los análisis demuestran que la probabilidad de supervivencia de los juveniles de la Lagartija colilarga,

P. algirus, fue relativamente baja, variable entre periodos de tiempo y asociada tanto con caracteres fenotípicos (sexo, condición corporal y LCC) como con el uso del microhábitat. Los resultados, además, sugieren que la importancia relativa de los diferentes agentes selectivos puede cambiar en respuesta a la variación ambiental y durante la vida de los individuos, y diferir entre machos y hembras. La condición corporal fue la variable que influyó en la supervivencia a lo largo de casi todos los períodos de tiempo. Esta asociación entre condición corporal y supervivencia probablemente no refleja un efecto causal de la condición temprana sobre la supervivencia a largo plazo. Más plausible es que la condición corporal a edad temprana sea simplemente un indicador de la habilidad para adquirir buenos dominios vitales. Dentro de esta habilidad para adquirir dominios vitales que aumenten la probabilidad de supervivencia hasta la madurez, probablemente a través de proporcionar una buena condición corporal a los individuos, una mayor talla, proporciona ventajas en los conflictos intraespecíficos, ya que para adquirir territorios los conflictos entre individuos de la misma edad son habituales y el resultado de los conflictos entre los juveniles machos de la Lagartija colilarga estuvo determinado por la talla de los individuos. Así mismo, las diferencias entre el dominio vital de los juveniles supervivientes y no supervivientes indican la importancia de las interacciones agonísticas en provocar estas diferencias.

Adicionalmente a la talla, se sugiere que el comportamiento agresivo podría determinar el tamaño y calidad del dominio vital que una lagartija puede procurarse; este tamaño y calidad del dominio vital puede influir en el comportamiento de la lagartija que vive en él, y subsiguientemente, en su supervivencia. Un aumento de la agresividad de los individuos no sólo conlleva unos beneficios, sino que también tiene unos costes asociados que se traducen en un retraso del crecimiento corporal. Para los individuos juveniles en

fase de crecimiento, estos costes podrían afectar a la subsiguiente supervivencia o al estatus social que tendrán como adultos.

La adquisición de dominios vitales de calidad aumenta también la probabilidades de supervivencia, ya que las características del microhábitat son una importante fuente de variación en la supervivencia de los juveniles. De hecho los individuos son capaces de estimar el valor del recurso en conflicto y este valor también determina el resultado de las peleas intraespecíficas. Los individuos recién nacidos que tuvieron dominios vitales con más cobertura pudieron tener más oportunidades de escapar de los depredadores, y por ello, incrementar su probabilidad de supervivencia. Los juveniles de *P. algirus* pueden competir por dominios vitales con más cobertura o menos cobertura vegetal, dependiendo de la estación del año en que se encuentren. Por ejemplo, durante la estación de actividad de la primavera, la supervivencia de los juveniles al principio de la primavera disminuía con el incremento en la cobertura de vegetación. Este hecho corrobora que las características del microhábitat son una importante fuente de variación en la supervivencia de los juveniles. Otras ventajas asociadas con la complejidad del hábitat, como por ejemplo, la adquisición de una mayor talla en la próxima estación, podrían estar involucradas. El crecimiento, y consecuentemente, la talla, puede estar influenciado por las características del dominio vital de los individuos.

REFERENCIAS.

REFERENCIAS

- ABELL, A.J., 1998. The effect of exogenous testosterone on growth and secondary sexual character development in juveniles of *Sceloporus virgatus*. *Herpetologica* 54: 533-543.
- ALTMANN, J., 1974: Observational study of behaviour: Sampling methods. *Behaviour* 49: 227-265.
- ANDERSON, P.K., 1989. Dispersal in rodents: a resident fitness hypothesis. *Amer. Soc. Mamm. Spec. Publ.* (9): viii + 141 p.
- ANDREWS, R.M., 1982. Patterns of growth in reptiles. En: *Biology of the Reptilia*, vol 13. *Physiology D. Physiological Ecology*. Gans, C. y Pough, F.H. (Eds.). Academic Press. London: 273-320.
- ANHOLT, B.R., 1991. Measuring selection on a population of damselflies with a manipulated phenotype. *Evolution* 45: 1091-1106.
- ARCHER, J., 1988. *The Behavioural Biology of Aggression*. Cambridge University Press, Cambridge
- ARNOLD, E.N., 1984. Evolutionary aspects of tail shedding in lizards and their relatives. *J. Nat. Hist.* 18: 127--169.
- BACON, P.J., 1982. Population dynamics based on individual growth, resource allocation and competitive ethology. *Merlewood Research and Development Paper No 38*, Institute of Terrestrial Ecology, Merlewood Research Station, Grange-Over-Sand.
- BALLINGER, R.E., 1983. Life-History Variations. En: *Lizard Ecology: Studies of a Model Organism*. Huey, R.B., Pianka, E.R., Schoener, T.W. (Eds). Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts: 241-260.

- BARBADILLO, L.J., 1987. *La Guía Incafo de los Anfibios y Reptiles de la Península Ibérica, Islas Baleares y Canarias*. Incafo. Madrid.
- BAUWENS, D., 1981. Survivorship during hibernation in the European Common Lizard, *Lacerta vivipara*. *Copeia* 1981: 741-744.
- BAUWENS, D. Y DÍAZ-URIARTE, R., 1997. Covariation of life-history traits in lacertid lizards: a comparative study. *Amer. Nat.* 149: 91-111.
- BAUWENS, D. Y THOEN, C., 1982. On the determination of sex in juvenile *Lacerta vivipara*. *Amphibia-Reptilia* 2: 381--384.
- BAUWENS, D. Y VERHEYEN R., 1987. Variation of the reproductive traits in a population of the lizard *Lacerta vivipara*. *Holarct. Ecol.* 10: 120-127.
- BEACHAM, J., 1988: The relative importance of body size and aggressive experience as determinants of dominance in pumpkinseed sunfish. *Anim. Behav.* 36: 623-624.
- BEACHAM, J. Y NEWMAN, J., 1987: Social experience and the formation of dominance relationships in the pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*). *Anim. Behav.* 35: 1560-1563.
- BEAUGRAND, J.P. Y ZAYAN, R.C., 1985. An experimental model of aggressive dominance in *Xiphophorus helleri* (Pisces, Poeciliidae). *Behav. Processes* 10: 1-52
- BEAUGRAND, J.P., GOULET, C. Y PAYETTE, D., 1991: Outcome of the dyadic conflict in male green swordtail fish, *Xiphophorus helleri*. Effects of body size and prior dominance. *Anim. Behav.* 41: 417-424.
- BEAUGRAND, J.P., PAYETTE, D. Y GOULET, C., 1996: Conflict outcome in male green sword tail fish dyads (*Xiphophorus helleri*): interaction of body size, prior dominance/subordination experience, and prior residency. *Behaviour* 133: 303-319.

- BLOUIN, S.F. Y BLOUIN, M., 1988. Inbreeding avoidance behaviors. *Trends Ecol. Evol.* 3: 230-233.
- BÖHME, W., 1981. *Psammodromus algirus* (Linnaeus 1766). Algerischer sandläufer. En: *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*, Band 1. Böhme W. (Ed.). Akademische Verlags-gesellschaft, Wiesbade: 479-491
- BONNET, X. Y NAULLEAU, G., 1994. A body condition index (BCI) in snakes to study reproduction. *C R Acad Sci Ser III Sci Vie* 317: 34-41
- BONS, J., 1989. *Psammodromus algirus*. En: *Atlas de répartition des Amphibiens et Reptiles de France*. Castanet, J. y Guyétant, R. (Eds.). Société herpétologique de France. Paris: 142-143.
- BRADDOCK, J.C., 1949: The effect of prior residence upon dominance in the fish *Platyoeilus maculatus*. *Physiol. Zool.* 22: 161-169.
- BRATTSTROM, B.H., 1974. The evolution of reptilian social organization. *Am. Zool.* 14: 35-49.
- CALOW, P. Y TOWNSEND, C. R., 1981. Resource utilization in growth. En: *Physiological Ecology*. Townsend C.R., Calow P. (Eds.). Blackwell Scientific Publications, Oxford: 220-244
- CAROTHERS, J.H., 1984. Sexual selection and sexual dimorphism in some herbivorous lizards. *Am. Nat.* 124: 244-254.
- CARPENTER, G.C., 1995: Modeling dominance: the influence of size, coloration, and experience on dominance relations in tree lizards (*Urosaurus ornatus*). *Herpetol. Monogr.* 9: 88-101.
- CARRASCAL, L.M., DIAZ, J.A. Y CANO, D.C., 1990. Habitat selection in *Psammodromus algirus* (Linnaeus, 1758) (Sauria: Lacertidae): age related differences. *Holarct. Ecol.* 12: 137-143

- CARRETERO, M.A. Y LLORENTE, G.A., 1993. Morfometría en una comunidad de lacértidos mediterráneos y su relación con la ecología. *Historia Animalium*, 2: 77-99.
- CASTROVIEJO, J. Y SALVADOR, A., 1970. Nota sobre herpetología del noroeste de España. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Biológica)* 68: 119-122.
- CIVANTOS, E., SALVADOR, A. Y VEIGA, J.P., (en prensa). Body size and microhabitat affect winter survival of hatchlings *Psammodromus algirus*. *Copeia*.
- CLUTTON-BROCK, T. H., 1988. *Reproductive Success*. The University of Chicago Press, Chicago
- CLUTTON-BROCK, T.H. Y ALBON, S.D., 1979: The roaring of red deer and the evolution of honest advertisement. *Behaviour* 69: 145-170.
- COLLETT, D., 1991. *Modelling binary data*. Chapman & Hall, London.
- CONGDON, J.D., DUNHAM, A.E. Y TINKLE, D.W., 1982. Energy budgets and life histories of reptiles. En: *Biology of Reptilia*, vol 13. Gans C., Huey R.B. (Eds.). Academic Press, New York: 233-271.
- COOPER W.C., 1977. Information analysis of agonistic behavioral sequences in the male iguanid lizard *Anolis carolinensis*. *Copeia* 1977: 721-735.
- COOPER W.E., MENDOCA, M.T. Y VITT L.J., 1987. Induction of orange head coloration and activation of courtship and aggression by testosterone in male broad-headed skink (*Eumeces laticeps*). *J. Herpetol.* 21:96-101.
- CREWS, D., DIAMOND, M.A., WHITTIER, J. Y MASON, R., 1985. Small body size in garter snake depend on testes. *Am. J. Physiol.* 18: 62-66.
- CHANDLER, C. R., 1995. Practical considerations in the use of simultaneous inference for multiple tests. *Anim. Behav.* 49:524-527

- CHARLESWORTH, B., 1980. *Evolution in age-structured populations*. Cambridge University Press, London, England.
- CHRISTIAN, K. A. Y WALDSCHMIDT, S., 1984. The relationships between lizard home range and body size: A reanalysis of the data. *Herpetologica* 40: 68-75
- DAAN, S. Y TINBERGEN, J., 1997. Adaptation of Life Histories. En: *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. Krebs, J.R. y Davies, N.B. (Eds.). Blackwell Sciences, Oxford: 310-334.
- DARWIN, C., 1871. *The descent of man and selection in relation to sex*. Appleton, New York.
- DENARDO, D.F. Y SINERVO, B., 1994. Effects of steroid hormone interaction on activity and home range size of male lizards. *Horm. Behav.* 28: 273-287.
- DIAZ, J.A. Y CARRASCAL, L.M., 1991. Regional distribution of a Mediterranean lizard: influence of habitat cues and prey abundance. *J. Biogeogr.* 18: 291-297
- DOBSON, F.S. Y JONES, W.T., 1985. Multiple causes of dispersal. *Amer. Nat.* 126: 855-858.
- DUGAN, B.A., 1982. The mating behavior of the green iguana, *Iguana iguana*. En: *Iguanas of the world*. Bughardt G.M. y Rand A.S. (Eds.). Noyes Publications. Park Ridge, New Jersey: 320-341.
- DUGATKIN, L.A., 1997: Winner and loser effects and the structure of dominance hierarchies. *Behav. Ecol.* 8: 583-587.
- DUGATKIN, L.A. Y BIEDERMAN, L., 1991: Balancing asymmetries in resource holding power and resource value in the pumpkinseed sunfish. *Anim. Behav.* 42: 691-692.

- DUGATKIN, L.A. Y OHLSEN, S.R., 1990: Contrasting asymmetries in value expectation and Resource Holding Power: effects on attack behaviour and dominance in the Pumpkinseed Sunfish, *Lepomis gibbosus*. *Anim. Behav.* 39: 803-804.
- ENQUIST, M. Y JAKOBSSON, S., 1986: Decision making and assessment in the fighting behaviour of *Nannacara anomala* (Cichlidae, Pisces). *Ethology* 72: 143-153.
- ENQUIST, M. Y LEIMAR, O., 1983: Evolution of fighting behavior decision rules and assessment of relative strength. *J. Theor. Biol.* 102: 387-410.
- ENQUIST, M., PLANE, E. Y RÖED, J., 1985: Aggressive communication in fulmar *Fulmarus glacialis* competing for food. *Anim. Behav.* 33: 1007-1020.
- FERGUSON, G.W. Y FOX, S.F., 1984. Annual variation of survival advantage of large juvenile side-blotched lizards, *Uta stansburiana*: its causes and evolutionary significance. *Evolution* 38: 342-349
- FERGUSON, G.W., BROWN, K.L. Y DEMARCO V.G., 1982. Selective basis for the evolution of variable egg and hatchling size in some iguanid lizards. *Herpetologica* 38: 178-188.
- FERGUSON, G.W., HUGES, J.L. Y BROWN, K.L., 1983. Food availability and territorial establishment of juvenile *Sceloporus undulatus*. En: *Lizard Ecology: Studies of a model organism*. Huey R.B., Pianka E.R., Schoener T.W. (Eds.). Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts: 134-148
- FERNER, J.W., 1974. Home range size and overlap in *Sceloporus undulatus erythrocheilus* (Reptilia: Iguanidae). *Copeia* 1974: 332-337
- FOLSTAD, I. Y KARTER, A.K., 1992. Parasite, bright males and the immunocompetence handicap. *Am. Nat.* 139: 603-622.

- FORSMAN, A., 1993. Survival in relation to body size and growth rate in the adder, *Vipera berus*. *J. Anim. Ecol.* 62: 647-655
- FORSMAN, A., 1997. Growth and survival of *Vipera berus* in a variable environment. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 70: 143-154
- FORSMAN, A. Y LINDELL, L.E., 1991. Trade-off between growth and energy storage in male *Vipera berus* (L.), under different prey densities. *Funct. Ecol.* 5: 717-723
- FORSMAN, A. Y LINDELL, L.E., 1996. Resource dependent growth and body condition dynamics in juvenile snakes: an experiment. *Oecologia* 108: 669-675
- FOX, S.F., 1975. Natural selection on morphological phenotypes of the lizard *Uta stansburiana*. *Evolution* 29: 95--107.
- FOX, S.F., 1978. Natural selection on behavioral phenotypes of the lizard *Uta stansburiana*. *Ecology* 59: 834-847.
- FOX, S.F., 1983. Fitness, home-range quality and aggression in *Uta stansburiana*. En: *Lizard Ecology: Studies of a model organism*. Huey R.B., Pianka E.R., Schoener T.W. (Eds). Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts: 149-168.
- FOX, S.F. Y ROSTKER, M.A., 1982. Social cost of tail loss in *Uta stansburiana*. *Science* 218: 692-693.
- FOX, S.F., ROSE, E. Y MYERS, R., 1981. Dominance and the acquisition of superior home ranges in the lizard *Uta stansburiana*. *Ecology* 62(4): 888-893.
- FRANCIS, R.C., 1983: Experiential effects on agonistic behaviour in the paradise fish, *Macropodus opercularis*. *Behaviour* 85: 292-313.
- FRANCIS, R.C., 1988: On the relationship between aggression and social dominance. *Ethology* 78: 223-237.

- GARLAND, T., 1985. Ontogenetic and individual variation in size, shape and speed in the Australian agamid lizard *Amphibolurus nuchalis*. *J. Zool. Lond.* 207: 425-439
- GARLAND T. Y ARNOLD, S.J., 1983. Effects of a full stomach on locomotory performance of juvenile garter snakes (*Thamnophis elegans*). *Copeia* 1983: 1092-1096.
- GIBBONS, J.W., 1972. Reproduction, growth, and sexual dimorphism in the Canebrake Rattlesnake (*Crotalus horridus atricaudatus*). *Copeia* 1972: 222--226.
- GIBBS, H.L. Y GRANT, P.R., 1987. Oscillating selection on Darwin's finches. *Nature* 327: 511-513
- HEWS, D.K., 1990. Examining hypotheses generated by field measures of sexual selection on male lizards, *Uta palmeri*. *Evolution* 44:1956-1966.
- HEWS, D.K., KNAPP, R. Y MOORE, M.C., 1994. Early exposure to androgens affects adult expression of alternative male types in tree lizards. *Horm. Behav.* 28: 96-115.
- HEWS, D.K. Y MOORE, M.C., 1995. Influence of androgens on differentiation of secondary sex characters in tree lizards, *Urosaurus ornatus*. *Gen. Comp. Endocr.* 97: 86-102.
- HORN, H.S., 1983. Some theories about dispersal. En: *The Ecology of Animal Movement*. Swingland I.R. y Greenwood P.J. (Eds.). Clarendon Press, Oxford: 54--62.
- HOSMER, D.W. Y LEMESHOW, S., 1989. *Applied Logistic Regression*. John Wiley and Sons, New York.
- HUEY, R.B., 1991. Physiological consequences of hábitat selection. *Am. Nat.* 137: s95-s115
- HUEY, R.B., 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
- JANZEN, F.J., 1993. An experimental analysis of natural selection on body size of hatchling turtles. *Ecology* 74: 332-341

- JAYNE, B.C. Y BENNETT, A.F., 1990. Selection on locomotor performance capacity in a natural population of garter snakes. *Evolution* 44: 1204-1229
- JOHNSON, M.L. Y GAINES, M.S., 1990. Evolution of dispersal: theoretical models and empirical tests using birds and mammals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 21: 449--480.
- KING, J.A., 1973. The ecology of aggressive behavior. *Ann Rev Ecol Sys* 4: 117-138.
- KREBS, J.R., 1971. Territory and breeding density in the great tit, *Parus major*. *Ecology* 52: 1-22.
- KREBS, J.R., 1982: Territorial defence in the Great Tit (*Parus major*): Do residents always win?. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 11: 185-194.
- LANDA, K., 1991a. Adaptative seasonal variation in grasshopper offspring size. *Evolution* 46: 1553-1558.
- LANDA, K., 1991b. Seasonal declines in offspring fitness and selection for early reproduction in nymph-overwintering grasshoppers. *Evolution* 46: 121-135.
- LAURIE, W.A. Y BROWN, D., 1990. Population biology of marine iguanas (*Amblyrhynchus cristatus*). II. Changes in annual survival rates and the effects of size, sex, age, and fecundity in a population crash. *J. Anim. Ecol.* 59: 529--544.
- LAURIE, W.A. Y BROWN, D., 1990. Population biology of marine iguanas (*Amblyrhynchus cristatus*). III. Factors affecting survival. *J. Anim. Ecol.* 59: 545-568
- LEBRETON, J-D., BURNHAM, K.P., CLOBERT, J. Y ANDERSON, D.R., 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecol. Monog.* 62 : 67--118.
- LECOMTE, J., CLOBERT, J. Y MASSOT, M., 1992. Sex identification in juveniles of *Lacerta vivipara*. *Amphibia- Reptilia* 13: 21-25.

- MACNAB, B., 1963. Bioenergetics and determination of home range size. *Am. Nat.* 97: 133-139.
- 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.
- MARLER, C.A. Y MOORE, M.C., 1989. Time and energy costs of aggression in testosterone implanted free-living male mountain spiny lizards (*Sceloporus jarrovi*). *Physiol. Zool.* 62: 1334-1350.
- MARLER, C.A. Y MOORE, M.C., 1991. Supplementary feeding compensates for testosterone-induced cost of aggression in male mountain spiny lizards, *Sceloporus jarrovi*. *Anim. Behav.* 42: 209-219.
- MARLER, C.A., WALSBERG, G., WHITE M.L. Y MOORE, M.C., 1995. Increased energy expenditure due to increased territorial defense in male lizards after phenotypic manipulation. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 37: 225-231.
- MARTÍN, J. Y FORSMAN, A., (in press) Social costs and development of nuptial coloration in male *Psammodromus algirus* lizards: an experiment. *Behav. Ecol.*
- MARTÍN, J. Y LOPEZ, P., 1995. Influence of habitat structure on escape tactics of *Psammodromus algirus* lizards. *Can. J. Zool.* 73: 129-132
- MARTÍN, J. Y LÓPEZ P., 1998. Shifts in microhabitats use by the lizard *Psammodromus algirus*: responses to seasonal changes in vegetation structure. *Copeia* 1998: 780-786
- MARTÍN, J. Y SALVADOR, A., 1992. Tail loss consequences on habitat use by the Iberian rock lizard *Lacerta monticola*. *Oikos* 65: 328-333

- MARTÍN, J. Y SALVADOR, A., 1993a. Tail loss reduces mating success in the Iberian rock lizard, *Lacerta monticola*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 32: 185--189.
- MARTÍN, J. Y SALVADOR, A., 1993b. Tail loss and foraging tactics of the Iberian rock-lizard, *Lacerta monticola*. *Oikos* 66: 318--324.
- MAYNARD SMITH, J., 1976: Evolution and the theory of games. *Am. Science*, 64, 41-45.
- MAYNARD SMITH, J., 1982: *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge University Press, Cambridge.
- MAYNARD SMITH, J. Y PARKER, G.A., 1976: The logic of asymmetric contest. *Anim. Behav.* 24: 159-175.
- MELLADO, J. Y MARTINEZ, F., 1974. Dimorfismo sexual en *Psammodromus algirus* (Reptilia, Lacertidae). *Doñana, Acta Vertebr.* I(2): 33-41.
- MELLADO, J., 1980. Utilización del espacio en una comunidad de lacertidos del matorral Mediterraneo en la Reserva Biologica de Doñana. *Doñana, Acta Vertebr* 7: 41-59
- MILLAR, J.S. Y HICKLING, G.J., 1990. Fasting endurance and the evolution of mammalian body size. *Funct. Ecol.* 4: 5-12
- MOLINA-BORJA, M., PADRON-FUMERO, M. Y ALFONSO-MARTIN, T., 1998: Morphological and behavioural traits affecting the intensity and outcome of male contest in *Gallotia galloti galloti* (family Lacertidae). *Ethology* 104: 314-322.
- MOORE, M.C., 1988. Testosterone control of territorial behavior: Tonic-release implants fully restore seasonal and short-term aggressive responses in free-living castrated lizards. *Gen. Comp. Endocr.* 70: 450-459.
- MORRIS, D.W., 1982. Age-specific dispersal strategies in iteroparus species: who leaves when?. *Evol. Theory* 6: 53-65.

- NIE, N.H., HULL, C.H., JENKINS, J.G., STEINBERGER, K. Y BENT, D.H., 1975. *Statistical package for the social sciences (SPSS)*. MacGraw-Hill, New York.
- NOON, B.R., 1981. Techniques for sampling habitats. En: *The use of multivariate statistics in studies of wildlife habitat*. Capen D.E. (Ed.). U.S Dep Agric For Serv. Gen Tech Rep, RM-87: 4--52
- OLSSON, M., 1992. Contest success in relation to size and residency in male sand lizards, *Lacerta agilis*. *Anim. Behav.* 44: 386-388.
- OLSSON, M. Y SHINE, R., 1997. The seasonal timing of oviposition in sand lizards (*Lacerta agilis*): why early clutches are better. *J. Evol. Biol.* 10: 369-381.
- PACKARD, G.C. Y PACKARD, M.J., 1988. The physiological ecology of reptilian eggs and embryos,. En: *Biology of the Reptilia*, Vol. 16, Ecology B: *Defense and Life History*. Gans C. y Huey R.B. (Eds.). Alan R. Liss, Inc., New York: 523--605.
- PARKER, G.A., 1974: Assessment strategy and the evolution of fighting behaviour. *J. Theor. Biol.* 47: 356-385.
- PARKER, G. A. Y RUBENSTEIN, D.I., 1981: Role assessment, reserve strategy, and acquisition of information in asymmetric animal conflicts. *Anim. Behav.* 29: 221-240.
- PÄRT., 1990. Natal dispersal in the collared flycatcher: possible causes and reproductive consequences. *Ornis. Scand.* 21: 83--88.
- PAYNE, R.J.H., 1998: Gradually escalating fights and displays: the cumulative assessment model. *Anim. Behav.* 56: 651-662.
- PÉREZ-MELLADO, V., 1998. *Psammmodromus algirus* (Linnaeus, 1758). En: *Reptiles*. Salvador, A. (Coordinador), 1998. *Fauna Ibérica*, vol. 10. Ramos, M. A. et al. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid: 307-318.

- PHILIBOSIAN, R., 1975. Territorial behavior and population regulation in the lizards, *Anolis acutus* and *A. cristatellus*. *Copeia* 1975: 428-454.
- PHILLIPS, J.A., ALBERTS, A.C. Y PRATT, N. C., 1993. Differential resource use, growth, and the ontogeny of social relationships in the green iguana. *Physiol. Behav.* 53: 81-88.
- POND, C.M., 1978. Morphological aspects and the ecological and mechanical consequences of fat deposition in wild vertebrates. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 9: 519-570
- POND, C.M., 1981. Storage. En: *Physiological ecology*. Townsend C.R., Calow P. (Eds.). Blackwell, Oxford: 190-219.
- PRATT, N.C., PHILLIPS, J.A., ALBERTS, A.C. Y BOLDA, K.S., 1994. Functional versus physiological puberty an analysis of sexual bimaturism in the green iguana, *Iguana iguana*. *Anim. Behav.* 47: 1101-1114.
- REZNICK, D.A., BRYGA, H. Y ENDLER, J.A., 1990. Experimentally induced life-history evolution in natural population. *Nature* 346: 357-359
- RICE, W.R., 1989. Analysing tables of statistical tests. *Evolution* 43:223-225
- RIECHERT, S. E., 1978: Games spiders play: behavioural variability in territorial disputes. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 3: 135-162.
- ROBERTSON, J.G.M., 1986: Male territoriality, fighting and assessment of fighting ability in the australian frog, *Uperoleia rugosa*. *Anim. Behav.* 34: 763-772.
- ROFF, D.A., 1992. *The evolution of life histories: theory and analysis*. Chapman & Hall, New York.
- ROSE, B., 1982. Lizard home ranges: methodology and functions. *J. Herpetol.* 16: 253-269
- RUBY, D., 1977. The function of the shudder displays in the lizard *Sceloporus jarrovi*. *Copeia* 1977: 110-114.

- RUBY, D.E., 1978. Seasonal change in the territorial behaviour of the iguanid lizard *Sceloporus jarrovi*. *Copeia* 1978: 430-438.
- RUBY, D.E., 1981. Phenotypic correlates of male reproductive success in the lizard *Sceloporus jarrovi*. En: *Natural Selection and Social Behaviour*. Alexander R.D: y Tinkle D.W. (Eds.). Clarion Press. New York: 96-107
- RUBY, D.E., 1984. Male breeding success and differential access to females in *Anolis carolinensis*. *Herpetologica* 40: 272-280.
- RUBY, D.E., 1986. Selection of home range site by females of the lizard *Sceloporus jarrovi*. *J. Herpetol.* 20: 466-469.
- RUBY, D.E. Y BAIRD, D.I., 1993. Effects of sex and size on agonistic encounters between juvenile and adult lizards, *Sceloporus jarrovi*. *J. Herpetol.* 27: 100--103.
- SALVADOR, A., MARTÍN, J. Y LÓPEZ, P., 1995. Tail loss reduces home range size and access to females in male lizards, *Psammodromus algirus*. *Behav. Ecol.* 6: 382-387.
- SALVADOR, A., VEIGA, J.P., MARTÍN, J. Y LÓPEZ, P., 1997. Testosterone supplementation in subordinate, small male lizards: consequences for aggressiveness, color development, and parasite load. *Behav. Ecol.* 8: 135-139.
- SALVADOR, A., VEIGA, J.P., MARTÍN, J., LÓPEZ, P., ABELANDA, M., Y PUERTA, M., 1996. The cost of producing a sexual signal: testosterone increase the susceptibility of male lizards to ectoparasitic infestation. *Behav. Ecol.* 7: 145-150.
- SAS INSTITUTE., 1988. *SAS/STAT User's guide, release 6.03 edn*. SAS Institute, Cary.
- SCHEIBE, J.S., 1987. Climate, competition, and the structure of temperate zone lizard communities. *Ecology* 68: 1424--1436.
- SCHOENER, T.W., 1968. Sizes of feeding territories among birds. *Ecology* 49:123-141

- SCHOENER, T.W. Y SCHOENER, A., 1982. Intraspecific variation in home range size in some *Anolis* lizards. *Ecology* 63(3):809-823
- SHANNON, C.E. Y WEAVER, W., 1949. *The mathematical theory of communication*. University of Illinois Press. Urbana. Illinois, USA
- SHIELDS, W.M., 1987. Dispersal and mating systems: investigating their causal connections,. En: *Mammalian Dispersal Patterns: the Effect of Social Structure on Population Genetics*. Chepko-Sade B.D. y Halpin Z.T. (Eds.). Chicago Press: 3-24.
- SIBLY, R.M. Y CALOW, P., 1986. *Physiological ecology of animals*. Blackwell, Oxford.
- SIMON, C.A., 1975. The influence of food abundance on territory size in the iguanid lizard *Sceloporus jarrovi*. *Ecology* 56: 993-998.
- SINERVO, B., Y DOUGHTY, P., 1996. Interactive effects of offspring size and timing of reproduction on offspring reproduction: experimental, maternal, and quantitative genetic aspects. *Evolution* 50: 1314-1327.
- SINERVO, B. Y HUEY, R.B., 1990. Allometric engineering. an experimental test of the causes of interpopulational differences in performance. *Science* 248: 1106-1109.
- SMITH, J.N.M. Y ARCESE, P., 1989. How fit are the floaters? Consequences of alternative territorial behaviour in a nonmigratory sparrow. *Am. Nat.* 133: 830-845.
- SMITH, R. H. Y SIBLY, R., 1985. Behavioural ecology and population dynamics: towards a synthesis. En: *Behavioural Ecology: Ecological Consequences of Adaptive Behaviour*. Smith R.H. y Sibly R. (Eds.). Blackwell Scientific, Oxford.
- STAMPS, J.A., 1977a. The relationship between resource competition, risk and aggression in a tropical territorial lizard. *Ecology* 58: 349-358.
- STAMPS, J.A., 1977b. Social behavior and spacing patterns in lizards. En: *Biology of the Reptilia*, vol 7. Gans C. y Tinkle D. (Eds.). Academic press, New York: 265-334.

- STAMPS, J.A., 1978. A field study of the ontogeny of social behavior in the lizard *Anolis aeneus*. *Behaviour* 66: 1-31.
- STAMPS, J.A., 1983a. Sexual selection, sexual dimorphism and territoriality. En: *Lizard ecology: Studies of a model organism*. Huey R.B., Pianka E.R., Schoener T.W. (Eds.). Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts: 169-204.
- STAMPS, J.A., 1983b. The relationships between ontogenetic habitat shifts, competition and predator avoidance in a juvenile lizard (*Anolis aeneus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 12: 19-34
- STAMPS, J.A. 1984a. Rank dependent compromises between growth and predator protection in lizard dominance hierarchies. *Anim. Behav.* 32: 1101-1107.
- STAMPS, J.A., 1984b. Growth cost of territorial overlap: Experiments with juvenile lizards (*Anolis aeneus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 15: 115-119.
- STAMPS, J.A., 1994. Territorial behavior: testing the assumptions. *Adv. Study. Behav.* 23: 173-232.
- STAMPS, J.A. Y KRISHNAN, V.V., 1994a. Territory acquisition in lizards: I. First encounters. *Anim. Behav.* 47: 1375-1385.
- STAMPS, J.A. Y KRISHNAN, V.V., 1994b. Territory acquisition in lizards: II. Establishing Social and spatial relationships. *Anim. Behav.* 47: 1387-1400.
- STEARNS, S.C., 1977. The evolution of life history traits: a critique of the theory and a review of the data. *Ann. Rev. Ecol. Sys.* 8: 145-175
- STENSETH, N.C Y LIDICKER, W.Z., 1992. The study of dispersal: a conceptual guide. En: *Animal Dispersal: Small Mammals as a Model*. Stenseth N.C. y Lidicker W.Z. (Eds.). Chapman & Hall, London: 5-20.



- STENSETH, N.C., 1983. Causes and consequences of dispersal in small mammals. En: *The Ecology of Animal Movement*. Swingland I.R. y Greenwood P.J. (Eds.). Clarendon Press, Oxford: 63-101.
- TAYLOR, C.R., HEGLUND, N.C., MCMAHON, T.A. Y LOONEY, T.R., 1980. Energetic cost of generating muscular force during running. *J. Exp. Biol.* 86: 9-18.
- TINKLE, D.W., 1962. Reproductive potential and cycles in female *Crotalus atrox* from northwestern Texas. *Copeia* 1962: 306-313.
- TOKARZ, R.R., 1985. Body size as a factor determining dominance in staged agonistic encounters between male brown anoles (*Anolis sagrei*). *Anim. Behav.* 33: 746-753.
- TRACY, C.R., 1982. Biophysical modelling in reptilian thermal physiology and ecology. En: *Biology of the Reptilia*, vol 12. Gans C., Pough F.H. (Eds.). Academic Press, London: 275-321.
- TRILLMICH, K.G.K., 1983. The mating system of the marine iguana (*Amblyrhynchus cristatus*). *Z. Tierpsychol.* 63: 141-172.
- TRIVERS, R.L., 1972. Parental investment and sexual selection. En: *Sexual Selection and the Descent of Man 1871-1971*. Campbell B. (Ed.). Aldine, Chicago: 136-179.
- TRIVERS, R.L., 1976. Sexual selection and resource-accruing ability in *Anolis garmani*. *Evolution* 30: 253-269.
- TURNER, F.B., 1977. The dynamics of populations of squamates, crocodylians, and rhyncocephalians. En: *Biology of the Reptilia*, Vol 7, Ecology A: *Ecology and Behaviour*. Gans C. y Tinkle D.W. (Eds.). Academic Press, London: 157-264.
- TURNER, F.B., JENNRICH, R.I. Y WEINTRAUB, J.D., 1969. Home ranges and body sizes of lizards. *Ecology* 50: 1076-1081.

- VERHULST, S., Y TINBERGEN, J.M., 1991. Experimental evidence for a causal relationship between timing and success of reproduction in the Great Tit *Parus major*. *J. Anim. Ecol.* 60: 269-282.
- VITT, L.J., 1986. Skink reproduction: *Eumeces fasciatus* in the southeastern United States, with notes on *Eumeces inexpectatus*. *J. Herpetol.* 20: 65-76.
- VITT, L.J. Y COOPER, W.E., 1985. The evolution of sexual dimorphism in the skink *Eumeces laticeps*: an example of sexual selection. *Can. J. Zool.* 63: 995-1002.
- WARNER, R. R., 1994. The use of phenotypic plasticity in coral reef fishes as tests of theory and evolutionary ecology. En: *The ecology of fishes on coral reefs*. Sale P. (Ed). Academic press, New York: 387-398.
- WARNER, R. R. Y HOFFMAN, S.G., 1980. Population density and the economics of territorial defense in a coral reef fish. *Ecology* 61: 772-780.
- WATSON, A. Y MILLER, G.R., 1971. Territory size and aggression in a fluctuating red grouse population. *J. Anim. Ecol.* 40: 367-383.
- WERNER, E. E. Y GILLIAM, J.F., 1984. The ontogenetic niche and species interaction in size structure populations. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15: 393--425.
- WHARTON, C.H., 1966. Reproduction and growth in the Cotton mouths, *Agkistrodon piscivorus* Lacépède, of Cedar Keys, Florida. *Copeia* 1966:149--161.
- WILBUR, H.M. Y MORIN, P.J., 1988. Life history evolution in turtles. En: *Biology of Reptilia*, vol 16. Ecology B. *Defence and life history*. Gans C. y Huey R.B. (Eds.). Liss, New York: 387-439.
- WILEY, R.H., 1981. Social structure and individual ontogenies: problems of description, mechanism and evolution. *Perspectives in Ethology* 4: 105-133.

- WINGFIELD, J.C., 1985. Short-term changes in plasma levels of hormones during establishment and defense of a breeding territory in male song sparrows, *Melospiza melodia*. *Horm. Behav.* 19: 174-187.
- WINGFIELD, J.C., BALL, G.F., DUFTY, A.M., HEGNER, R.E., Y RAMENOFKY, M., 1987. Testosterone and aggression in birds. *Am. Sci.* 75: 602-608.
- WITTENBERGER, J., 1981. *Animal social behavior*. Duxbury Press, Boston.
- WONG, K.T., 1985. *An investigation of growth and survival rates of marine iguanas on the Galapagos*. Diploma in Statistics Dissertation, University of Cambridge.
- WOOLFENDEN, G.E. Y FITZPATRICK, J.W., 1978. The inheritance of territory in group-breeding birds. *Bioscience* 28: 104-108.
- YASUKAWA, K. Y BICK, E.I., 1983: Dominance hierarchies in dark-eyed juncos (*Junco hyemalis*): a test of game-theory model. *Anim. Behav.* 31: 439-448.

