

Dibujo de la portada: macho adulto (individuo 422) de *Podarcis lilfordi balearica*, realizado por Alicia Isabel León Lobera.

Imágenes de la contraportada: fotografías dorsales de machos y hembras adultos de *Podarcis lilfordi balearica* / Mapa histórico del puerto de Mahón (Londres, 1744). Fuente: Instituto Geográfico Nacional.

Rasgos de la historia natural y dominancia
en la lagartija balear, *Podarcis lilfordi*
(Squamata, Lacertidae)

Alicia Isabel León Lobera



VNiVERSIDAD
D SALAMANCA

CAMPUS DE EXCELENCIA INTERNACIONAL

Facultad de Biología

Departamento de Biología Animal, Parasitología,
Ecología, Edafología y Química Agrícola

TESIS DOCTORAL

Rasgos de la historia natural y dominancia
en la lagartija balear, *Podarcis lilfordi*
(Squamata, Lacertidae)

Memoria presentada por la Licenciada en Biología Alicia Isabel León Lobera
para optar al título de Doctor en Biología por la Universidad de Salamanca
bajo la dirección del Dr. Valentín Pérez Mellado.

Salamanca, 2021

“Reptiles are abhorrent because of their cold body, pale color, cartilaginous skeleton, filthy skin, fierce aspect, calculating eye, offensive smell, harsh voice, squalid habitation and terrible venom; wherefore their Creator has not exerted his powers to make many of them”.

Linnaeus, 1797

“Reptiles and amphibians are sometimes thought of as primitive, dull and dimwitted. In fact, of course, they can be lethally fast, spectacularly beautiful, surprisingly affectionate and very sophisticated”.

Sir David Attenborough
Life in cold blood, 2008

*A mis padres y
a mi hermano*

A David

D. Valentín Pérez Mellado, Catedrático de Zoología del Departamento de Biología Animal, Parasitología, Ecología, Edafología y Química Agrícola de la Facultad de Biología de la Universidad de Salamanca,

Certifica:

Que la tesis doctoral titulada “**Rasgos de la historia natural y dominancia en la lagartija balear, *Podarcis lilfordi* (Squamata, Lacertidae)**” ha sido realizada bajo su dirección por la Licenciada en Biología **Alicia Isabel León Lobera** en el Departamento de Biología Animal, Parasitología, Ecología, Edafología y Química Agrícola de la Facultad de Biología de la Universidad de Salamanca, que reúne todos los requisitos científicos y formales para ser defendida y optar al título de Doctora en Biología por la Universidad de Salamanca, y autoriza a que sea evaluada.

En Salamanca, a de febrero de 2021

Fdo. Valentín Pérez Mellado

AGRADECIMIENTOS

Cuando esta tesis empezó a tomar forma pensé que los agradecimientos serían pan comido. Y ahora que me enfrento a la tarea titánica de plasmar sobre el papel la ayuda y el apoyo recibidos de tanta gente, ya no estoy tan segura. Pero como dijo Groucho Marx, vayamos por partes (contratantes).

Gracias a la Universidad de Salamanca, por el contrato predoctoral que he disfrutado durante cuatro años, y al Ministerio de Economía y Competitividad y el Ministerio de Ciencia, Innovación y Universidades por el proyecto CGL2015-68139-C2-2-P, que ha ayudado en parte al desarrollo de esta tesis.

Gracias a Valentín, por darme la oportunidad de realizar este trabajo. Por la confianza durante todos estos años, y por plantearme la posibilidad de hacer un estudio clásico tan chulo en un entorno privilegiado. Desde el nudo ballestrinque hasta coronar el imponente *Es Vaixell*, pasando por procesar infinitas (o eso parecían) lagartijas a toda velocidad; contigo he aprendido una barbaridad y estoy muy agradecida.

Gracias a los compañeros y amigos del depar. Sois gente muy especial y llena de talento: Mario, Zaida, me encanta saber que en Palencia (con P) hay grandes científicos como vosotros. Abraham, tú no eres palentino por poquito, pero... ¡ya quisiera atrapar tantos herpetos como tú! Ana, gracias por tus enseñanzas y tu ayuda en Menorca, que una isla tan chiquita parece enorme cuando acabas de aterrizar. Y Gonza, gracias por abrirme las puertas de tu casa en El Tiemblo, por las cervezas fresquitas en la laguna de Galín Gómez y por las innumerables charlas sobre la vida, el universo y lo de que a los modernos les guste Raphael. Esas *cyreni* nos esperan.

En Salamanca, mi ciudad adoptiva, he conocido a mucha gente que merece estar aquí. Álex, mi simbionte. Por convertirnos en expertos en Microbiología en una noche, por las *próbeas*, por el cóctel Stark y por todo. Te quiero 3000 y estoy muy orgullosa de ti. Marian, por confiarme tus mopitas,

llaves y DNI a los minutos de conocernos. Carlosi, orgulloso montehermoseño, pajarero y factor de caos en todos los juegos de mesa, nunca cambies (ni dejes de ser tan gracioso al comer). David, aunque preguntases siempre cuando las dos horas de Edafología estaban a punto de terminarse, te lo perdono por tu arroz zamorano. Y Eva, eres irrepetible y genial. Como dijo Ian Malcolm, la vida se abre camino, y yo espero que tú estés siempre en el mío.

A Salamanca también tengo que agradecerle varias hornadas de alumnos de Máster con los que he disfrutado enormemente. Hay dos generaciones que merecen una mención especial: la primera, por lo que todo el mundo sabe, pero también por las risas a trío que te hacen retroceder en una carretera en Mallorca, por los *Time's Up!* nocturnos, por su entusiasmo y dedicación bajo las gaviotas y sobre las *Carlina* en la isla del Aire, por los karaokes y por hacerme ver que soy capaz de enseñar con más o menos éxito. Y la última, por Valen (y Adri), Víctor (y Sara) y Santi. Por todos los rincones mágicos que vamos a recorrer. Sois mi panda de vilanos, y aunque los vientos soplen fuerte volaremos en la misma dirección.

Dos personas más me ha regalado esta ciudad siena tostada: Fernando Silla, por `setwd()` siempre conmigo en los cursos de R y reírte de mis chistes, por tu cercanía y por ser más majo que las pesetas. Y Peri. Por los maratones del *Abridged* y por lo buen chaval que eres.

Imposible olvidarme de Palencia (con P) y de mis amigos de allí. Nunca cambiéis. El guerrero Garri, lo que siempre me he reído contigo no hay forma de agradecerlo. Plà, por ser como eres. Chamo, porque no hay fuente de sabiduría popular como la tuya. Y Mouka, la sabia, la serena, la luz que me acompaña desde que tengo memoria. Te telecomprendo, te quiero un montón y estoy muy orgullosa de ti.

A toda la gente de la isla del Rey. En especial a Xiscu, Marga y Toni, por vuestra ayuda, pero sobre todo por vuestra amistad y cariño. Me salvasteis de empezar a hablar con las *sargantanas*, que a punto estuve en más de una ocasión. A ellas también les agradezco su colaboración, su sabotaje,

su curiosidad y su recelo. Con todo el tiempo que hemos pasado juntas, estoy segura de que también han escrito una tesis sobre mí. Al fin y al cabo (*spoiler alert*) yo también cambiaba estacionalmente mi coloración.

Although we've never personally met, there are three people who were key to this thesis' completion: Alexandra Elbakyan, creator of Sci-Hub, which provides access to research papers just as it should be: free and worldwide. Thank you so much and hang in there! Nick Casey, whose patience got me through the first, tough steps meeting sir Ranges 9. Spanish computers are evil, aren't they? And last (but not least!) Hannah Weller. I can't be grateful enough for your kind help and support despite my endless emails. You're such an amazing scientist!

Y llegó el turno de aquellos que han contribuido a mantenerme cuerda durante todos estos años, pues por muchos kilómetros que nos separen nunca me han faltado su amor y su apoyo incondicionales, distancia de seguridad y mascarilla mediante en estos tiempos extraños que corren. Papá, mamá, os quiero y no sé cómo agradeceros todo lo que hacéis por mí. Soy quien soy gracias a vosotros, y esta tesis es solo una millonésima parte de todo lo que me habéis ayudado a conseguir. A mi hermano Nato, el mejor de este mundo y de cualquier otro multiverso. Te quiero y te admiro, y te dedico este libro gordo. Somos peregrinos en una tierra de infieles. A Seila, por correr junto a mi hermano y cuidarlo.

A mis tíos Cuca y Jose, por todo vuestro cariño y amor por la naturaleza. Creo que tenéis parte de culpa en que me gusten tanto los animales. A la familia Sánchez Vicente, que son tantos que no me caben aquí. Porque desde el primer momento me he sentido bienvenida entre vosotros. Por incluirme en todos los planes, por los hornazos y por Sardón de los Frailes. Os quiero.

Y solo quedas tú, David. Por aparecer donde y cuando menos me lo esperaba y permanecer a mi lado en la riqueza y en la pobreza. Por tu risa contagiosa, por tu entusiasmo, por el conocimiento asentado y esa canción de *Queen*. Porque sí. Por todo. Siempre estás ahí, y nunca me he sentido lejos de ti. Esta tesis también es tuya. Te quiero.

ÍNDICE

Resumen - Abstract	19
1. Introducción	25
La importancia de la historia natural	27
Dos enfoques y un objetivo	29
Los diferentes niveles de estudio	31
Parcelas experimentales	33
Objetivos	35
2. Material y Métodos	37
Zona de estudio	39
Islas Baleares	39
Isla del Rey	40
Especie en estudio: Lagartija balear, <i>Podarcis lilfordi</i> (Günther, 1874)	45
Metodología general	49
Periodo de estudio	49
Parcela experimental	49
Captura y marcaje de individuos	51
Identificación fotográfica	52
Análisis estadísticos	54
3. Dominios vitales	57
Resumen	59
Introducción	61
Material y Métodos	64
Dominios vitales	64
Registros focales	67

Análisis estadísticos.....	69
Resultados.....	70
Dominio vital.....	70
Conducta y uso del tiempo.....	77
Discusión.....	78
Anexo I.....	84
Anexo II.....	86
Anexo III.....	87
Anexo IV.....	90
4. Coloración	93
Resumen.....	95
Introducción.....	97
Material y Métodos.....	99
Coloración dorsal y ventral.....	99
Cambio estacional.....	101
Análisis estadísticos.....	102
Resultados.....	103
Adultos.....	103
Subadultos.....	112
Cambio estacional.....	117
Discusión.....	126
Anexo.....	130
5. Dimorfismo sexual y Emparejamiento	135
Resumen.....	137
Introducción.....	139
Material y Métodos.....	141
Dimorfismo sexual.....	141

Emparejamiento	142
Análisis estadísticos.....	143
Resultados.....	146
Dimorfismo sexual.....	146
Emparejamiento	151
Discusión.....	159
6. Dominancia	165
Resumen.....	167
Introducción.....	169
Material y Métodos.....	171
Diseño experimental.....	171
Análisis estadísticos.....	174
Resultados.....	177
Pruebas en terrario.....	177
Agresiones en campo	185
Discusión.....	188
Anexo.....	193
7. Discusión general	195
8. Conclusiones	205
9. Referencias	211

RESUMEN

Los estudios experimentales sobre cualquier especie no podrían realizarse sin una base sólida de su biología y de su historia natural. Sin embargo, para la obtención de estos datos se requiere una gran cantidad de tiempo, energía y perseverancia, especialmente en los estudios a largo plazo a nivel individual. Este tipo de estudios monitorizan un muestreo compuesto por animales individualmente reconocibles, lo que permite obtener medidas repetidas de los rasgos estudiados. Así, el acceso a un número suficiente de individuos reconocibles con estrategias vitales conocidas proporciona la posibilidad de preguntarse, y responder, a una amplia variedad de preguntas novedosas, de otro modo inaccesibles, permitiendo realizar análisis estadísticos y/o experimentos que aislen el efecto de rasgos concretos, imposibles de realizar sobre muestras de individuos desconocidos.

En la presente tesis doctoral se pretende conocer de manera precisa los rasgos vitales de una población de la lagartija balear, *Podarcis lilfordi*, así como su dinámica a nivel individual. Para ello, se realizó un muestreo de captura-recaptura a lo largo de tres años, abarcando seis meses diferentes desde abril a septiembre, sobre una parcela experimental. Durante el periodo de estudio se ha obtenido información de varios aspectos de la historia natural de las lagartijas, como sus dominios vitales, su coloración y variabilidad estacional, los rasgos de dimorfismo sexual y los patrones de emparejamiento. Mediante estos datos se establecerá la influencia de tales rasgos individuales en las interacciones intraespecíficas y, por lo tanto, su efecto en la dominancia.

Los resultados generales indican que la población estudiada de lagartija balear se mueve en dominios vitales de reducido tamaño, a los que los individuos son fieles. El valor otorgado a dichos dominios vitales resuelve las interacciones agresivas entre vecinos invariablemente a favor de los residentes en el dominio vital. Asimismo, se observa una reducción de la agresión entre vecinos. Sin embargo, cuando el factor de residencia desaparece, la coloración dorsal predice el resultado

de las disputas entre machos, mucho más coloridos que las hembras. No obstante, ambos sexos manifiestan cambio estacional en su coloración dorsal, aunque con funciones diferentes. Durante la época de apareamiento también se encontraron indicios de la existencia de vigilancia de pareja, así como de la notable fidelidad entre las parejas observadas. Por último, la dominancia es objeto de selección de pareja y, en las hembras, la dominancia de la pareja aparece como único factor relevante en su propia dominancia.

ABSTRACT

Experimental studies about any species could not be carried out without a solid foundation about its biology and natural history. However, a great amount of time, energy and perseverance are required in order to collect these data, especially in long-term studies at individual level. This kind of studies monitor individually recognisable animals, which allows to get repeated measures of the studied traits. Thus, access to enough numbers of recognisable individuals with known life histories provides the possibility of asking, and answering, a wide range of novel questions that are otherwise inaccessible, allowing to conduct statistical analyses and/or experiments that isolate the effect of particular traits, impossible to perform on a sample of unknown individuals.

In this thesis, we aim to know in a precise way the life-history traits of a population of Lilford's wall lizard, *Podarcis lilfordi*, as well as its dynamic at individual level. To do so, a capture-recapture study spanning three years from April to September was carried out on an experimental plot. During the study period, information about several aspects of the lizards' natural history, such as their home ranges, their coloration and seasonal variability, the traits of sexual dimorphism and their pairing patterns, was gathered. Through the use of these data the influence of such individual traits on intraspecific interactions and thus, their effect on dominance, will be established.

General results show that the studied population of Lilford's wall lizard moves around small-sized home ranges, to which individuals are faithful. The value given to said home ranges decides the outcome of aggressive interactions among neighbours invariably favoring the residents of the home range. Additionally, reduced aggression between neighbours is observed. However, when residency factor is nonexistent, dorsal coloration predicts the outcome of male contests, much more colourful than females. Nevertheless, both sexes manifest seasonal change in their dorsal coloration, although for different reasons. Evidences for mate guarding, as well

as remarkable fidelity among observed pairs, were also found during mating season. Lastly, dominance is subject to mate choice and, in females only, mate dominance appears as the only significant factor regarding females own dominance.

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN



“Our science will always need naturalists and observers as well as experimenters”.

Niko Tinbergen
On aims and methods of Ethology, 1963

La importancia de la historia natural

La **historia natural**, definida por Tewksbury *et al.* (2014) como “la observación y la descripción del mundo natural, con el estudio de los organismos y su relación con el entorno como punto fundamental”, constituye la base para el conocimiento de la biología de una especie y su papel en el ecosistema (Bury, 2006; Lindenmayer *et al.*, 2012). El propio Darwin, considerado el padre de la Biología moderna, tuvo un inicio naturalista que le condujo a la escritura de su obra más famosa y a defender la teoría de la Evolución (Darwin, 1859).

A menudo la comprensión de la historia natural de una especie requiere investigación a medio o largo plazo, dado que algunos rasgos, como la longevidad, son difíciles de determinar de otra forma (Fitch, 2006). Asimismo, muchos procesos ecológicos suceden a un ritmo que no puede ser detectado a lo largo de un periodo relativamente corto de tiempo (Fitch, 2006). A pesar, o quizás precisamente por ello, la corriente actual predominante en la mayoría de las instituciones académicas favorece los estudios bioquímicos y/o moleculares, que producen resultados relativamente rápidos, frente a la investigación a largo plazo (Greene y Losos, 1988; Tewksbury *et al.*, 2014), hasta el punto de apodarla “la Cenicienta de la ciencia: repudiada y mal pagada” (Nisbet, 2007). De hecho, varios autores han señalado el declive en la investigación de la historia natural (Suarez y Tsutsui, 2004; Schmidly, 2005; McCallum y McCallum, 2006; pero ver Arnold, 2003), lo que, en algunos países, podría reflejar el desinterés público en la naturaleza (Balmford *et al.*, 2009) y conllevar implicaciones nefastas para la ciencia y la humanidad: para que la

conservación tenga éxito, la vida silvestre y su entorno han de tener valor *per se* en nuestra sociedad (Greene y Losos, 1988).

En cualquier caso, el conocimiento directo de los organismos continúa siendo vital, pues la integración de dicho conocimiento resulta cada vez más importante para contextualizar y traducir apropiadamente los resultados obtenidos en los estudios celulares, moleculares y genómicos (Bury, 2006; Tewksbury *et al.*, 2014) (Figura 1):

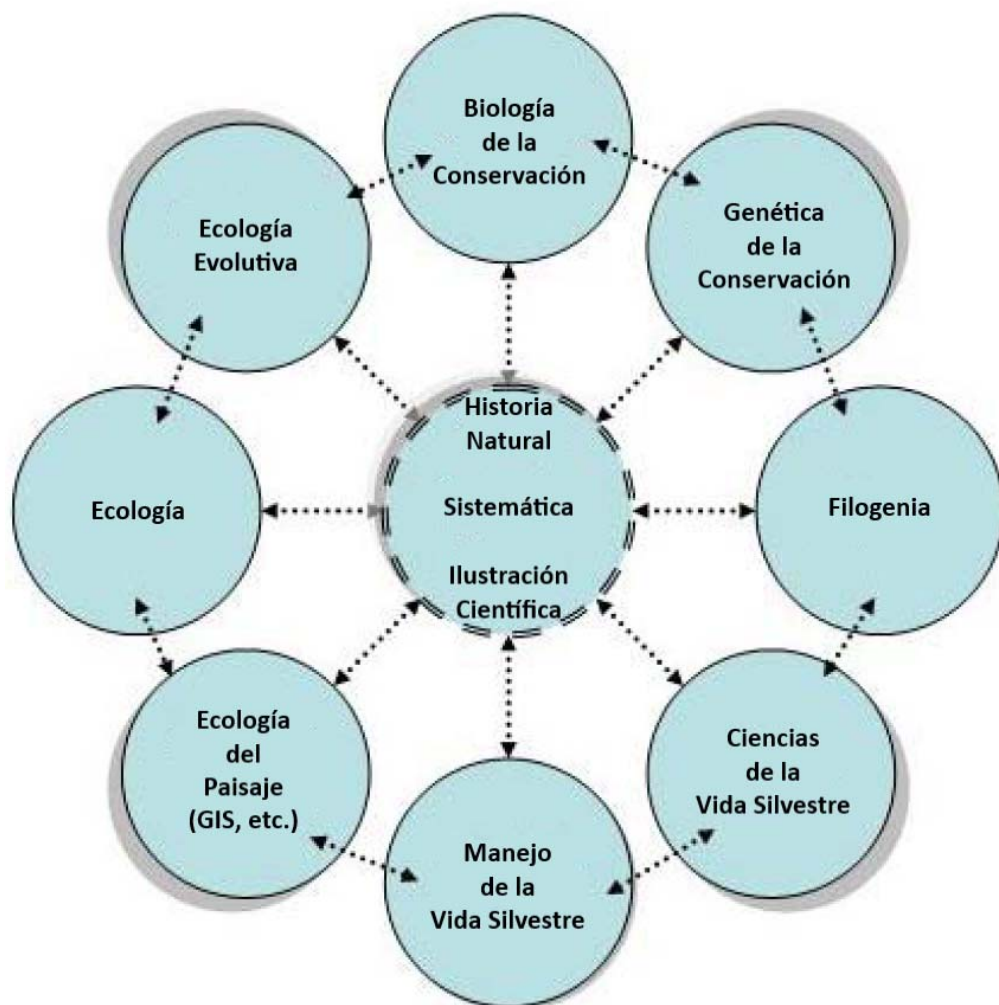


Figura 1. Representación de las relaciones internas de las diferentes disciplinas biológicas (modificado de Bury, 2006).

Así, la historia natural y la biología de campo son parte del repertorio utilizado para responder numerosas preguntas, particularmente en los estudios de conservación y manejo. Sin embargo, los datos necesarios no son sencillos de obtener: se requiere una gran cantidad de tiempo, energía y perseverancia para realizar trabajo de campo (Pianka, 2002). Asimismo, como ocurre en cualquier otro tipo de investigación científica, los datos obtenidos han de ser estadísticamente robustos, contar con un tamaño suficiente de muestra sin caer en la pseudoréplica y ser temporal y geográficamente representativos (McCallum y McCallum, 2006), lo cual no siempre resulta posible. Aun así, el valor de los datos obtenidos merece la pena pues, entre otras muchas posibilidades, permiten cuantificar las respuestas ecológicas al cambio ambiental, comprender fenómenos complejos del ecosistema que ocurren a lo largo de periodos prolongados de tiempo, proporcionar datos ecológicos vitales para el desarrollo de modelos teóricos, promover la investigación multidisciplinar y recoger los datos necesarios para la elaboración de políticas de protección medioambiental y/o de gestión de ecosistemas (Lindenmayer *et al.*, 2012).

En resumen, la buena historia natural es una fuente de información inestimable y atemporal para las ciencias biológicas (Schmidly, 2005). Además, a menudo los naturalistas o los biólogos de campo son los que poseen la comprensión más amplia y profunda de las especies en los paisajes y ecosistemas (Bury, 2006). Por último, el trabajo de campo es clave para el conocimiento profundo de una especie: los estudios experimentales sobre la misma no podrían realizarse sin una base sólida de su biología.

Dos enfoques y un objetivo

De acuerdo a la duración, existen dos principales enfoques en las investigaciones en Ecología: los estudios transversales (*cross-sectional studies*) y los estudios longitudinales (*longitudinal studies*).



Los **estudios transversales**, o **puntuales**, tienen lugar en un único momento temporal, sirviéndose otros lugares y/o individuos como réplicas (Legrand *et al.*, 2012), mientras que los **estudios longitudinales** emplean medidas repetidas en un mismo lugar y/o individuo a lo largo de periodos continuos de tiempo (Lindenmayer *et al.*, 2011). Por ello, suelen también denominarse estudios **a largo plazo**.

Como ventajas, los estudios puntuales aportan conocimiento sobre los patrones espaciales de distribución y abundancia, así como las relaciones de los organismos con su hábitat de una manera relativamente rápida y asequible. Sin embargo, pueden resultar problemáticos si las poblaciones o ecosistemas estudiados experimentan variabilidad sustancial en sus condiciones (Maron *et al.*, 2005) o si, por el contrario, requieren un prolongado periodo de tiempo para mostrar tendencias (Liz *et al.*, 2019). También pueden resultar inadecuados cuando existen grandes, pero poco estudiadas, diferencias entre lugares o poblaciones en su historia medioambiental y que pueden interferir en los resultados observados (Blois *et al.*, 2013; Wogan y Wang, 2018).

Los estudios a largo plazo pueden superar algunas de estas limitaciones potenciales, aunque su mantenimiento durante periodos prolongados de tiempo suele ser complicado y económicamente costoso (Caughlan y Oakley, 2001; Lovett *et al.*, 2007). Sin embargo, resultan esenciales en el estudio de procesos ecológicos lentos (sucesiones, dinámica de poblaciones), raros (perturbaciones tales como los incendios, inundaciones, sequías, epidemias, erupciones volcánicas), episódicos (patrones en la reproducción), con alta variabilidad anual (parámetros ambientales), sutiles (pérdida de nutrientes en ecosistemas) y/o complejos (Franklin, 1989) (Figura 2):

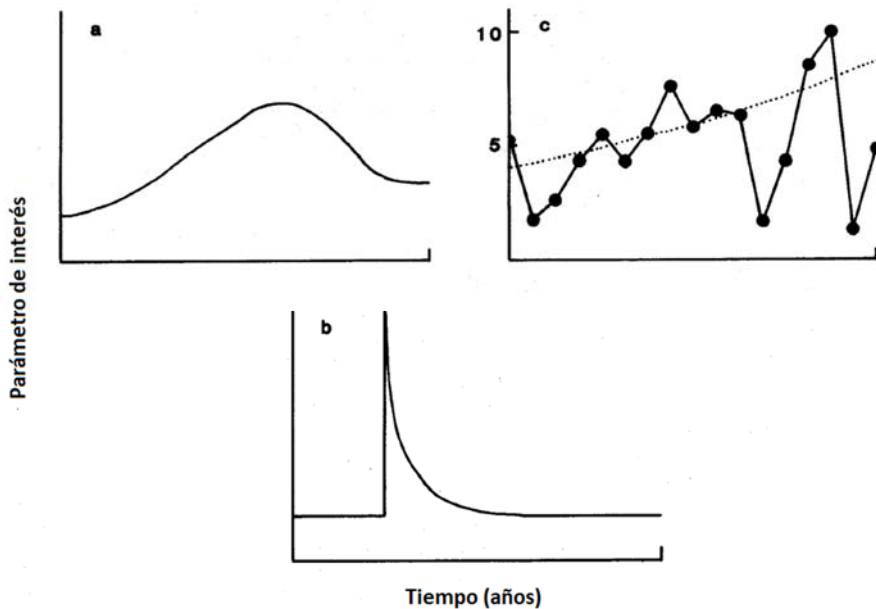


Figura 2. Representación de diferentes situaciones en las que los estudios a largo plazo resultan útiles: a) procesos lentos, b) eventos raros y c) cambios sutiles (modificado de Strayer *et al.*, 1986).

Aunque existen muchos matices propensos a la discusión a la hora de determinar qué constituye “a largo plazo”, Strayer *et al.* (1986) consideran como tales aquellos estudios que continúan más allá del tiempo de generación del organismo estudiado o, en cualquier caso, son lo suficientemente prolongados como para cuantificar los procesos clave en la investigación.

Los diferentes niveles de estudio

Existen dos categorías principales de estudios a largo plazo, de acuerdo al nivel biológico considerado. Los estudios a **nivel poblacional** analizan el tamaño, estructura y distribución de poblaciones concretas, pero no monitorizan animales marcados individualmente y/o reconocibles. Permiten obtener importantes datos para el control y seguimiento de la demografía y dinámica de las poblaciones (Armstrong

y Ewen, 2013), incluyendo el impacto de las actividades humanas (Taylor-Brown *et al.*, 2019) y del cambio climático (Cotton, 2003; Huey *et al.*, 2009) sobre estas, permitiendo incluso realizar predicciones sobre su estado futuro (Lawler *et al.*, 2006). También ofrecen valiosos datos sobre la ecología trófica de las especies (Pérez-Cembranos *et al.*, 2016). Sin embargo, a menudo los estudios poblacionales tienen dificultades para identificar las causas inmediatas de los cambios en la población, ya que suele ser complicado distinguir entre los efectos de tales cambios en el éxito reproductor, la supervivencia, la emigración y la inmigración (Clutton-Brock y Sheldon, 2010). Además, también presentan severas limitaciones a la hora de explorar los efectos del comportamiento social en la reproducción y la supervivencia, por lo que su capacidad de explicar la evolución de estrategias reproductivas es muy limitada.

Por tanto, los registros a largo plazo de las estrategias vitales individuales suelen ser necesarios para evaluar sus costes y beneficios en el *fitness* o aptitud biológica. Así, los estudios a **nivel individual** monitorizan un muestreo compuesto por animales individualmente reconocibles, permitiendo, por ejemplo, evaluar los efectos de las relaciones sociales en la supervivencia y el éxito reproductor (Clutton-Brock y Sheldon, 2010): en muchas poblaciones animales, el estatus social de los individuos, así como sus relaciones con otros miembros del grupo y/o sus “vecinos”, influyen de manera muy importante en su supervivencia y éxito reproductor (Bull *et al.*, 1998; Leu *et al.*, 2011b; Borgmans *et al.*, 2020). Otra importante ventaja derivada de los estudios individuales a largo plazo es la obtención de medidas repetidas, que permiten estimar la magnitud y dirección de la selección en los rasgos estudiados (Johnson *et al.*, 2010; Grimm-Seyfarth *et al.*, 2019), pues los efectos relativos de esta pueden variar a nivel poblacional e individual (Grimm-Seyfarth *et al.*, 2018). De este modo, el acceso a un número suficiente de individuos reconocibles con estrategias vitales conocidas proporciona la posibilidad de preguntarse, y responder, a una amplia variedad de preguntas novedosas, de otro modo inaccesibles (Clutton-Brock y Sheldon, 2010), lo que permite análisis

estadísticos y/o experimentos que aislen el efecto de rasgos concretos, imposibles de realizar sobre muestras de individuos desconocidos.

Parcelas experimentales

Las **parcelas experimentales** son un método muy común en los estudios tanto a nivel poblacional como especialmente en el individual. Típicamente consisten en la selección de un lugar concreto de estudio, su delimitación física o virtual, su descripción exhaustiva y la captura y marcaje de todos los individuos allí observados, obteniendo simultáneamente medidas de los rasgos estudiados, como el tamaño corporal, el peso o la coloración, situando espacialmente cada recaptura visual posterior de cada individuo observado. En ocasiones, se establecen varias parcelas, modificando algunos aspectos en las mismas (Stamps, 1977a; Calsbeek *et al.*, 2002; Hardwick *et al.*, 2015) y/o variando sus localizaciones intencionadamente (Ruby y Dunham, 1987) para estudiar los efectos de tales cambios en los individuos.

Aunque no todos emplean parcelas experimentales, los estudios de una población han sido abundantes en reptiles y especialmente en lagartos, desde los trabajos clásicos de Tinkle y Dunham en el género *Sceloporus* (Tinkle, 1971; Tinkle y Dunham, 1986; Tinkle *et al.*, 1993), los de Losos y Schoener en el género *Anolis* (Schoener y Schoener, 1976, 1978; Losos *et al.*, 1991) hasta Bull y sus docenas de estudios sobre la especie *Tiliqua rugosa* (Satrawaha y Bull, 1981; Bull, 1987, 1988; Bull *et al.*, 1991) durante más de 40 años (Norval y Gardner, 2020).

También se han llevado a cabo estudios de parcela en varias especies de lacértidos mediterráneos (Tabla 1), principalmente para estudiar los dominios vitales y uso del espacio y el tiempo, así como para la caracterización de sus **estrategias vitales** (*life-history traits*), esto es, del conjunto de **rasgos** conformados por la selección natural para maximizar el rendimiento de la reproducción en un ambiente concreto (Stearns, 1976):

Especie	Rasgos estudiados	Autores
<i>Iberolacerta cyreni</i>	Dinámica población Uso del espacio Uso del espacio/tiempo	Aragón <i>et al.</i> , 2001 Martín y Salvador, 1997 Pérez-Mellado <i>et al.</i> , 1988
<i>Lacerta schreiberi</i>	Uso del espacio	Marco, 1996
<i>Podarcis guadarramae</i>	Uso del espacio	Diego-Rasilla y Pérez-Mellado, 2003 Gil-Costa <i>et al.</i> , 1988
<i>Podarcis lilfordi</i>	Dinámica población Uso del espacio	Pérez-Mellado <i>et al.</i> , 2015 Pérez-Mellado <i>et al.</i> , 2013
<i>Podarcis liolepis</i>	Uso del espacio	Swallow y Castilla, 1996
<i>Podarcis muralis</i>	Estrategia vital Ecología trófica Uso del espacio	Barbault y Mou, 1988 Mou y Barbault, 1986 Edsman, 1986 Boag, 1973
<i>Zootoca vivipara</i>	Dinámica población	Heulin <i>et al.</i> , 1997

Tabla 1. Algunos ejemplos de trabajos de parcela realizados en varias especies de lacértidos mediterráneos y los rasgos de las estrategias vitales estudiados.

En el caso de las especies insulares, la variación en los rasgos de las estrategias vitales, así como en el comportamiento social (Stamps y Buechner, 1985; Pérez-Cembranos y Pérez-Mellado, 2015a) entre islas es común, al tratarse de poblaciones geográficamente separadas sometidas a ambientes diferentes. Asimismo, otras características de las islas, como la escasez o impredecibilidad de sus recursos (Pérez-Cembranos *et al.*, 2016) o la baja presión de depredación (Cooper, Pyron, *et al.*, 2014), influyen sobre el desarrollo de sus poblaciones. Sin embargo, los estudios detallados y, sobre todo, realizados siguiendo un enfoque integral de múltiples rasgos a nivel individual en poblaciones concretas de lacértidos aún son escasos.

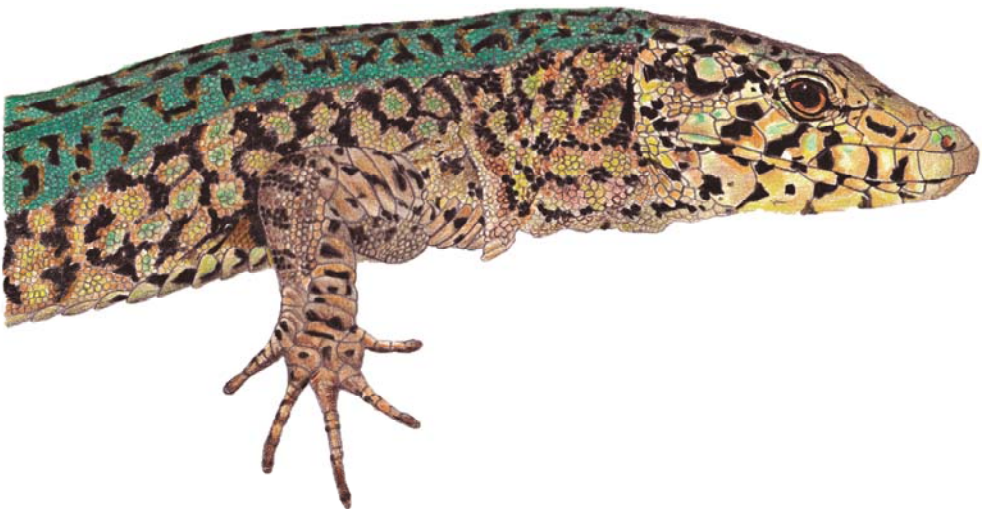
Objetivos

El objetivo general de esta tesis es alcanzar un conocimiento preciso de los rasgos vitales de una población de la lagartija balear, *P. lilfordi*, y de su dinámica a nivel individual, mediante la obtención de información de varios aspectos de la historia natural de las lagartijas, como sus dominios vitales, su coloración y variabilidad estacional, los rasgos de dimorfismo sexual y los patrones de emparejamiento. Estos datos permitirán establecer la influencia de tales rasgos individuales en las interacciones intraespecíficas y, por lo tanto, su efecto en la dominancia.

De este modo, se determinará el uso del espacio y del tiempo de los individuos de la población a lo largo del periodo de estudio, investigando la influencia de factores individuales en dichos usos (Capítulo 3). Asimismo, se examinarán la coloración individual y sus cambios estacionales y ontogenéticos en ambos sexos (Capítulo 4), así como el dimorfismo sexual en coloración (Capítulo 4) y en tamaño corporal (Capítulo 5). Se estudiará también el papel de los caracteres de coloración y tamaño corporal en la selección y formación de parejas (Capítulo 5). Los procesos de emparejamiento y las conductas relacionadas, como la selección y vigilancia de pareja, también se analizarán (Capítulo 5). Por último, integrando todos estos rasgos de la historia natural de la especie, se estudiará su influencia en el establecimiento de la dominancia entre individuos, tanto en experimentos en cautividad, como en las interacciones observadas en libertad (Capítulo 6).

CAPÍTULO 8

CONCLUSIONES



CONCLUSIONES

1. No existen diferencias entre los sexos en el tamaño de los dominios vitales en la población de *P. lilfordi* en la isla del Rey. Sin embargo, los factores individuales que influyen en el tamaño del dominio vital son diferentes en machos y hembras.
2. Ambos sexos son fieles a sus dominios vitales durante al menos dos años. Dichos dominios son notablemente pequeños, posiblemente debido a una mayor abundancia y/o variedad de recursos tróficos con respecto a otras poblaciones, así como por el carácter fuertemente antropizado del islote.
3. La actividad humana también influye directamente sobre la disponibilidad de los diferentes microhábitats, cuyo uso es diferencial, siendo los sustratos rocosos consistentemente seleccionados y las zonas desbrozadas evitadas por ambos sexos. Por tanto, la conservación de los viejos muros sin cementar, así como de la vegetación original, resultan claves para la supervivencia de *P. lilfordi* en la isla del Rey.
4. Existen diferencias en la coloración dorsal entre adultos y subadultos. Por el contrario, la coloración ventral es uniforme para ambas clases de edad, tanto en machos como en hembras.
5. Se confirma la existencia de dimorfismo sexual en la coloración dorsal, especialmente acusado en la época reproductora, lo que supone la primera evidencia del cambio estacional en la coloración de *P. lilfordi*.
6. Tanto la magnitud como la velocidad de este cambio difieren entre sexos, lo que sugiere distintas funciones para machos y hembras, quizás constituyendo una señal compleja que facilitaría el reconocimiento individual tanto en adultos como en subadultos. En el caso de las hembras podría actuar también como un



- posible mecanismo de defensa ante el acoso post-fecundación de los machos, mediante la señalización del estado reproductor.
7. Los factores determinantes del emparejamiento difieren en los sexos. En el caso de los machos, los individuos dominantes tienen mayor probabilidad de tener pareja, mientras que en hembras el único factor relevante es la condición corporal.
 8. Las parejas se mantienen juntas durante al menos un año, con un notable grado de fidelidad entre sí y al dominio vital que habitan.
 9. Los resultados también confirman la existencia de vigilancia de pareja, así como de selección de pareja para el tamaño y la condición corporal. Asimismo, indican *assortative mating* con respecto a la dominancia.
 10. El desenlace de las interacciones agresivas en la lagartija balear depende de varios atributos físicos inherentes al individuo, como el tamaño corporal y la coloración verdiazul dorsal.
 11. Otros factores no físicos, como el inicio de la primera agresión, el emparejamiento, la dominancia de la pareja y la residencia son también importantes.
 12. Sin embargo, la relevancia de estos factores difiere entre ambos sexos, entre las interacciones agresivas intra- o intersexuales y, más sorprendentemente aún, entre las pruebas en cautividad y en libertad.
 13. Los resultados sugieren la primera evidencia conocida de la existencia del efecto del “querido enemigo” en *P. lilfordi*, así como la primera prueba conocida en reptiles de la dominancia de la pareja como único factor relevante en la dominancia de las hembras.

