

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Departamento de Zoología y Antropología Física



TESIS DOCTORAL

Variación altitudinal de las estrategias vitales de dos poblaciones ibéricas de lagartija colilarga *Psammodromus algirus*

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR

PRESENTADA POR

Pablo Iraeta Gascón

Directores

José A. Díaz
Alfredo Salvador

Madrid, 2012



Departamento de Zoología y Antropología Física
Facultad de Biología
Universidad Complutense de Madrid

**Variación altitudinal de las estrategias vitales
de dos poblaciones ibéricas de lagartija colilarga,
*Psammodromus algirus***



Pablo Iraeta Gascón
Tesis Doctoral
2012



Universidad Complutense de Madrid
Facultad de Biología
Departamento de Zoología y Antropología Física

**Variación altitudinal de las estrategias vitales de dos
poblaciones ibéricas de lagartija colilarga,
*Psammodromus algirus***

Memoria Presentada por el licenciado Pablo Iraeta Gascón para optar al grado de Doctor en Ciencias Biológicas. Dirigida por el Dr. José A. Díaz González-Serrano, de la Universidad Complutense de Madrid, y por el Dr. Alfredo Salvador Milla, del Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC).

El doctorando

VºBº del director

VºBº del director

Pablo Iraeta

José A. Díaz

Alfredo Salvador

Agradecimientos

Después de estos años hay a tanta gente a la que agradecer que por fin haya acabado la tesis que es difícil decidir por donde empezar. Mucho ha pasado desde el día en que estando yo en quinto de carrera Pepe me preguntara acerca de lo que iba a hacer en el futuro, a lo cual yo le respondí, “no sé, ¿por?” y él me comentó acerca de un proyecto que habían pedido y me preguntó si estaba interesado en empezar una tesis con él, y desde entonces, hasta ahora. Mucho tengo que agradecer a Pepe y no sólo en el plano científico sino también en el personal. A pesar de las cosas que nos separan, o quizás gracias a ellas, pienso que ambos hemos crecido con nuestra interacción, yo, seguro que sí. Otro papel fundamental en esta Tesis lo ha jugado mi otro codirector Alfredo, dando una necesaria dosis de pragmatismo a la si no imparable divagación del equipo. Es muy obligatorio agradecer su seguimiento estricto del RPC.

Quiero dar las gracias:

A Camila, gran compañera en el campo y en los veranos con las lagartijas, también tengo que agradecer que diera una dosis de sensatez de vez en cuando, porque admitámoslo, es la más cuerda del equipo lagartijero.

A los otros fenómenos que han pasado por el equipo: Nacho, Joaquín y “la abogada soltera”.

A todo el departamento que me ha acompañado y ayudado durante todos estos años, en especial a Telle, Tomás, Eduardo, Alvarito, Javi y las nuevas incorporaciones Chechu, Carlos, Francisco, Paco y Elena.

A los antiguos y nuevos habitantes del cuarto de becarios; todos son parte de esta tesis y espero que de mi vida. Cómo olvidar el hipo de Sofía, los sustos de Sheila, a Irene *la mudita*, a Antón y su chascaracás, Dani, a Bea que siempre ha tenido palabras de aliento, Ivancito como no, y también a la pequeña O.N.U.: Miche *el sindicalista*, (F)Rita, Jasper, Mateja, Michäel. Y los que todos ellos han traído: Elena, Peri, Luis, Carlos y Samu.

A Tere, por tener siempre los botellines fríos y algún comentario ácido y aperitivos para acompañarlos.

Eventhough you might never end up reading this, I want to thank everyone at FunMorph lab and MCZ, especially both to Raoul and Jonathan, for opening your doors for me and helping with everything I needed.

A Marta, Ana, Susana y Jan por ayudar a que los meses en Boston fueran geniales.

A Guille, Alba, Cris, Borja, Belén, Pablo y demás compañeros de la carrera por los viejos y nuevos tiempos juntos.

A la “Family” y sus viajes, en especial a ti, Tamar, siempre cerca.

A los Chinasky, aunque nos veamos poco, os llevo en el corazón.

A Jorge y a La Hiruela por hacerme descubrir la pasión por la naturaleza.

A mi tía Piti, Kaaren y Linda, por acogernos en Boston y por tantas otras cosas. A JAO, por fuente de dispersión.

A mi padre, que tanto habría disfrutado acompañándome al campo a coger lagartijas y viéndome aprender y madurar.

A mi madre y a mi hermana, mucho os debo. También a mi pequeñ@ sobrin@ que va creciendo según voy escribiendo esto.

A Miren, apoyo fundamental en mi vida, sin ti nada sería posible, nada.

Por supuesto no puedo acabar estos agradecimientos sin mencionar a una de las partes fundamentales de este trabajo y que se han dejado la piel, y algunas (las menos) la vida para que esto saliera adelante. A los cientos de lagartijas que conforman los datos de esta tesis, muchas gracias.

Nota: Esta tesis ha sido financiada gracias a los Proyectos de Plan Nacional de I+D CGL2004-01151/BOS, CGL2007-60277/BOS y CGL2010-17928/BOS, a una beca de Formación de Personal Universitario de la Universidad Complutense de Madrid y a dos estancias breves en centros extranjeros otorgadas dentro del mismo programa de Formación de la Universidad Complutense. La Comunidad de Madrid y Patrimonio Nacional otorgaron los permisos necesarios para la captura de lagartijas.

Hegoak ebaki banizkio
nerea izango zen,
ez zuen aldegingo.
Bainan, honela
ez zen gehiago txoria izango
eta nik...
txoria nuen maite.

*Si le hubiera cortado las alas
habría sido mío,
no habría escapado.
Pero así,
habría dejado de ser pájaro.
Y yo...
yo lo que amaba era un pájaro.*

Joxean Artze Agirre,
Txoria txori, 1974

ÍNDICE

Variación altitudinal de las estrategias vitales de *Psammodromus algirus*

Resumen	1
Abstract	
Introducción general	3
1. Variación de las estrategias vitales entre poblaciones	5
1.1. Compromiso entre el número y la calidad de los descendientes	6
1.2. Tamaño corporal y tasas de crecimiento	7
1.3. Consecuencias de la reproducción sobre la capacidad de huida	9
2. Variaciones morfológicas entre sexos y poblaciones. El papel de la selección sexual	11
3. Papel de los gradientes ambientales como responsables de la variación intraespecífica	14
4. Características que hacen a los reptiles buenos modelos para estudiar la variación en las estrategias vitales	16
5. Especie modelo	17
6. Área de estudio	19
Objetivos	25
Discusión integradora	29
Conclusiones	43
Conclusions	
Bibliografía	47
Capítulo I. Efecto de la altitud sobre el crecimiento	61
Mediterranean hatchling lizards grow faster at higher altitude: a reciprocal transplant experiment	
Capítulo II. Variación altitudinal en las tasas de actividad y de supervivencia	65
A reciprocal transplant study of activity, body size, and winter survivorship in juvenile lizards from two sites at different altitude	
Capítulo III. Efecto de la autotomía de la cola sobre el crecimiento	69
Effects of caudal autotomy on postnatal growth rates of hatchling <i>Psammodromus algirus</i>	
Capítulo IV. Variación altitudinal de las estrategias reproductivas	73
Life-history traits of two Mediterranean lizard populations: a possible example of countergradient covariation	
Capítulo V. Efectos de la gravedad sobre las estrategias de huida	77
Effects of gravity on the locomotor performance and escape behaviour of two lizard populations: the importance of habitat structure	
Capítulo VI. Variación morfológica entre sexos y poblaciones	81
Sexual dimorphism and interpopulation differences in lizard hind limb length: locomotor performance or chemical signalling?	

Variación altitudinal de las estrategias vitales de *Psammodromus algirus*

Resumen

Las estrategias vitales se definen como el conjunto de rasgos que determinan las variaciones en fecundidad y supervivencia a lo largo de la vida de los organismos. Estas estrategias han sido moduladas por la selección natural para maximizar el éxito reproductivo en un ambiente determinado. Por lo tanto, en especies con rangos de distribución amplios lo esperable sería encontrar diferencias entre poblaciones en las estrategias vitales debidas a las distintas características ambientales de cada población. Estas diferencias ambientales también pueden promover variación en rasgos morfológicos y comportamentales. En esta Tesis vamos a estudiar las diferencias en las características fenotípicas –de estrategias vitales, comportamiento antidepredatorio y morfología– de dos poblaciones de *Psammodromus algirus* (una lagartija endémica del oeste de la cuenca mediterránea) a lo largo de un gradiente altitudinal. Las hembras de la localidad de llanura, para asegurar que sus descendientes puedan sobrevivir bajo las severas condiciones de las llanuras xéricas mediterráneas, se ven forzadas a invertir más por descendiente que las hembras de la localidad de montaña (donde la abundancia de alimento es mayor y la intensidad de la sequía estival es menor), lo que conlleva una reducción del número de descendientes. Por otro lado, los recién nacidos de la localidad de llanura son capaces de crecer más rápido en distintas condiciones de disponibilidad trófica, y de inactivarse si las condiciones son demasiado adversas. Sin embargo, los juveniles de la localidad de montaña, gracias a la abundancia de alimento en su ambiente, son capaces de crecer rápido y alcanzar tallas mayores como adultos, especialmente en caso de las hembras. La diferencia en la estructura del hábitat entre las dos poblaciones ha modulado el comportamiento antidepredatorio de las hembras grávidas; en la localidad de llanura (con menor disponibilidad de refugios) las hembras grávidas hacen carreras más cortas y lentas y pasan un mayor porcentaje de tiempo en las proximidades de los refugios. En cuanto a los machos, debido probablemente a la mayor intensidad de las presiones de selección sexual en la localidad de llanura, presentan diferencias morfológicas. Los machos de la localidad de llanura poseen patas más largas, más poros femorales y una coloración sexual más pronunciada, lo que contribuiría a optimizar la comunicación intraespecífica bajo condiciones ambientales de mayor sequedad, temperaturas más elevadas y, posiblemente, mayor visibilidad. En esta Tesis hemos encontrado que la variación fenotípica existente parece maximizar el éxito reproductivo en las dos poblaciones estudiadas, poniendo de manifiesto su capacidad para adaptar su biología reproductiva y estrategias vitales a la variación de las condiciones ambientales a lo largo de un gradiente altitudinal.

Altitudinal variation of life-history traits in *Psammodromus algirus*

Abstract

Life-history strategies may be defined as co-adapted suites of traits that determine the variations in fecundity and survivorship throughout the life of organisms. These strategies have been shaped by natural selection to maximize reproductive success in a particular environment. In widely distributed species, it is therefore expected to find interpopulation differences in life-history strategies, due to the particular environmental conditions experienced by different populations. Here, we analyze the differences in phenotypic traits –life-history strategies, antipredatory behavior, and morphology– between two populations of the Large Psammodromus *Psammodromus algirus* (a lacertid lizard from the western Mediterranean basin) separated by 600-700 m along an elevational gradient. Low-elevation females, in order to ensure the survival of their offspring under the harsh conditions of xeric Mediterranean lowlands, are constrained to perform a higher per-offspring investment than females from the high-elevation site, where food availability is higher and the intensity of the summer drought is lower; this implies trading larger clutches for larger offspring. On the other hand, low-elevation hatchlings are able to grow faster under different conditions of food availability both in the field and under a ‘common-garden’ design, and they are also able to remain inactive if the conditions are too harsh to compensate the metabolic and predation-risk costs of activity. However, high-elevation juveniles, due to higher food abundance at the high-elevation site, are able to grow faster and attain a larger size as adults, especially in the case of females. Between-populations differences in habitat structure may have shaped the antipredatory behavior of gravid females; at the low-elevation site, with lower refuge availability, gravid females run more slowly, they cover shorter distances, and they spend more time sheltered or near refuges. Males, probably due to the higher intensity of sexual selection pressures at the low-elevation site, also show morphological differences. Low-elevation males have longer hind limbs, more and larger femoral pores, and a more intense nuptial coloration, which might contribute to optimize intraspecific communication in an environment with drier, hotter conditions (and probably with higher visibility). To summarize, in this PhD thesis we argue that current phenotypic variation seems to maximize reproductive success in the two populations studied, revealing their ability to adjust their reproductive characteristics and life-history strategies to the challenges posed by environmental variation along a Mediterranean elevational gradient.

¿Eres tú, Guadarrama, viejo amigo,
la sierra gris y blanca,
la sierra de mis tardes madrileñas
que yo veía en el azul pintada?

Por tus barrancos hondos
y por tus cumbres agrias,
mil Guadarramas y mil sonos vienen
cabalgando conmigo, a tus entrañas.

Antonio Machado
Camino de Balsaín, 1911

Introducción general

Para que la selección natural pueda actuar, las poblaciones de organismos tienen que presentar las tres propiedades siguientes (Lewontin, 1970): 1) debe existir variabilidad fenotípica, 2) las diferentes variantes fenotípicas deben tener diferentes eficacias biológicas y 3) la variación fenotípica ha de ser heredable. Una de las grandes revoluciones del darwinismo, más allá de la propuesta de un mecanismo para la evolución como es la selección natural, cuyas premisas acabamos de enunciar, es el paso de un pensamiento tipológico a otro poblacional, es decir, considerar a las especies como conjuntos formados por poblaciones de individuos todos diferentes entre sí (Ghiselin, 1969), de manera que el cambio evolutivo no consiste tanto en la modificación del “(arque)tipo medio” como en el aumento o disminución de la frecuencia de algunas variedades en detrimento o beneficio de otras hasta que el conjunto de la población es claramente distinto de lo que eran sus antepasados.

En este trabajo nos vamos a centrar en la primera de las características necesarias para que la selección pueda actuar, la existencia de variabilidad. Como modelo de estudio vamos a utilizar dos poblaciones de una especie de lagartija propia del oeste de la cuenta mediterránea, *Psammodromus algirus*. Se han escogido dos poblaciones separadas 600 m a lo largo de un gradiente altitudinal; estas dos poblaciones no difieren significativamente con respecto a un marcador muy común para realizar estudios de filogeografía en reptiles como es el ND4 (Verdú-Ricoy *et al.*, 2010; un máximo de 3 cambios en 843 pb), lo que reduce la probabilidad de que variables no

controladas estén oscureciendo o confundiendo los resultados. Al mismo tiempo, las dos localidades difieren en características ambientales que pueden ser muy determinantes para un ectotermo como, por ejemplo, la temperatura y la calidad térmica sensu Hertz *et al.*, 1993 (Díaz, 1997), las horas de sol, la precipitación o la productividad (véase el apartado “Área de estudio”). Estas diferencias generan distintas posibilidades ecológicas que pueden dar lugar a diferentes presiones selectivas en cada población.

A lo largo de esta Memoria se van a ir desgranando las diferencias en las características fenotípicas, sobre todo de estrategias vitales, encontradas entre estas dos poblaciones. El objetivo general es analizar en qué medida estas diferencias suponen respuestas adaptativas a las restricciones impuestas por el ambiente, habiendo por lo tanto podido evolucionar por selección natural que habría dado lugar a un conjunto de características particulares de cada población que maximizaría el éxito de los individuos en su localidad de origen. Mediante un experimento de trasplante recíproco, examinaremos en primer lugar si las diferencias observadas son intrínsecas a las poblaciones de origen o si, por el contrario, reflejan casi únicamente efectos ambientales, constituyendo un mero ejemplo de plasticidad fenotípica. Estudiaremos varios grupos de variables. El primer grupo lo constituyen una serie de variables relacionadas con la fecundidad y con el tamaño corporal como son el número y el tamaño de los descendientes y las tasas de crecimiento postnatales, en el campo y en el laboratorio, tanto globales (tamaño y peso corporal, condición física) como de la cola (en individuos experimentalmente sometidos a autotomía). También estudiaremos en qué medida las diferencias ambientales pueden modular uno de los costes asociados a la reproducción como es la reducción de la capacidad locomotora de las hembras durante la gravidez. Por último, pero no menos importante, estudiaremos algunos rasgos de los machos que están implicados en la elección de pareja y que por lo tanto juegan un papel importante durante la reproducción. Veremos como estos rasgos (poros femorales implicados en la comunicación química), a través de los efectos de la selección sexual, son responsables de variación morfológica entre ambas poblaciones de un carácter, la longitud de las patas traseras, que habitualmente se interpreta como modulado por la

selección natural debido a sus efectos sobre la locomoción.

Creemos que esta investigación aborda por primera vez la variación intraespecífica de las estrategias vitales desde una perspectiva de síntesis, que integra las aproximaciones descriptiva (documentación de los patrones en dos poblaciones contrastadas), experimental (bases genéticas de la diferenciación, manipulación y/o control de variables clave como la temperatura de incubación, la fecha de eclosión o la disponibilidad de alimento) y de seguimiento en el campo de los juveniles nacidos en el laboratorio, para tratar de inferir qué presiones selectivas pueden haber generado la diferenciación observada.

1. Variación de las estrategias vitales entre poblaciones

Las estrategias vitales (traducción del inglés “life-histories” avalada por la Sociedad Española de Etología; véase Soler *et al.*, 2001) son un conjunto de rasgos que determinan cuánta energía dedica un individuo a la reproducción frente a otras necesidades energéticas como el mantenimiento o el crecimiento, y cómo se reparte esta energía entre cada uno de los propágulos. De aquí se deduce que las estrategias vitales determinan en última instancia la variación en la fecundidad y la supervivencia a lo largo de la vida de los organismos (Stearns, 1992; Roff, 1992).

La teoría evolutiva predice que las estrategias vitales de los individuos han sido moduladas por la selección natural para maximizar el éxito reproductivo de un individuo en un ambiente determinado (Stearns, 1976). Uno de los principales factores sujetos a la selección es la cantidad de recursos disponibles para destinar a la reproducción. Si la cantidad de recursos para un evento reproductor es limitada o existe un límite superior a la inversión reproductiva total (e.g. Olsson y Shine, 1997) es inevitable que se establezcan compromisos que afectan al modo en que la inversión materna es asignada a la descendencia (Williams, 1966; Tinkle, 1967; 1969; Sinervo, 1990; 1994; Sinervo y Svensson, 1998; Sinervo, 1999). Los dos compromisos más generales, que constituyen auténticos paradigmas de la investigación acerca de las estrategias vitales, son:

- a. El compromiso entre el número y la calidad de los descendientes (Lack, 1954; Williams, 1966; Smith y Fretwell, 1974).
- b. El compromiso entre la asignación de recursos a la reproducción actual y a la reproducción futura, que da lugar al coste de la reproducción (Williams, 1966; Pianka, 1976; Reznick, 1985).

Para la presente Memoria nos vamos a centrar en el contexto teórico del primer compromiso.

1.1. Compromiso entre el número y la calidad de los descendientes

En organismos sin cuidado parental, como la inmensa mayoría de los reptiles, la selección natural tratará maximizar el valor reproductivo de los individuos, por lo que cada individuo debería tratar de criar tantos descendientes de la mayor calidad (o tamaño) como le fuera posible. Sin embargo, la cantidad de recursos que una hembra puede dedicar a la reproducción es limitada. Este hecho provoca que el tamaño de puesta y el tamaño medio de los huevos se correlacionen inversamente. Teniendo en cuenta que producir muchos descendientes pequeños puede provocar que menos descendientes alcancen la edad reproductiva (Lack, 1947), se produce un conflicto entre la selección de una estrategia a favor de una mayor fecundidad (muchos huevos de pequeño tamaño) o a favor de una mayor supervivencia (pocos huevos grandes) que tenderá a producir un compromiso óptimo entre la cantidad y la calidad (tamaño) de los propágulos reproductivos (Lack, 1954).

Dado que el nivel de recursos varía entre ambientes, el balance óptimo entre tamaño y número de huevos variará entre poblaciones de una misma especie según las presiones selectivas dominantes (Sinervo, 1990; Sinervo *et al.*, 1992): si la mortalidad dependiente del tamaño selecciona negativamente a los recién nacidos pequeños (Ferguson y Fox, 1984; Civantos *et al.*, 1999; Civantos y Forsman, 2000), los huevos tenderán a ser grandes y las puestas pequeñas; si dicha selección se relaja, tenderán a evolucionar huevos pequeños y puestas numerosas (mayor fecundidad).

Sin embargo, la importancia de este compromiso se puede ver disminuida si la variación en la disponibilidad de recursos y en la inversión reproductiva entre hembras es lo suficientemente grande como para permitir que las mejores hembras produzcan más huevos sin comprometer el tamaño o la calidad de los mismos (Van Noordwijk y de Jong, 1986).

En este contexto, el tamaño de la hembra es determinante para la fecundidad en animales ectotermos con tamaños de puesta variables (Fitch, 1970), debido a que las hembras más grandes pueden disponer de más recursos para invertir, tienen más experiencia, y son capaces de albergar más huevos y de realizar puestas mayores (Braña, 1996) sin una drástica reducción de la inversión por descendiente. En consecuencia, la selección natural favorecerá a hembras mayores sobre hembras de menor tamaño debido a su ventaja en términos de fecundidad (Fitch, 1970; Braña, 1996; Olsson *et al.*, 2002). Además, para un tamaño de hembra determinado, el ambiente local favorecerá, a través de factores como el riesgo de depredación o la disponibilidad de alimento, distintas estrategias reproductivas a lo largo del eje que opone puestas numerosas a descendientes grandes (Sinervo, 1990; Roff, 1992; Stearns, 1992).

1.2. Tamaño corporal y tasas de crecimiento

Como acabamos de ver, el tamaño corporal condiciona la fecundidad (Sinervo *et al.*, 1992; Downes, 2001), la capacidad competitiva (Civantos, 2000; Downes y Bauwens, 2002) y la supervivencia (Ferguson y Fox, 1984; Civantos *et al.*, 1999; Díaz *et al.*, 2005). De tal manera que tanto el tamaño en sí como la tasa de crecimiento, que determina cuánto tarda en alcanzarse una talla determinada, forman una parte importante de las estrategias vitales (Stearns, 1992).

En los reptiles, el crecimiento depende en gran medida de las condiciones ambientales, especialmente en las primeras etapas del desarrollo postnatal (Dunham, 1978; Sinervo y Adolph, 1994; Lorenzon *et al.*, 2001). De hecho, la tasa de crecimiento postnatal puede determinar la supervivencia juvenil (Civantos y Forsman, 2000) y el tamaño corporal al alcanzar la madurez. Las tasas de crecimiento están condicionadas

por la disponibilidad de alimento y por el gasto metabólico. Sin embargo, bajo condiciones de escasez de alimento pueden evolucionar estrategias alternativas que favorezcan el crecimiento rápido cuando hay alimento disponible o reducir la actividad en condiciones adversas (Rose, 1981). Por lo tanto, la variación en las tasas de crecimiento entre poblaciones de la misma especie, o entre especies muy relacionadas, ha sido interpretada como adaptativa (Lorenzon *et al.*, 2001; Niewiarowski, 2001).

A veces, las diferencias observadas entre poblaciones que habitan ambientes diferentes son menores de lo esperado o pueden incluso no llegar a detectarse. Esto es debido a un proceso denominado variación contragradiante, en el cual los genotipos de una especie pueden estar distribuidos en la naturaleza de tal manera que las influencias genéticas sobre un rasgo fenotípico se opongan a las ambientales, lo que conlleva una reducción de la varianza en la expresión media del rasgo a lo largo de gradientes ambientales (Levins, 1968; 1969). Por ejemplo, genotipos que codifican para crecimiento rápido se encuentran a menudo en ambientes que de otra manera causarían crecimiento lento, debido a las bajas temperaturas operativas o a la escasez de alimento (Blanckenhorn, 1991; Arnett y Gotelli, 1999; Jonassen *et al.*, 2000; Ficetola y De Bernardi, 2005; 2006).

Por lo tanto, para la correcta interpretación de las diferencias en las tasas de crecimiento entre poblaciones a lo largo de gradientes geográficos, es necesario distinguir entre determinantes genéticos (o, al menos, específicos de cada población, al margen de los efectos ambientales) y determinantes ambientales (disponibilidad de alimento, riesgo de depredación) del crecimiento. Para esto, los experimentos de trasplante recíproco, como los realizados en esta Tesis, constituyen una herramienta fundamental (Niewiarowski y Roosenburg, 1993; Lorenzon *et al.*, 2001).

Para poder mantener unas tasas de crecimiento que les permitan alcanzar tamaños suficientes para asegurar la supervivencia invernal, los juveniles han de permanecer activos buscando alimento durante más tiempo. Esto les expone a un mayor riesgo de depredación. Es en este contexto cuando la capacidad de autotomía de la cola

cobra interés. Una cola intacta es especialmente importante para los juveniles puesto que sirve como espacio para almacenar reservas (Bernardo y Agosta, 2005), pero también por la capacidad que tienen de autotomizarla (la autotomía es un mecanismo antidepredatorio común en saurios, presente en todos los lacértidos; Bellairs y Bryant, 1985). Esta capacidad es decisiva para los juveniles puesto que otros mecanismos antidepredatorios como la velocidad de huida todavía no se han desarrollado al máximo. Es evidente que la autotomía tiene como principal ventaja el que puede representar la diferencia entre ser depredado o sobrevivir. Sin embargo, también tiene una serie de costes asociados: puede disminuir la velocidad de carrera (Martín y Avery, 1998; Chapple y Swain, 2002), hacer que decrezca la inversión reproductiva (Dial y Fitzpatrick, 1981; Bernardo y Agosta, 2005), y reducir la supervivencia (Wilson, 1992; Fox y McCoy, 2000; ver Niewiarowski *et al.*, 1997). Además, la regeneración de la cola puede ser costosa energéticamente (Bellairs y Bryant, 1985) y puede por lo tanto requerir la desviación de recursos que deberían ser utilizados para crecer (Vitt *et al.*, 1977; Smith, 1996).

1.3. Consecuencias de la reproducción sobre la capacidad de huida

Por otra parte, las hembras grávidas llevan una carga adicional compuesta por los huevos que es probable que reduzca su supervivencia si la disminución del rendimiento locomotor impuesta por dicha carga les hace más vulnerables a la depredación (Vitt y Congdon, 1978; Shine, 1980; Downes y Shine, 2001). Esta disminución, que puede ser física (debida al peso de la puesta), fisiológica (asociada a cambios endocrinos o fisiológicos, como cambios en la fuerza muscular, la capacidad metabólica, o la motivación para correr), o ambas (Shine, 1980; Bauwens y Thoen, 1981; Sinervo, 1999; Olsson *et al.*, 2000; Shine, 2003), debería ser considerada como un coste de la reproducción (Williams, 1966; Reznick, 1985; Sinervo y DeNardo, 1996).

Sin embargo, la reducción de la capacidad locomotora puede no siempre suponer un descenso significativo de la fitness (Arnold, 1983), dependiendo del contexto ecológico y comportamental en el que las hembras dedican su tiempo y energía a la

reproducción. Por lo tanto, para entender el significado funcional de la locomoción no basta con los estudios en el laboratorio, sino que hay que conocer cómo se comportan los organismos en su hábitat natural (Irschick y Garland, 2001).

Las hembras que viven en localidades de hábitats abiertos pueden seleccionar temperaturas más altas durante la gravidez (Blouin-Demers y Weatherhead, 2001; Lourdais *et al.*, 2008) para así minimizar la reducción de la capacidad locomotora, teniendo en cuenta la dependencia térmica de la locomoción (Bauwens *et al.*, 1995). Sin embargo, aumentar el tiempo que se dedica al soleamiento puede aumentar también el riesgo de depredación. Por otro lado, las hembras puede seleccionar temperaturas más bajas debido a restricciones en las oportunidades de termorregulación, si por ejemplo la elección entre la crípsis o la huida condiciona una termorregulación cuidadosa (Braña, 1993), o debido a los efectos negativos de las temperaturas excesivamente altas sobre el fenotipo de los propágulos (e.g. Mathies y Andrews, 1997; Le Galliard *et al.*, 2003; Ji *et al.*, 2006; Ji *et al.*, 2007). Por lo tanto, los cambios en la termorregulación deberían reflejar un compromiso entre los beneficios de aumentar la temperatura para superar la desventaja en la locomoción atribuible a la gravidez, y los costes relacionados con los posibles efectos deletéreos sobre la descendencia y con el aumento del riesgo de depredación.

Por último, las hembras podrían modificar su comportamiento antidepredatorio durante la gravidez como respuesta a diferencias entre poblaciones en aspectos críticos del hábitat como la cobertura de vegetación o la disponibilidad de recursos (Martín y López, 1995). Puesto que el comportamiento suele ser más plástico que la morfología o la fisiología, es probable que la primera respuesta a los cambios ambientales sea comportamental. Estos cambios comportamentales pueden llegar a frenar las presiones selectivas que tenderían a producir cambios morfológicos y/o fisiológicos (Huey *et al.*, 2003). Para poder evaluar las diferencias de comportamiento entre poblaciones, es necesario combinar las medidas en el laboratorio con datos de hábitat y observaciones de campo que permitan interpretar correctamente los resultados (de locomoción, estrategia antidepredatoria, etc.) obtenidos en el laboratorio (Irschick y Garland, 2001).

2. Variaciones morfológicas entre sexos y poblaciones. El papel de la selección sexual

Como habíamos mencionado al inicio, el tema central de esta Memoria es la variación entre poblaciones. En la medida en que la inversión reproductiva de las hembras es susceptible de ser cuantificada en el laboratorio y permite abordar los temas mencionados hasta ahora (peso total de la puesta, compromiso entre el número y tamaño de los huevos y recién nacidos, tiempo de incubación, etc.), los apartados anteriores se refieren principalmente a las hembras y, por lo que concierne a las tasas de crecimiento, también a los juveniles. Sin embargo, no debemos olvidarnos de los machos, ya que existen multitud de rasgos morfológicos que pueden mostrar variación entre sexos y entre poblaciones debido a procesos de selección sexual que, de hecho, pueden modular más intensamente el fenotipo de los machos que el de las hembras (Salvador *et al.*, 1996; Salvador *et al.*, 1997; Martín y Forsman, 1999; López *et al.*, 2003) (nótese que, aunque la selección sexual es un subconjunto de la natural, por lo que sería más correcto hablar de selección sexual frente a no sexual, la distinción darwiniana tiene sentido en la medida en que determinados caracteres ventajosos para el apareamiento pueden comprometer la supervivencia; véase Endler 1986 para una discusión más detallada).

Así, es bien sabido que los efectos de la selección sexual y natural (en el sentido de no sexual) pueden interaccionar de forma compleja sobre los distintos rasgos – morfológicos, fisiológicos o comportamentales–, en algunos casos de manera antagónica (e.g. coloración vistosa vs. coloración críptica; Endler, 1983; Anderson, 1994) y en otros de forma sinérgica (e.g. dimorfismo sexual en rasgos como el tamaño de la cabeza o la forma del cuerpo; Kaliontzopoulou *et al.*, 2010). Además, los rasgos sujetos a selección sexual pueden estar modulados por las condiciones ambientales, por ejemplo si las diferencias de coloración entre sexos están relacionadas por el tipo de hábitat (Macedonia *et al.*, 2002). Por lo tanto, hay que ser cauteloso a la hora de analizar las presiones evolutivas que pueden estar afectando los rasgos fenotípicos.

El dimorfismo sexual, la diferenciación entre machos y hembras de una misma especie en rasgos morfológicos, fisiológicos o comportamentales (Stamps, 1993;

Anderson, 1994), proporciona una de las mejores oportunidades para estudiar la importancia relativa de la selección sexual y de la selección natural en sentido restringido (véase Endler, 1986) en la evolución de los fenotipos. La principal causa del dimorfismo es la selección sexual, que debería incrementar el tamaño o el carácter llamativo de los ornamentos de los machos cuando la territorialidad o la agresividad son importantes para el éxito reproductivo (Cox *et al.*, 2003). Otra causa de dimorfismo sexual es la selección de fecundidad, que surge cuando existe una correlación positiva entre el tamaño corporal de las hembras y la calidad o cantidad de la descendencia (Braña, 1996; Olsson *et al.*, 2002).

El dimorfismo en los rasgos relacionados con la locomoción ha sido atribuido a diferencias sexuales en los requerimientos funcionales. Así, los machos son por lo general más llamativos, presentan coloraciones más brillantes que las hembras (Díaz, 1993), se mueven más frecuentemente (Díaz, 1991) y, en definitiva, se exponen más a los depredadores (Martín y López, 1999). Como consecuencia, pueden necesitar una mayor velocidad punta o más resistencia para controlar sus territorios, cortejar a las hembras y huir de los depredadores, por lo que debería haber una selección a favor del alargamiento de las extremidades. Por otro lado, los rasgos relacionados con la locomoción pueden variar también entre poblaciones de una misma especie que ocupan ambientes distintos. Individuos que vivan en lugares donde es necesario correr rápido, como hábitats despejados y/o con vegetación dispersa que ofrezca escasa cobertura en las proximidades del suelo, tenderán a tener patas más largas, ya que la longitud relativa de las patas se correlaciona positivamente con la velocidad de carrera (Melville y Swain, 2000; Goodman, 2009).

Las investigaciones sobre la evolución de la longitud de las patas traseras, incluyendo el dimorfismo sexual y la diferenciación poblacional, se han centrado principalmente en el rendimiento locomotor como la principal clave para explicar las posibles diferencias (Losos *et al.*, 2000; Calsbeek y Irschick, 2007). Sin embargo, las patas traseras tienen otros usos funcionales aparte de la locomoción. Por ejemplo, muchas especies de reptiles poseen, en las patas traseras, unas glándulas holocrinas

(poros femorales, Figura 1) que secretan una sustancia cerosa que sirve para la comunicación inter- e intraespecífica (Cole, 1966; Halpern, 1992; Mason, 1992). El número y el tamaño de estos poros femorales es mayor en machos, y su actividad aumenta durante la estación reproductiva como respuesta al incremento de los niveles



Figura 1. Vista ventral de la pata trasera de un macho de *P. algirus*, donde se pueden observar los poros femorales.

circulantes de andrógenos (Cole, 1966; Chiu y Maderson, 1975; Díaz *et al.*, 1994). Existe una creciente literatura acerca de la composición química de las secreciones de los poros femorales (Alberts, 1991; Martín y López, 2006; Gabirot *et al.*, 2008) y de su papel para transmitir la calidad individual, el estatus social o el estado de salud a potenciales parejas (Moreira *et al.*, 2006; Martín *et al.*, 2007). Un aspecto importante de la inversión en señales químicas es su capacidad de perdurar en el ambiente; si las señales no duran lo suficiente, las lagartijas quizá tengan que incrementar su eficacia para que sigan siendo funcionales. Por lo tanto, en ambientes xéricos y con temperaturas elevadas, los individuos deberán ajustar la composición de sus secreciones para incrementar la proporción de compuestos de baja volatilidad para contrarrestar la tendencia a volatilizarse (Escobar *et al.*, 2003). Otra posibilidad puede ser aumentar el número o el tamaño de los poros femorales para incrementar la producción total de feromonas. Esta hipótesis implica que el alargamiento de las patas podría haber sido seleccionado para permitir a las lagartijas tener más poros funcionales y/o poros más

grandes, lo que serviría para aumentar la cantidad y/o calidad de la secreción y a incrementar la superficie cubierta con ella.

Por otro lado, la comunicación puede estar basada en señales múltiples, y es sabido que la coloración juega un importante papel en las interacciones sociales entre los saurios (Cooper y Greenberg, 1992). Existen dos tipos principales de coloración: aquellas que se muestran permanentemente durante todo el año, como los ocelos azules en los lados del cuerpo (Figura 2a), que son comunes en muchas especies (Molina-Borja *et al.*, 1997; Baird *et al.*, 2003; López *et al.*, 2004), y aquellas que solo se muestran durante ciertos periodos del año, como sucede con la coloración sexual de celo (Figura 2b) asociada a la época de la reproducción, presente especialmente en los machos (Díaz, 1993; Bajer *et al.*, 2010). Aunque todas estas señales pueden mostrar la misma información acerca de la calidad individual, su importancia puede variar en función de la distancia entre el emisor y el receptor, lo que permitiría a las lagartijas optimizar sus interacciones sociales y en general su comunicación mediante una ordenación jerárquica de las señales (Losos, 1985; Fleishman, 1992).

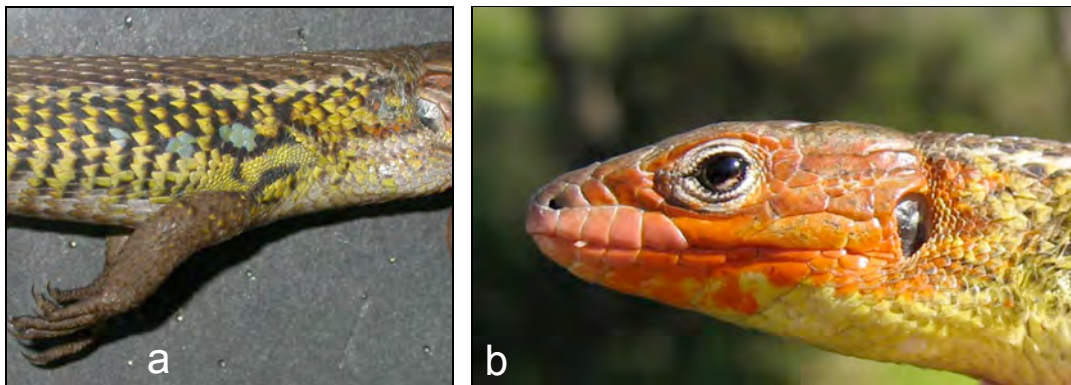


Figura 2. Señales visuales de un macho de *P. algirus*. a) ocelos laterales azules (permanentes); b) coloración sexual anaranjada (estacional).

3. Papel de los gradientes ambientales como responsables de la variación intraespecífica

La variación en rasgos de las estrategias vitales es común entre poblaciones de

especies con rangos de distribución amplios (Roff, 1992; Stearns, 1992). Esta variación puede ser resultado de plasticidad fenotípica, de adaptaciones locales a determinadas condiciones ambientales o una combinación de ambos fenómenos (Berven y Gill, 1983; Via y Lande, 1985; Conover y Schultz, 1995). En cualquier caso, las condiciones ambientales son determinantes para entender su variación intraespecífica (Grant y Dunham, 1990; Mathies y Andrews, 1995), ya que poblaciones de una misma especie separadas geográficamente a lo largo de gradientes ambientales pueden experimentar diferencias en temperatura, estacionalidad, duración del periodo reproductivo y/o disponibilidad de alimento que pueden favorecer estrategias diferentes para maximizar el éxito reproductivo (Ballinger, 1977; Boyce, 1979; Angilletta *et al.*, 2006).

Los gradientes altitudinales constituyen un buen ejemplo de este tipo de variación ambiental. Las diferencias en las estrategias vitales debidas a diferencias altitudinales son bien conocidas y normalmente se han interpretado dentro del marco conceptual de la variación contragradiante (Berven, 1982 a, b; Merilä *et al.*, 2000). La mayoría de los estudios acerca de la variación altitudinal en las estrategias vitales en animales ectotermos asumen que, puesto que la temperatura disminuye con la altitud, las restricciones ambientales deberán ser más acusadas a mayores altitudes, pues cerca de las cumbres los veranos son cortos y el tiempo disponible para el crecimiento antes de la llegada del invierno es más limitado que a menor altitud (Olsson y Shine, 1997). Sin embargo, este supuesto no es válido para climas mediterráneos, en los que la sequía estival dura más de dos meses, lo que acentúa su dureza para la vegetación y para la fauna asociada de artrópodos (Nahal, 1981). Por lo tanto, las zonas con clima mediterráneo ofrecen una excelente oportunidad para examinar los posibles efectos que tienen las variaciones en temperatura, precipitación y disponibilidad de alimento sobre las estrategias vitales de los reptiles. Una hipótesis interesante es que el mayor problema al que se enfrentan los ectotermos durante el verano en las llanuras mediterráneas, debería ser la escasez de comida en vez de las restricciones térmicas, pues la falta de alimento llevaría a los juveniles a experimentar serias dificultades para crecer; esas dificultades deberían disminuir con la altitud, porque las precipitaciones y la

productividad son mayores en las montañas mediterráneas que en las llanuras xéricas circundantes, especialmente al final de la estación reproductiva.

Otro efecto del clima mediterráneo sobre las estrategias vitales de los reptiles se centra en sus niveles de actividad, que condicionan la relación entre las condiciones ambientales y las estrategias vitales de los ectotermos, puesto que actúan como un filtro que combina las temperaturas disponibles con la disponibilidad de alimento y el riesgo de depredación, determinando el tiempo y la energía disponibles/requeridos para obtener la cantidad de recursos necesarios para el mantenimiento, el crecimiento y la reproducción (Rose, 1981; Adolph y Porter, 1993; Downes, 2001). Así, aunque la actividad es determinante para la obtención de recursos y el crecimiento, la inactividad puede también resultar adaptativa, puesto que reduce el riesgo de depredación y hace que disminuya el consumo de energía (Wilson, 1991; Adolph y Porter, 1993; Sears, 2005a). Con lo que si el riesgo de depredación es mayor que las oportunidades de alimentarse, sería esperable observar proporciones bajas de individuos activos aunque las condiciones térmicas fueran óptimas para la actividad (Rose, 1981).

4. Características que hacen a los reptiles buenos modelos de estudio para la variación en las estrategias vitales

Los reptiles constituyen un modelo excelente para el estudio de la evolución de las estrategias vitales porque dos de las características básicas de los ectotermos terrestres –los bajos requerimientos energéticos y la capacidad de termorregular comportamentalmente– han tenido implicaciones evolutivas de largo alcance en relación a la inversión reproductiva y su reparto (Shine, 2005). Por ejemplo, muchas de las características de las estrategias vitales en las que los reptiles difieren de las aves y los mamíferos, como sus propágulos de pequeño tamaño y sus puestas formadas por un gran número de huevos, ilustran hasta qué punto la ectotermia libera a los ectotermos de las restricciones de tamaño corporal y almacenamiento de recursos que deben afrontar los endotermos para conservar su temperatura alta y constante. Esto ha permitido una gran flexibilidad para responder a las condiciones ambientales (Shine, 2005), lo que

puede explicar que la plasticidad fenotípica tenga una mayor importancia en la variación de las estrategias vitales de los reptiles que en la de los animales endotermos. Además, y por lo que concierne a la termorregulación comportamental, las hembras grávidas pueden manipular la temperatura a la que se incubarán sus huevos eligiendo los sitios de puesta adecuados (Shine y Harlow, 1996; Iraeta *et al.*, 2007), o a través de variaciones en la duración de la retención intrauterina de los huevos; este último mecanismo a dado lugar a numerosas transiciones evolutivas desde el oviparismo al viviparismo (Blackburn, 1999).

Estas características promueven un acoplamiento dinámico entre las estrategias vitales y el ambiente, que pueden ser el resultado de efectos inmediatos (como la variación en las temperaturas operativas o la disponibilidad de alimento) o representar respuestas a regímenes selectivos variables con una base genética (Ballinger, 1983; Sinervo y Adolph, 1989; Adolph y Porter, 1993; Ferguson y Talent, 1993). Esto ha generado un gran nivel de variación intraespecífica, por lo que cada vez existen más estudios centrados en comparar poblaciones de una misma especie en lugar de especies distintas (e.g. Adolph y Porter, 1993; Forsman y Shine, 1995; Niewiarowski *et al.*, 2004).

5. Especie modelo

Como especie modelo se ha escogido una lagartija ampliamente distribuida en la región mediterránea de la península ibérica y probablemente con una abundancia media mayor que la de cualquier otro reptil. En concreto, la especie elegida es la lagartija colilarga, *Psammodromus algirus* (Linnaeus, 1758), un lacértido presente en la cuenca mediterránea occidental tanto en la península ibérica y sur de Francia, como en el norte de África desde Marruecos a Túnez (Arnold, 1987).

El rango de distribución altitudinal de esta especie es amplio, desde el nivel del mar hasta los 2.600 m en Sierra Nevada (Fernández-Cardenete *et al.*, 2000). En la provincia de Madrid llega hasta el límite superior del robledal, alcanzando los 1.600 m

de altitud (García-París *et al.*, 1989). Esta especie es la más abundante en las localidades estudiadas en esta Tesis.

En el centro de su amplia área de distribución, esta especie es más abundante en las localidades montanas del piso bioclimático supramediterráneo a pesar de su peor calidad térmica (Díaz, 1997). Como hábitat prefiere el matorral bajo de robledales y de encinares, siendo menos abundante en estos últimos (Santos *et al.*, 2008). Selecciona zonas con elevada cobertura de hojarasca, hierba y matorral próximo al suelo (Carrascal *et al.*, 1989; 1990; Díaz y Carrascal, 1991), evitando las zonas cubiertas sólo por herbáceas (Martín y López, 2002). No obstante, el uso de microhábitats varía estacionalmente en robledales; en primavera utiliza más los matorrales perennes y rocas, mientras que en verano usa más la hierba y los matorrales (marcescentes) de melojo (Martín y López, 1998).

En cuanto a su fenología, la lagartija colilarga se muestra activa entre finales de febrero y mediados de octubre. El cortejo y las puestas tienen lugar entre abril y junio (Veiga y Salvador, 2001), y los juveniles eclosionan en agosto o septiembre. La madurez sexual se alcanza la segunda primavera después del nacimiento, cuando los individuos tienen un año y medio. El tamaño de puesta oscila entre 3 y 12 huevos. Puede haber una puesta o dos, habiéndose documentado variación latitudinal en la frecuencia de segundas puestas (Díaz *et al.*, 2007).

Dos trabajos publicados en 2006 han planteado una revisión de la situación taxonómica de la especie; uno de ellos documentaba a partir de secuencias de ADN mitocondrial la existencia de dos clados diferenciados en la península ibérica, uno oriental y otro occidental (Carranza *et al.*, 2006), y el otro planteaba de hecho la división de *P. algirus* en dos especies, *P. manuelae* y *P. jeaneae* (Busack *et al.*, 2006), en función de datos morfológicos, de ADN mitocondrial y alozimas. Sin embargo, ambos trabajos adolecían de un muestreo extenso dada la amplia distribución de la especie en la península ibérica. Un trabajo más reciente fruto de la colaboración entre los autores de los dos artículos de 2006 (Verdú-Ricoy *et al.*, 2010), con un muestreo

más intensivo en el centro peninsular, describe la existencia de dos clados diferenciados, uno oriental y otro occidental, el segundo de los cuales incluye una rama norteafricana y otra ibérica dividida a su vez en dos linajes, uno septentrional (que incluye los topotipos de *P. manuelae*) y otro meridional (que incluye los paratipos de *P. jeanneae*). Por tanto, la validez de las especies planteadas por Busack *et al.* (2006) queda en entredicho, ya que el taxón *P. algirus* comprendería el clado oriental y la rama africana del clado occidental, resultando en consecuencia parafilético. Sin embargo, y a pesar de toda esta incertidumbre (pues parece necesaria una revisión profunda de la taxonomía de las lagartijas colilargas), en lo referente a las poblaciones estudiadas en esta tesis no parece haber ninguna duda de su proximidad genética y filogeográfica: de acuerdo con datos de ADN mitocondrial relativos al gen ND4 (cuarta subunidad de la NADH deshidrogenasa mitocondrial), presentan un máximo de 3 cambios en 843 pares de bases (Verdú-Ricoy *et al.*, 2010).

6. Área de estudio

Las poblaciones de estudio se encuentran en la Comunidad de Madrid, a una distancia de unos 32 Km en línea recta. Son dos localidades situadas a lo largo de un gradiente altitudinal que parte desde las cumbres de la Sierra de Guadarrama hasta la vega del Tajo en Aranjuez. A pesar de su cercanía presentan dos hábitats altamente contrastados:

Navacerrada

El hábitat de montaña es un melojar denominado la Dehesa de la Golondrina (Figura 3), perteneciente al termino municipal de Navacerrada (40° 44' N, 4° 00' W, altitud 1.300 m) en el área de la Sierra de Guadarrama. La vegetación del área de estudio está constituida principalmente por pies de roble melojo (*Quercus pyrenaica*), así como rebrotes de la misma especie que forman un sotobosque arbustivo con abundante hojarasca; tanto los rebrotes (en primavera tardía y verano) como la hojarasca (durante todo el período de actividad) son utilizados como refugio por las lagartijas. Las

especies acompañantes de esta formación son la jara estepa (*Cistus laurifolius*), que forma grupos de arbustos grandes, y una gran variedad de especies arbustivas como la rosa silvestre (*Rosa sp.*), las zarzas (*Rubus sp.*) y los majuelos (*Crataegus monogyna*). También aparecen dispersos por el bosque bloques de roca granítica formando berruecos.

Los potenciales depredadores de la especie estudiada son, entre los reptiles, el lagarto ocelado (*Timon lepidus*), la culebra bastarda (*Malpolon monspessulanus*) y la culebra lisa meridional (*Coronella girondica*); entre las aves, el cernícalo vulgar (*Falco tinunculus*), el aguililla calzada (*Hieraetus pennatus*), el arrendajo (*Garrulus glandarius*) y el cuervo (*Corvus corax*).



Figura 3. Paisaje típico de la localidad de montaña (Navacerrada).

La temperatura media anual en la estación meteorológica del Puerto de Navacerrada, a unos 3 km en línea recta aunque a una altitud en torno a 600 m superior, es de 6.2 °C, con una precipitación de 1170 m.

El Pardo

La segunda zona elegida para este estudio es un encinar adhesionado (ver Figura 4) situado en la zona de acceso libre del monte de El Pardo (40° 31' N, 3° 47' W, altitud 650 m). En este caso, la vegetación está formada mayoritariamente por pies de encina (*Quercus ilex*) de tamaño mediano o grande que presentan a nivel del suelo gran cantidad de rebrotes; estos ejemplares, como caracteriza a las dehesas, se hallan dispersos y separados por un pastizal de terófitos. También aparecen distintos tipos de matorrales como jara pringosa (*Cistus ladanifer*), torvisco (*Daphne gnidium*) y esparraguera (*Asparagus acutifolius*).



Figura 4. Paisaje típico de la localidad de llanura (El Pardo).

Los potenciales depredadores de la especie estudiada son, entre los reptiles, el lagarto ocelado (*Timon lepidus*), la culebra bastarda (*Malpolon monspessulanus*) y la culebra de escalera (*Rhinechis scalaris*); entre las aves, el cernícalo vulgar (*Falco tinunculus*), el busardo ratonero (*Buteo buteo*), la abubilla (*Upupa epops*), la urraca (*Pica pica*) y los alcaudones (*Lanius excubitor* y *L. senator*).

La temperatura media anual es de 12.5 °C, con una precipitación media de 438 mm, aunque las condiciones meteorológicas pueden variar mucho estacionalmente y entre años distintos (Díaz y Cabezas-Díaz, 2004). Series climatológicas de más de 18 años correspondientes a la segunda mitad del siglo XX ponen de manifiesto que la sequía estival es mucho más pronunciada e intensa en la localidad de llanura (desde mediados de mayo hasta mediados de septiembre; Figura 5) que en la de montaña (desde finales de junio hasta principios de agosto).

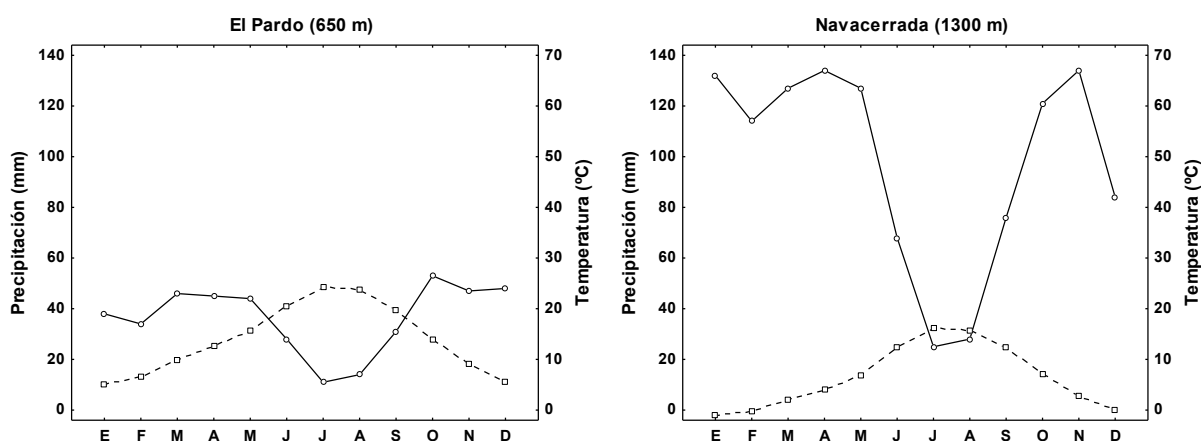


Figura 5. Diagramas ombrotérmicos de ambas localidades, en los que se puede observar la mayor intensidad y duración de la sequía estival en El Pardo.

Un último aspecto a considerar en relación con las áreas de estudio es que, puesto que sólo se comparan dos poblaciones, nuestros argumentos sobre el posible efecto de la altitud tienen el problema de la falta de réplicas para las dos altitudes consideradas (Ruxton y Colegrave, 2006; véase también Garland y Adolph, 1994, para una crítica detallada al problema que se plantea al hacer estudios comparados utilizando sólo dos especies). Esto hace que todos aquellos factores tanto ambientales como genéticos que diferencian a ambas poblaciones, y no sólo la altitud, puedan ser responsables de las diferencias observadas. Sin embargo, consideramos que los resultados que se extraen de la presente Memoria son todavía útiles para ayudar a comprender el efecto de los gradientes ambientales, en este caso altitudinales, sobre la variación de las estrategias

vitales en ambientes mediterráneos. Por un lado, la altitud, la productividad y el tipo de bosque están totalmente confundidos en las mesetas ibéricas: las encinas son árboles perennes típicamente mediterráneos, con una presencia importante en las áreas secas y bajas (pisos bioclimáticos termo y mesomediterráneo), mientras que los robles melojos son típicos de áreas más frescas y húmedas, dominando las laderas de las sierras (piso bioclimático supramediterráneo). Con lo que la obtención de réplicas no serviría para separar los efectos de la altitud, el ambiente térmico, la precipitación, la productividad y/o la abundancia de alimento. Más aún, ambas zonas de estudio constituyen unos de los mejores ejemplos de encinares y melojares del centro peninsular, dado su tamaño y su buen estado de conservación. Además, tienen la ventaja de hallarse lo suficientemente cerca (32 km en línea recta) como para mantener poblaciones de lagartijas que, de acuerdo con los datos genéticos disponibles, pertenecen al mismo linaje de ADN mitocondrial (Verdú-Ricoy *et al.*, 2010), siendo probable que exista flujo génico entre ambas.

Objetivos

El objetivo general de esta Memoria es estudiar algunas de las posibles relaciones que existen entre las estrategias vitales de dos poblaciones de lagartija colilarga en el centro de la península ibérica, una en un encinar de llanura (650 m) y otra en un melojar de montaña (1300 m), y las características del ambiente en el que viven. Nos ocuparemos de una serie de rasgos fenotípicos –morfológicos, fisiológicos y comportamentales–, de las distintas clases de edad (juveniles y adultos) y de los dos sexos, y trataremos de determinar las posibles fuentes de variación responsables de su modulación (véase la Figura 4), tanto ambientales como atribuibles a la población de origen (es decir, genéticas o relacionadas con efectos maternos). Para estudiar de qué manera el ambiente y la localidad de origen modulan las tasas de crecimiento (rasgo fundamental de las estrategias vitales, ya que determinan el tamaño adulto y condicionan

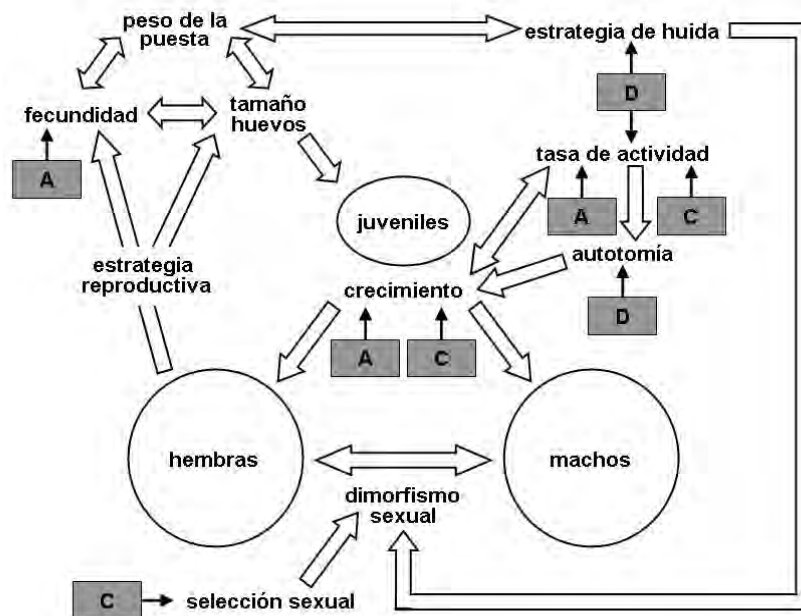


Figura 4. Esquema general de las relaciones contempladas en esta Tesis. No se trata tanto de presentar todas las asociaciones posibles sino de indicar los rasgos fenotípicos analizados, las clases de edad (o sexo) “protagonistas” y, sobre todo, las características del ambiente que, variando con la altitud, son susceptibles de haber modelado las diferencias interpoblacionales estudiadas (A: abundancia de alimento; C: clima [precipitación y temperatura]; D: depredación).

la supervivencia), los niveles de actividad postnatal y la regeneración de la cola (tras sufrir experimentalmente autotomía), utilizaremos individuos nacidos en el laboratorio y criados tanto en el campo (Capítulos I y II) como en el laboratorio (Capítulos III y IV). Para evaluar si las estrategias reproductivas (número y tamaño de los descendientes) están ajustadas a las condiciones ambientales de cada población (Capítulo IV), y para comparar el efecto de estas estrategias sobre la capacidad y estrategia de huida tanto en el laboratorio como en el campo, teniendo en cuenta la diferente estructura del hábitat en cada población (Capítulo V), utilizaremos hembras adultas en estado de gravidez. Por último, para analizar cuáles han podido ser las presiones selectivas que han modulado la variación en algunos rasgos morfológicos que son relevantes para la comunicación intraespecífica, mediante señales tanto químicas como visuales, utilizaremos adultos de ambos sexos (Capítulo VI).

A continuación detallamos los objetivos particulares de cada capítulo:

- **Capítulo I:** Examinar el efecto de la variación ambiental sobre la fenología reproductiva y las tasas de crecimiento postnatal de juveniles nacidos en el laboratorio (a partir de puestas de hembras procedentes de ambas localidades de estudio) y liberados en el campo mediante un diseño experimental en el que la mitad de los descendientes de cada puesta son soltados en cada localidad. Este experimento de trasplante recíproco nos permitirá diferenciar entre las posibles fuentes de variación en las tasas de crecimiento: específicas de cada población, y presumiblemente genéticas (aquellas determinadas por la localidad de origen) vs. ambientales (determinadas por la localidad de crecimiento: temperaturas operativas, disponibilidad de alimento, etc.).
- **Capítulo II:** Averiguar cómo afectan el tamaño corporal, la localidad de origen y las condiciones ambientales de la localidad de crecimiento a la decisión de los juveniles de mantenerse o no activos antes de la hibernación y a la supervivencia invernal.

- **Capítulo III:** Analizar qué consecuencias puede tener la pérdida de la cola sobre el crecimiento postnatal de los juveniles de ambas poblaciones, teniendo en cuenta los compromisos entre la importancia de la autotomía como estrategia antidepredatoria (que requeriría desviar recursos del crecimiento en tamaño corporal hacia la regeneración de la cola) por un lado, y la importancia del tamaño para facilitar la supervivencia invernal de los juveniles por el otro.
- **Capítulo IV:** Comparar las estrategias reproductivas de ambas poblaciones (peso de la puesta, número de huevos, tamaño de huevos y recién nacidos, tasa de crecimiento tanto en el campo como en el laboratorio bajo dos tratamientos de abundancia de alimento, y tamaño adulto de machos y hembras) para valorar hasta qué punto están ajustadas para maximizar el éxito reproductivo en cada localidad.
- **Capítulo V:** Combinar medidas de la locomoción de hembras grávidas en el laboratorio con observaciones focales en el campo para estudiar los efectos de la gravidez (que puede afectar física y fisiológicamente a la velocidad de carrera) sobre la capacidad y estrategia de huida de ambas poblaciones teniendo en cuenta sus estrategias reproductivas y las posibles diferencias en la estructura del hábitat.
- **Capítulo VI:** Estudiar si existe variación interpoblacional en algunos rasgos morfológicos (la coloración sexual de los machos, la longitud relativa de las patas traseras y el número y tamaño de los poros femorales) que exhiben dimorfismo sexual y que pueden verse influidos tanto por la selección natural para maximizar la velocidad de carrera como por la selección sexual para potenciar la comunicación intraespecífica, para tratar de averiguar qué tipo de presiones selectivas han podido.

Felix, qui potuit rerum cognoscere causas
Feliz, quien puede conocer las causas de
las cosas

Publio Virgilio Marón
Geórgicas, 29 a.c.

Discusión integradora

1. Efecto de la altitud sobre el crecimiento

El objetivo del primer Capítulo de esta Memoria es evaluar la fenología reproductiva y las tasas de crecimiento tanto en la localidad de origen como en otra localidad a distinta altitud y discernir en qué medida los caracteres analizados estaban condicionados por el origen materno o por el ambiente de crecimiento. Para ello, se realizó un experimento de trasplante recíproco con los recién nacidos. La duración de la incubación fue menor para los huevos de la localidad de montaña, independientemente de la temperatura, de tal manera que, aunque las hembras de la localidad de llanura realizaron la puesta antes, no hubo diferencias en la fecha de eclosión entre poblaciones. El retraso en la fecha de eclosión para los juveniles de la localidad de llanura evitaría que éstos naciesen en el pico de la sequía estival, fechas en las que la escasez de alimento podría comprometer su supervivencia. Del total de juveniles liberados en cada localidad, se recapturaron más individuos en la localidad de montaña que en la de llanura, un resultado que, como se verá en el Capítulo II, guarda relación con la variación en las tasas de actividad entre poblaciones.

El resultado principal de este Capítulo es que los juveniles crecieron mejor en la localidad de montaña, en contra de lo que cabría esperar en función de las diferencias térmicas (disponibilidad de temperaturas operativas; Sinervo y Adolph, 1989; Grant y Dunham, 1990; Sears, 2005b); de hecho, se sabe que la calidad térmica del hábitat es menor en los melojares que en los encinares de llanura, y que las lagartijas responden con comportamientos termorreguladores más explícitos (mayor selección de las áreas expuestas al sol; Díaz, 1997). Las diferencias de productividad (medida como la disponibilidad de alimento) entre las dos poblaciones, parecen ser el factor más

determinante a la hora de modular las tasas de crecimiento. Así, la abundancia de artrópodos fue mayor en la localidad de montaña, lo que permitió a los juveniles crecer más rápidamente a pesar de que los períodos de actividad fueran potencialmente más cortos. Por lo tanto, el ambiente de crecimiento se presenta como el principal modulador de las tasas de crecimiento en los primeros estadios post-natales, lo cual es consistente con estudios previos (Niewiarowski y Roosenburg, 1993; Sinervo y Adolph, 1994; Sorci *et al.*, 1996; Qualls y Shine, 2000; Lorenzon *et al.*, 2001) y con el hecho de que los efectos ambientales superaron en todos los casos a los efectos familiares, puesto que los individuos procedentes de la misma puesta (es decir, hermanos o hermanastros) crecieron más rápidamente en Navacerrada que en El Pardo en todas las comparaciones efectuadas.

No obstante, tanto el tamaño como la tasa de crecimiento se vieron influenciados por la procedencia materna. Los juveniles procedentes de la población de llanura nacieron más grandes y tuvieron tasas de crecimiento mayores, en ambos sitios de suelta, que los juveniles de la localidad de montaña incubados en las mismas condiciones. Esta diferencia es debida principalmente a la inversión materna, pero al tener en cuenta el efecto del peso del huevo, sigue habiendo diferencias significativas; por lo que no se puede descartar que las diferencias poblacionales en el tamaño al nacer y las tasas de crecimiento se correspondan con una diferenciación genética de la fisiología del crecimiento (Sinervo, 1990; Bronikowski, 2000) y/o con otros efectos maternos, aparte de la cantidad de vitelo por huevo, inducidos por una selección a favor de juveniles de mayor tamaño en la localidad de llanura, como se discute en los Capítulos II y IV de esta Memoria.

Sin embargo, un crecimiento acelerado en las etapas post-natales puede tener asociados costes futuros (Metcalf y Monaghan, 2001). Los juveniles con mayor actividad de forrajeo, por ejemplo, suelen sufrir a su vez un mayor riesgo de depredación (Warner y Andrews, 2002). Como consecuencia, pueden sufrir mayores tasas de autotomía, cuyos efectos sobre el crecimiento se abordan en el Capítulo III.

2. Variación altitudinal en las tasas de actividad y de supervivencia

En el Capítulo I se ha mostrado como las tasas de recaptura dependieron del lugar en el que fueron liberados los juveniles al nacer: en septiembre, en torno a un mes después de la eclosión, se recapturaron más juveniles en la localidad de montaña. Durante la primavera siguiente, cuando se procedió a buscar juveniles en las mismas parcelas de estudio, se recapturó un mayor porcentaje de juveniles liberados que en otoño, sin que hubiera diferencias significativas entre poblaciones. De este resultado se puede deducir que las diferencias observadas entre ambas localidades en las tasas de recaptura de septiembre han de ser debidas a diferencias en las tasas de actividad. De hecho, un 74% de los juveniles recapturados en primavera en la localidad de llanura no habían sido capturados en septiembre, mientras que esto ocurría sólo para el 33% de los capturados en la localidad de montaña.

Los niveles de actividad se vieron afectados no sólo por la localidad de crecimiento, sino también por la localidad de origen; durante el otoño, los niveles de actividad de los juveniles de la localidad de montaña no difirieron entre localidades de crecimiento. Sin embargo, los de la localidad de llanura sí que mostraron patrones distintos en función de la localidad de crecimiento: estuvieron más activos en la localidad de montaña que en la de llanura. Teniendo en cuenta que la actividad está determinada por las condiciones ambientales (Adolph y Porter, 1993; Lorenzon *et al.*, 1999), estas diferencias podrían indicar una mayor capacidad de respuesta a las condiciones ambientales por parte de los juveniles de la localidad de llanura, ya que serían capaces de optar por la inactividad en condiciones de sequía y falta de alimento, como las descritas en el Capítulo I. También podría ocurrir que los juveniles de las puestas de la localidad de llanura fueran lo suficientemente grandes como para poder permanecer inactivos sin disminuir sus reservas energéticas tanto como para comprometer la supervivencia invernal. Esta hipótesis, que plantea el tamaño de los juveniles como una respuesta adaptativa, se aborda más en profundidad en el Capítulo IV de esta Memoria.

Las tasas de crecimiento entre septiembre de 2005 y primavera 2006 fueron prácticamente inapreciables debido a la diapausa invernal, y no difirieron entre sitios de origen o sitios de crecimiento. Esto hizo que se mantuvieran los patrones descritos en el Capítulo I para el crecimiento acumulado desde el nacimiento hasta el comienzo de la siguiente primavera. Sin embargo, es interesante destacar que el tamaño de los juveniles liberados en sus respectivos lugares de origen no difirió entre poblaciones, lo que implica que los juveniles de la localidad de montaña soltados en su propia localidad fueron capaces de compensar en alrededor de 6-7 meses las diferencias de tamaño al nacer.

A pesar de las condiciones más adversas del otoño en la localidad de llanura, no hubo diferencias en las tasas de supervivencia entre sitios de crecimiento. Por otro lado, nuestros datos corroboran que la supervivencia juvenil se correlaciona de manera positiva con el tamaño corporal (Civantos *et al.*, 1999; Civantos y Forsman, 2000; Díaz *et al.*, 2005). Sin embargo, la probabilidad de recaptura después de la hibernación fue mayor para los juveniles de la localidad de montaña a pesar de su menor tamaño. Este resultado podría estar relacionado con las duras condiciones padecidas por las hembras grávidas en años de sequía, que se manifestarían como efectos maternos deletéreos capaces de comprometer la supervivencia invernal.

3. Efecto de la autotomía de la cola sobre el crecimiento

Como se ha visto en los Capítulos anteriores (I y II), existen diferencias en las tasas de actividad y de crecimiento entre poblaciones. La actividad tiene como contrapartida un aumento del riesgo de depredación, lo que nos llevó a evaluar los efectos que puede tener sobre el crecimiento (importante para la supervivencia invernal: Capítulo II; Civantos y Forsman, 2000) un mecanismo antidepredatorio como es la pérdida de la cola. En el Capítulo III se muestra como la pérdida de la cola durante los primeros días de vida afecta al crecimiento en tamaño de los juveniles, lo que a su vez

condiciona la supervivencia invernal.

La cantidad de recursos asimilados por los juveniles no se vio afectada por la amputación de la cola. Sin embargo, la pérdida de la cola en etapas tempranas del desarrollo postnatal sí que produjo un menor crecimiento en tamaño, controlando los efectos de la condición física al comenzar el experimento y del incremento de peso durante el mismo, tanto para los juveniles de la localidad de montaña como para los de la localidad de llanura. Sin embargo, no se observaron diferencias entre poblaciones en la tasa de regeneración de la cola. Éste es un resultado sorprendente, puesto que lo esperado hubiera sido que los juveniles de la población de llanura, donde la tasa de pérdida natural de la cola es mayor –lo que podría indicar un mayor riesgo de depredación– hubieran invertido más energía en regenerar la cola, y así estar listos para afrontar nuevos ataques (Tsasi *et al.*, 2009). Una posible explicación para este resultado es que las presiones selectivas inducidas por el mayor riesgo de depredación en la localidad de llanura se vean atenuadas si los juveniles son capaces de modificar su comportamiento, bien reduciendo su actividad (y por lo tanto el riesgo de depredación) en las primeras etapas postnatales, como se ha visto en el Capítulo II, o bien después de la autotomía, como ha sido sugerido para juveniles de *Uta stansburiana* (Niewiarowski *et al.*, 1997). En esta Memoria se describe un cambio comportamental similar en el caso de las hembras grávidas (Capítulo IV).

Por otro lado, no se detectó un compromiso entre regenerar la cola o crecer en tamaño. De hecho, estas dos variables estuvieron positivamente correlacionadas. Esto quiere decir que los juveniles capaces de regenerar más rápido la cola fueron también capaces de crecer a tasas más altas, lo que pone de manifiesto que existe variación en la calidad individual y en la manera en que los individuos obtienen y gestionan los recursos que tienen a su alcance. Este resultado es consistente con el efecto positivo de la condición física al comienzo del experimento sobre la tasa de crecimiento. Un razonamiento similar fue propuesto por Van Noordwijk y de Jong (1986) para explicar la ausencia de compromisos entre rasgos de historias vitales que aparentemente deberían entrar en conflicto pero que, de hecho, muestran correlaciones positivas. Estos

autores argumentaron que la existencia de diferencias interindividuales en la cantidad de recursos disponibles hace que los individuos con “más presupuesto” puedan invertir más en todos los capítulos (e.g. reproducción, crecimiento y mantenimiento) que aquellos otros que disponen de un presupuesto menor (por su menor edad, calidad genética, condición física, etc.).

4. Variación altitudinal de las estrategias reproductivas

Después de lo que acabamos de ver en los Capítulos anteriores, surgen preguntas sobre cómo se integran en el fenotipo adulto las diferencias observadas en las estrategias reproductivas y las tasas de crecimiento y, sobre todo, acerca de en qué medida estos rasgos están ajustados (según predice la teoría de las estrategias vitales) para maximizar el éxito reproductivo de los individuos en su localidad de origen. En este Capítulo vamos a relacionar el fenotipo de los adultos con los datos obtenidos en los Capítulos I y II, y con datos de crecimiento obtenidos en el laboratorio para tratar de responder a estas cuestiones.

Las diferencias de tamaño son comunes entre las poblaciones de ectotermos que viven a distinta altitud, pero el signo de estas diferencias varía de unos estudios a otros (Chown y Klok, 2003; Forsman y Shine, 1995; Jin *et al.*, 2007; Jin y Liu, 2007). En nuestro sistema de estudio existen diferencias entre poblaciones en el tamaño corporal de las hembras, pero no de los machos; las hembras de la localidad de montaña son más grandes que las de llanura. Una de las posibles explicaciones de este patrón son las diferencias entre poblaciones en la productividad del hábitat (Capítulo I). Sin embargo, estas diferencias de productividad no explican el motivo por el cual sólo encontramos diferencias significativas de tamaño corporal en el caso de las hembras. Tal vez los machos de la localidad de llanura se vean obligados a crecer más de lo que cabría esperar en función de la baja disponibilidad de alimento, debido a la mayor intensidad de la selección sexual (véase el Capítulo VI). También podría ser que las hembras de montaña estén sometidas a una selección encaminada a alcanzar tallas mayores con el fin de maximizar la fecundidad (Braña, 1996; Cox *et al.*, 2003). Nuestros datos apoyan

esta segunda hipótesis, ya que las hembras de la localidad de montaña realizaron inversiones reproductivas mayores debido a su mayor tamaño y, más importante aún, la inversión por propágulo fue diferente a la realizada por las hembras de llanura. Esta diferencia entre poblaciones en el reparto de la inversión reproductiva en la primera puesta, consistió en que las hembras de llanura asignaron más recursos por huevo (mayor peso medio de los huevos) a costa de reducir el tamaño de la puesta. Esto contrasta con el patrón geográfico obtenido para otras especies de lagartijas, cuyas poblaciones de montaña son las que realizan puestas pequeñas formadas por huevos grandes (Rohr, 1997; Jin y Liu, 2007). Sin embargo, el patrón obtenido es consistente con la hipótesis de una posible selección sobre las hembras de la localidad de llanura para producir juveniles de mayor tamaño y más pesados (véase el Capítulo I), de manera que éstos tengan mayor probabilidad de sobrevivir bajo las duras condiciones impuestas por la pertinaz sequía estival de los ambientes mediterráneos de llanura (Civantos y Forsman, 2000; Capítulo II).

Los resultados obtenidos en un experimento de crecimiento en condiciones de “common garden” mostraron un patrón similar al obtenido en el estudio de trasplante recíproco (Capítulo I): los juveniles de llanura crecieron más rápido que los de montaña en los dos tratamientos de alimentación (alimento abundante y alimento restringido), sin que hubiera interacción entre los efectos de la localidad de origen y la abundancia de alimento. El hecho de que coincidan los datos de estos dos experimentos sugiere que la elevada tasa de crecimiento es una característica intrínseca de las lagartijas de la localidad de llanura. Dado que en el experimento de “common garden” mantuvimos un estricto control de la alimentación, podemos descartar que las diferencias en las tasas de crecimiento se deban a distintos niveles de ingesta de alimento, porque el número de grillos que comieron durante los 28 días de duración del experimento fue similar para ambas poblaciones. Por lo tanto, debe haber otras diferencias fisiológicas o de comportamiento que permiten a los jóvenes de baja altitud obtener una mayor rentabilidad del alimento que ingieren. Una posibilidad es que sean más efectivos a la hora de regular sus tasas de actividad en función de claves ambientales como la

temperatura, la disponibilidad trófica, etc. (véase el Capítulo II); esto permitiría un ahorro de energía que redundaría en un metabolismo más eficiente y un crecimiento más rápido. Sin embargo, hay que destacar que los juveniles de llanura, a pesar de la capacidad intrínseca para un crecimiento rápido que acabamos de describir, no fueron capaces de revelar esa capacidad en su lugar de origen debido a la escasez de alimentos durante el período postnatal (véase el Capítulo I).

De manera general podemos decir que las diferencias entre poblaciones encontradas en este Capítulo y en el Capítulo I –hembras más pequeñas en la localidad de llanura que realizan puestas más pequeñas de huevos y juveniles de mayor tamaño y que presentan mayores tasas de crecimiento potenciales que los de la localidad de montaña– proporcionan un claro ejemplo de variación contragradiante (Conover *et al.*, 2009), porque los genotipos que codifican para un crecimiento rápido y tamaños corporales grandes se encuentran en la población con menor disponibilidad de alimento, lo que provoca un crecimiento lento y un menor tamaño. A la larga, y a pesar del menor tamaño al nacer y de las menores tasas intrínsecas de crecimiento, las hembras de montaña alcanzan tallas mayores gracias al ambiente en el que crecen: la mayor productividad de las sierras mediterráneas, con tormentas de verano que atenúan la sequía estival, hace que la disponibilidad de alimento (abundancia y diversidad de artrópodos; véase el Capítulo I) sea mucho mayor. Esto permite a las hembras alcanzar una mayor fecundidad (Fitch, 1970) que se ve reforzada por su estrategia de invertir menos por propágulo a cambio de producir un mayor número, alcanzando así densidades mayores en las localidades de montaña (Díaz, 1997).

5. Efectos de la gravidez sobre las estrategias de huida

Acabamos de ver como las estrategias reproductivas han sido moduladas por la selección natural para maximizar el éxito reproductivo de los individuos en sus lugares de origen, pero también hay que tener en cuenta que la reproducción tiene una serie de costes asociados. Entre ellos, una disminución de la capacidad locomotora debido al peso adicional de la puesta que puede llegar a condicionar la supervivencia al aumentar

el riesgo de depredación. En el Capítulo V se estudia el efecto que tiene la gravidez en las estrategias de escape de las hembras y cuál puede ser el papel del hábitat a la hora de modular dichas estrategias.

Estudios anteriores han sugerido que la reducción de la capacidad locomotora es el resultado directo de llevar el peso adicional de la puesta (Shine, 2003; Zani *et al.*, 2008), que en *P. algirus* puede representar hasta una cuarta parte de la masa corporal del las hembras. Nuestros datos muestran que la gravidez tiene efectos significativos sobre el rendimiento locomotor, la estrategia de escape, y la selección de la temperatura corporal: durante la gravidez las hembras realizaron un mayor número de carreras más cortas, corrieron a menor velocidad y seleccionaron temperaturas corporales inferiores a las seleccionadas después de la puesta. Algunos de estos efectos fueron más pronunciados en las hembras de la localidad de llanura: estando grávidas hicieron carreras mas cortas y a una velocidad inferior que las de montaña, pero estas diferencias no se encontraron después de la puesta.

Entre las posibles explicaciones de estos resultados interpoblacionales están las diferencias en rasgos morfológicos (tamaño o forma), fisiológicos (termorregulación), estrategias reproductivas (tamaño de los huevos, tamaño de puesta, grado de retención de huevos), o el comportamiento (diferentes tácticas de escape asociadas a los distintos ambientes). Las dos primeras, a pesar de su importancia para la locomoción (Losos y Sinervo, 1989; Losos, 1990; Bauwens *et al.*, 1995), no pueden ser las responsables del patrón encontrado puesto que no hubo diferencias ni morfológicas ni de termorregulación entre las dos poblaciones. En cuanto al posible efecto de las estrategias reproductivas, como ya hemos visto en los Capítulos I y IV, aunque no hubo diferencias en la inversión total (peso de la puesta ajustado por el tamaño) entre poblaciones, sí que hubo diferencias en la manera de distribuir la inversión reproductiva. Sin embargo, las hembras de la localidad de llanura, a pesar de tener menor número de huevos, fueron las que mostraron un cambio más pronunciado hacia carreras más cortas y lentas. Este es un hallazgo inesperado, pudiendo indicar que la clave para explicar el patrón es la existencia de diferentes respuestas comportamentales

en lugar de las diferencias en la capacidad de locomotora.

Por otro lado, las hembras de la localidad de llanura realizaron la puesta antes que las de montaña, lo que podría ser una consecuencia de un inicio más temprano de la temporada de reproducción en la localidad llanura y/o una retención oviductal de los huevos más prolongada en las hembras de la localidad de montaña. Este hecho es, al menos parcialmente, responsable de las diferencias observadas entre las poblaciones en el efecto de la gravidez sobre la velocidad media, debido a que el número de días que mediaron entre el momento de la carrera y el día de la puesta fue menor para las hembras de la localidad de llanura. De hecho, cuando se tuvieron en cuenta los efectos de la fecha de puesta, la reducción de la velocidad media en las hembras grávidas no difirió significativamente entre poblaciones, pero el acortamiento de la distancia recorrida se mantuvo más pronunciado en las hembras de la localidad de llanura. Este resultado refuerza la hipótesis de que el patrón observado se debe más a diferencias comportamentales en lugar de diferencias en la capacidad locomotora.

Las diferencias en el comportamiento antidepredatorio deben ser interpretadas teniendo en cuenta la variación entre localidades en la estructura del hábitat y el riesgo de depredación asociado. Las respuestas de escape de las lagartijas están ajustadas a la variación en los microhábitats (Martin y López, 1995; Irschick, 2003), y los rasgos de comportamiento asociados con la capacidad de escape de los depredadores puede evolucionar rápidamente en una población como respuesta a la variación en la cobertura de la vegetación (Gifford *et al.*, 2008). De acuerdo con este punto de vista, encontramos diferencias entre poblaciones en la estructura y uso del hábitat, debido a la menor disponibilidad de refugios en la localidad de llanura. Las hembras de la localidad de llanura permanecieron más tiempo cerca o dentro de los refugios logrando reducir drásticamente su visibilidad. Estudios anteriores en varias especies de lagartijas, han descrito un patrón similar donde las hembras grávidas optan por la cripsis como principal mecanismo antidepredatorio (Vitt y Congdon, 1978; Bauwens y Thoen, 1981; Cooper *et al.*, 1990).

6. Variación morfológica entre sexos y poblaciones

Hasta ahora todos los temas han estado centrados en la reproducción y por lo tanto en gran medida en las hembras; sin embargo, existen variables morfológicas relacionadas con la reproducción que no son exclusivas de las hembras y que pueden diferir entre poblaciones; este es el caso de las variables implicadas en la comunicación intraespecífica y la elección de pareja. Es interesante discernir cuales son las presiones selectivas que pueden estar detrás de esta variación interpoblacional. Los resultados del Capítulo VI muestran la existencia de dimorfismo sexual y de diferencias morfológicas entre poblaciones, especialmente en la longitud relativa de las patas traseras, un rasgo interesante porque tiene implicaciones tanto para la eficacia locomotora como para la señalización y la comunicación social, por lo que puede estar sometido a selección tanto natural (en el sentido restringido de “no sexual”) como sexual. Para un tamaño dado, los machos tienen patas traseras más largas que las hembras y los individuos de la localidad de llanura patas más largas que los individuos de la localidad de montaña. Esto es así tanto para la pata completa como también para cada uno de los segmentos que la conforman (fémur, tibia y metatarso más falanges).

Podría ser que estas diferencias en la longitud de las patas estuvieran relacionadas con diferencias en la velocidad de carrera; los individuos con patas traseras más largas corren a mayor velocidad (Sinervo y Losos, 1991). Por lo tanto, una mayor longitud de las patas traseras sería seleccionada en los machos ya que éstos se exponen más durante el periodo reproductivo y sufren un mayor riesgo de depredación. Esto podría ser más pronunciado en localidad de llanura debido a que es un hábitat más abierto y con menor disponibilidad de refugios (como se ha visto en el Capítulo V). Sin embargo, no se detectaron diferencias en la velocidad de carrera entre machos y hembras y tampoco entre las poblaciones. Además, la longitud de la pata tampoco se relacionó significativamente con ninguna de las variables de locomoción.

Una explicación alternativa es que las diferencias morfológicas observadas estén relacionadas con las interacciones sociales. Las patas traseras de *P. algirus* poseen,

como las de otros lacértidos, unas glándulas (poros femorales) que sirven para secretar una sustancia cerosa utilizada en la comunicación química (Cole, 1966), y la longitud de la pata puede condicionar el número y/o el tamaño de estos poros, afectando así a la efectividad de la señalización. El número de poros femorales fue mayor en los machos que en las hembras y mayor en los individuos de la localidad de llanura que en los individuos de la localidad de montaña, lo que constituye un resultado análogo al obtenido para las patas traseras. Además, la longitud del fémur estuvo correlacionada positivamente con el tamaño medio de los poros. La mayor longitud de fémur de los machos de la localidad de llanura les permite tener poros más grandes de lo esperado teniendo en cuenta que el número de poros es mayor que para los machos de la localidad de montaña. El hecho de tener muchos poros de un tamaño no reducido es importante en un contexto de altas temperaturas donde las secreciones se evaporan más rápidamente. Además, la mayor intensidad de la selección sexual en las localidades situadas a menor altitud, que ha sido sugerida para otros sistemas (Badyaev, 1997), se vería confirmada en nuestro caso por la mayor saturación de la coloración sexual que presentan las gargantas de los machos en la localidad de llanura. La intensidad de la coloración anaranjada está relacionada con los niveles de testosterona (Díaz *et al.*, 1994) y con variables importantes en los encuentros agonísticos como la longitud y la anchura de la cabeza (Huyghe *et al.*, 2009). Estos resultados ponen de manifiesto que la selección sexual, a través del papel de los poros femorales en los procesos de comunicación química, ha jugado un papel importante en la modulación de la variación intraespecífica en la longitud de las patas traseras.

7. Síntesis

A modo de síntesis, y como hemos visto en los apartados anteriores, la variación fenotípica entre las poblaciones estudiadas (de estrategias vitales, comportamiento y morfología) parecen maximizar el éxito reproductivo en dos poblaciones que, por estar situadas a distinta altitud, se encuentran sometidas a condiciones ambientales distintas.

Las hembras de la localidad de llanura realizan primeras puestas formadas por

huevos grandes que tardan más en eclosionar –reduciendo así el solapamiento con el periodo máximo de sequía estival– y dando lugar a juveniles de mayor tamaño, que tienen el potencial de crecer rápido en situaciones de distinta disponibilidad alimentaria. Estos juveniles de mayor tamaño, en el caso de que las condiciones ambientales sean muy adversas, pueden permanecer inactivos sin disminuir sus reservas hasta el punto de comprometer la supervivencia invernal. Por otro lado, estas hembras, dada la baja disponibilidad de refugios atribuible a la menor cobertura de vegetación en las proximidades del suelo, optan por mantenerse cerca o dentro de los refugios durante la gravidez, y a la hora de huir realizan carreras más cortas y lentas, favoreciendo la cripsis como principal mecanismo antidepredatorio. En cuanto a los machos de esta localidad, y debido probablemente a la mayor intensidad de las presiones de selección sexual, presentan una morfología –patas más largas, mayor número de poros femorales y coloración sexual más pronunciada– que optimiza la comunicación intraespecífica en condiciones ambientales de sequedad, temperaturas elevadas y puede que mayor visibilidad.

Las hembras de la localidad de montaña se sitúan en el otro extremo del compromiso entre el tamaño y la calidad de los descendientes; esto, combinado con su mayor tamaño, hace que realicen primeras puestas formadas por huevos más numerosos pero de menor tamaño que eclosionan en menos tiempo –pudiendo así disfrutar de la mayor productividad del hábitat para crecer– y dan lugar a juveniles de menor tamaño. Estos juveniles, a pesar de una menor tasa de crecimiento potencial, son capaces de superar las diferencias iniciales de tamaño al cabo de 6-7 meses e incluso superar en tamaño como adultos (especialmente las hembras) a los individuos de la localidad de llanura; esto es posible gracias a la mayor disponibilidad de alimento en la localidad de montaña, que en última instancia, y a través de la mayor fecundidad de las hembras, permitiría a las poblaciones de montaña (melojares) alcanzar mayores densidades que las de llanura (encinares). Las hembras de montaña, aún teniendo que cargar con un mayor número de huevos, no sufren tanto los costes de la reproducción asociados con la locomoción, debido a la mayor abundancia de refugios y a la mayor cobertura vegetal

en la localidad de montaña. En esta localidad los machos presentan coloraciones sexuales menos pronunciadas y un menor número de poros femorales, lo que podría atenuar el número y la intensidad de los encuentros agonísticos en una localidad densamente poblada. Esto relajaría las presiones de selección sexual que parecen haber modulado la variación en la longitud de las patas traseras a través de su efecto sobre el número y tamaño de los poros femorales, con la consecuente menor longitud de éstas en ambientes donde la señalización es menos efímera.

Conclusiones

- El principal determinante de la tasa de crecimiento en dos poblaciones de lagartija colilarga separadas por un gradiente altitudinal de 600-700 m es la localidad de crecimiento de los juveniles, debido a diferencias en la disponibilidad de alimento (abundancia y diversidad de artrópodos) entre localidades. Sin embargo, la localidad de origen también afecta a la tasa de crecimiento, siendo los juveniles procedentes de la localidad de llanura los que más rápido crecen, tanto en el campo (en ambas localidades de crecimiento) como bajo condiciones de laboratorio (independientemente de la abundancia de alimento).
- La escasez de alimento en la localidad de llanura al final del verano, actúa como una presión selectiva que hace que la inactividad sea ventajosa, ya que podría disminuir el gasto energético y el riesgo de depredación. En este contexto, nacer con mayor tamaño facilitaría la inactividad, ya que la necesidad de acumular reservas antes de la hibernación sería menor.
- La autotomía de la cola en etapas tempranas del desarrollo postnatal influye sobre la tasa de crecimiento; los juveniles que pierden la cola crecen más lentamente que los no autotomizados, independientemente de la localidad de origen. Sin embargo, los juveniles capaces de regenerar la cola más rápidamente son también los que crecen más deprisa, evidenciando diferencias individuales en la capacidad de obtención y/o asimilación de los recursos.
- La inversión reproductiva en la primera puesta no difiere entre poblaciones, una vez controladas las diferencias de tamaño entre las hembras grávidas de ambas localidades; sin embargo, sí hay diferencias en la inversión promedio por cada descendiente, puesto que las hembras de la localidad de llanura realizan puestas de menor tamaño compuestas por huevos más grandes. Los huevos de la

localidad de montaña eclosionan antes y dan lugar a juveniles más pequeños que los de la localidad de llanura.

- La gravidez tiene efectos negativos sobre la locomoción: las hembras realizan carreras más cortas y lentas durante la gravidez. Estos efectos son más pronunciados en las hembras de la localidad de llanura. En el campo las hembras grávidas de llanura optan por la cripsis como principal mecanismo antidepredatorio, situándose más frecuentemente en las proximidades o en el interior de los refugios.
- La selección sexual, a través de su influencia sobre la comunicación intraespecífica, parece haber sido el principal motor de la diferenciación entre poblaciones en la longitud de las patas traseras y en el número y tamaño de los poros femorales, especialmente en el caso de los machos.
- En conjunto, el hábitat de montaña ofrece una combinación de temperaturas suaves y abundancia de alimento que permite a los individuos alcanzar tallas y fecundidades mayores, lo que justifica la mayor densidad que alcanza esta especie en las localidades montañas del centro peninsular. En este sentido, las montañas mediterráneas constituyen parches de hábitat de alta calidad en comparación con las llanuras xéricas circundantes.
- Las estrategias vitales de esta especie de lagartija parecen estar ajustadas para maximizar el éxito reproductivo en las dos poblaciones estudiadas, siguiendo un patrón de variación contragradiante.

Conclusions

- The growing environment is the main factor that determines growth rates in two populations of *Psammodromus algirus* separated by 600-700 m along an elevational gradient, due to between-sites differences in food availability (abundance and diversity of arthropods). Nevertheless, the site of origin has also an effect on growth rates; low-elevation juveniles grow faster than high-elevation ones, both in the field (at both growing environments) and under lab, common garden conditions (independently of food abundance).
- In the low-elevation site, food scarcity during late summer acts as a selective pressure that makes inactivity advantageous, because it reduces energy expenditure and predation risk. In this context, large egg and hatchling sizes should allow switching to inactivity, because they would lessen the necessity of accumulating reserves prior to hibernation.
- Tail autotomy during the early postnatal stages of development affects growth rates; juveniles that were forced to lose their tail grow more slowly than non-autotomized ones, independently of the site of origin. However, the juveniles that are able to regenerate their tails faster are also the ones that grow faster, which suggests inter-individual differences in the ability to obtain and/or assimilate resources.
- The reproductive investment in first clutches does not differ significantly between populations after controlling for the effect of body size differences between gravid females; however, there are differences in mean per-offspring investment, because low-elevation females lay smaller clutches of larger eggs. High-elevation eggs hatch sooner, and they rear smaller juveniles, than low-elevation ones.
- Pregnancy has a negative effect on locomotor performance: when gravid, females run more slowly and they cover shorter distances than after laying their

eggs. These effects are more pronounced for low-elevation females. In the field, gravid females from low-elevation choose cripsis as their main antipredatory behavior, locating themselves more frequently inside refuges or in their close vicinity.

- Sexual selection, through its effects on intraspecific communication, seems to have been the main selective force responsible for between-populations difference in hind limb length and in the number and size of femoral pores, especially in the case of the males.
- Overall, the high-elevation habitat offers a combination of mild temperatures and high food availability that allows individuals to reach larger sizes and attain higher fecundity than at lower elevation, and this could explain the higher population densities of this species in montane habitats from central Spain. Thus, Mediterranean mountains are patches of high-quality habitat compared with the surrounding xeric lowlands.
- The life-history strategies of this lizard species seem to be adjusted to maximize reproductive success in the two populations studied, following a pattern of countergradient variation.

...y así, del poco dormir y del mucho leer,
se le secó el cerebro, de manera que vino a
perder el juicio.

Miguel de Cervantes Saavedra

El ingenioso hidalgo Don Quijote de La Mancha, 1605

Bibliografía

- Adolph, S.C., Porter, W.P. 1993. Temperature, activity and lizard life histories. *American Naturalist* 142: 273-295.
- Alberts, A.C. 1991. Phylogentic and adaptive variation in lizard femoral glands secretions. *Copeia* 1991: 69-79.
- Anderson, M. 1994. Sexual selection. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.
- Angilletta Jr, M.J., Oufiero, C.E., Leaché, A.D. 2006. Direct and indirect effects of environmental temperature on the evolution of reproductive strategies: an information-theoretic approach. *American Naturalist* 168: E123-135.
- Arnett, A.E., Gotelli, N.J. 1999. Geographic variation in life-history traits of the ant lion, *Myrmeleon immaculatus*: Evolutionary implications of Bergmann's rule. *Evolution* 53: 1180-1188.
- Arnold, E.N. 1987. Resource partition among lacertid lizards in southern Europe. *Journal of Zoology (B)*, 1: 739-782.
- Arnold, S. J. 1983. Morphology, Performance and Fitness. *American Zoologist* 23: 347-361.
- Badyaev, A.V. 1997. Covariation between sexually selected and life history traits: An example with Cardueline finches. *Oikos* 80: 128-139.
- Baird, T.A., Vitt, L.J., Baird, T.D., Cooper, W.E., Caldwell, J.P., Perez-Mellado, V. 2003. Social behavior and sexual dimorphism in the Bonaire whiptail, *Cnemidophorus murinus* (Squamata: Teiidae): the role of sexual selection. *Canadian Journal of Zoology* 81: 1781-1790.
- Bajer, K., Molnar, O., Torok, J., Herczeg, G. 2010. Female European green lizards (*Lacerta viridis*) prefer males with high ultraviolet throat reflectance. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 64: 2007-2014.
- Ballinger, R.E. 1977. Reproductive strategies: food availability as a source of proximal variation in a lizard. *Ecology* 58: 628-635.

- Ballinger, R.E. 1983. Life-history variations. In: Huey RB, Pianka ER, Schoener TW (eds), Lizard ecology: studies of a model organism. Harvard University Press, Cambridge, pp. 241-260.
- Bauwens, D., Garland, T., Castilla, A.M., Van Damme, R. 1995. Evolution of sprint speed in lacertid lizards: morphological, physiological, and behavioral covariation. *Evolution* 49: 848-863.
- Bauwens, D., Thoen, C. 1981. Escape tactics and vulnerability to predation associated to reproduction in the lizard (*Lacerta vivipara*). *Journal of Animal Ecology* 50: 733-743.
- Bellairs, A.A., Bryant, S.V. 1985. Autotomy and regeneration in reptiles. In: Gans, C., (ed.) *Development B. Biology of the Reptilia*. Vol. 15, pp. 301-410. John Wiley and Sons, New York.
- Bernardo, J., Agosta, S.J. 2005. Evolutionary implications of hierarchical impacts of nonlethal injury on reproduction, including maternal effects. *Biological Journal of the Linnean Society* 86: 309-331.
- Berven, K.A. 1982a. The genetic basis of altitudinal variation in the wood frog *Rana sylvatica* I. An experimental analysis of life-history traits. *Evolution* 36: 962-983.
- Berven, K.A. 1982b. The genetic basis of altitudinal variation in the wood frog *Rana sylvatica* II. An experimental analysis of larval development. *Oecologia* 52: 360-369.
- Berven, K.A., Gill, D.E. 1983. Interpreting Geographic Variation in Life-History Traits. *American Zoologist* 23: 85-97.
- Blackburn, D.G. 1999. Are viviparity and egg-guarding evolutionarily labile in squamates? *Herpetologica* 55: 556-573.
- Blanckenhorn, W.U. 1991. Life-history differences in adjacent water strider populations—phenotypic plasticity or heritable responses to stream temperature. *Evolution* 45: 1520-1525.
- Blouin-Demers, G., Weatherhead, P.J. 2001. Thermal ecology of black rat snakes (*Elaphe obsoleta*) in a thermally challenging environment. *Ecology* 82: 3025-3043.
- Boyce, M.S. 1979. Seasonality and patterns of natural-selection for life histories. *American Naturalist* 114: 569-583.
- Braña, F. 1993. Shifts in body temperature and escape behaviour of female *Podarcis muralis* during pregnancy. *Oikos* 66: 216-222.
- Braña, F. 1996. Sexual dimorphism in lacertid lizards: male head increase vs. female

- abdomen increase. *Oikos* 75: 511-523.
- Bronikowski, A.M. 2000. Experimental evidence for the adaptive evolution of growth rate in the garter snake (*Thamnophis elegans*). *Evolution* 54: 1760-1767.
- Busack, S.D., Salvador, A., Lawson, R. 2006. Two new species in the genus *Psammodromus* (*Reptilia: Lacertidae*) from the Iberian Peninsula. *Annals of Carnegie Museum* 75: 1-10.
- Calsbeek, R., Irschick, D.J. 2007. The quick and the dead: correlational selection on morphology, performance, and habitat use in island lizards. *Evolution* 61: 2493-2503.
- Carranza, S., Harris, D.J., Arnold, E.N., Batista, V., Gonzalez de la Vega, J.P. 2006. Phylogeography of the lacertid lizard, *Psammodromus algirus*, in Iberia and across the Strait of Gibraltar. *Journal of Biogeography* 33: 1279-1288.
- Carrascal, L.M., Díaz, J.A., Cano, C. 1989. Habitat selection in Iberian *Psammodromus* species along a Mediterranean successional gradient. *Amphibia-Reptilia* 10: 231-242.
- Carrascal, L.M., Díaz, J.A., Cano, C. 1990. Habitat selection in *Psammodromus algirus* (Linnaeus, 1758) (*Sauria: Lacertidae*): age related differences. *Acta Zoologica Cracoviensia* 33: 3-10.
- Chapple, D.G., Swain, R. 2002. Effect of caudal autotomy on locomotor performance in a viviparous skink, *Niveoscincus metallicus*. *Functional Ecology* 16: 817-825.
- Chiu, K.W., Maderson, P.F.A. 1975. The microscopic anatomy of epidermal glands in two species of gekkonine lizards, with some observations on testicular activity. *Journal of Morphology* 147: 23-40.
- Chown, S.L., Klok, C.J. 2003. Altitudinal body size clines: latitudinal effects associated with changing seasonality. *Ecography* 26: 445-455.
- Civantos, E. 2000. Home-range ecology, aggressive behaviour, and survival in juvenile lizards, *Psammodromus algirus*. *Canadian Journal of Zoology* 78: 1681-1685.
- Civantos, E., Forsman, A. 2000. Determinants of survival in juvenile *Psammodromus algirus* lizards. *Oecologia* 124: 64-72.
- Civantos, E., Salvador, A., Veiga, J.P. 1999. Body size and microhabitat affect winter survival of hatchling *Psammodromus algirus* lizards. *Copeia* 1999: 1112-1117.
- Cole, C.J. 1966. Femoral glands in lizards: a review. *Herpetologica* 22: 199-206.
- Conover, D.O., Duffy, T.A., Hice, L.A. 2009. The covariance between genetic and environmental influences across ecological gradients: reassessing the evolutionary

- significance of countergradient and cogradient variation. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1168: 100-129.
- Conover, D.O., Schultz, E.T. 1995. Phenotypic similarity and the evolutionary significance of countergradient variation. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 248-252.
- Cooper, W.E., Greenberg, N. 1992. Reptilian coloration and behavior. In: Gans, C., Crews, D., (eds.) *Brain, hormones, and behavior. Biology of the Reptilia*, Vol. 18, pp 298-422. University of Chicago, Chicago.
- Cooper, W.E., Vitt, L.J., Hedes, R., Huey, R.B. 1990. Locomotor impairment and defence in gravid lizards (*Eumeces laticeps*): behavioral shift in activity may offset cost of reproduction in an active forager. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 27: 153-157.
- Cox, R.M., Skelly, S.L., John-Alder, H.B. 2003. A comparative test of adaptive hypotheses for sexual size dimorphism in lizards. *Evolution* 57: 1653-1669.
- Dial, B.E., Fitzpatrick, L.C. 1981. The energetic costs of tail autotomy to reproduction in the lizard *Coleonyx brevis* (Sauria: Gekkonidae). *Oecologia* 51: 310-317.
- Díaz, J.A. 1991. Temporal patterns of basking behaviour in a Mediterranean lacertid lizard. *Behaviour* 118: 1-14.
- Díaz, J.A. 1993. Breeding coloration, mating opportunities, activity, and survival in the lacertid lizard *Psammodromus algirus*. *Canadian Journal of Zoology* 71: 1104-1110.
- Díaz, J.A. 1997. Ecological correlates of the thermal quality of an ectotherm's habitat: a comparison between two temperate lizard populations. *Functional Ecology* 11: 79-89.
- Díaz, J.A., Cabezas-Díaz, S. 2004. Seasonal variation in the contribution of different behavioural mechanisms to lizard thermoregulation. *Functional Ecology* 18: 867-875.
- Díaz, J.A., Carrascal, L.M. 1991. Regional distribution of a Mediterranean lizard: influence of habitat cues and prey abundance. *Journal of Biogeography* 18: 291-297.
- Díaz, J.A., Alonso-Gómez, A.L., Delgado, M.J. 1994. Seasonal variation of gonadal development, sexual steroids, and lipid reserves in a population of the lizard *Psammodromus algirus*. *Journal of Herpetology* 28: 199-205.
- Díaz, J.A., Pérez-Tris, J., Tellería, J.L., Carbonell, R., Santos, T. 2005. Reproductive

- investment of a lacertid lizard in fragmented habitat. *Conservation Biology* 19: 1578-1585.
- Díaz, J.A., Pérez-Tris, J., Bauwens, D., Pérez-Aranda, D., Carbonell, R., Santos, T. & Tellería, J.L. 2007. Reproductive performance of a lacertid lizard at the core and the periphery of the species' range. *Biological Journal of the Linnean Society* 92: 87-96.
- Downes, S. 2001. Trading heat and food for safety: cost of predator avoidance in a lizard. *Ecology* 82: 2870-2881.
- Downes, S.J., Shine, R. 2001. Why does tail loss increase a lizard's later vulnerability to snake predators? *Ecology* 82: 1293-1303.
- Downes, S., Bauwens, D. 2002. An experimental demonstration of direct behavioural interference in two Mediterranean lacertid lizard species. *Animal Behaviour* 63: 1037-1046.
- Dunham, A.E. 1978. Food availability as a proximate factor influencing growth rates in the iguanid lizard *Sceloporus merriami*. *Ecology* 59: 770-778.
- Endler, J.A. 1983. Natural and sexual selection on colour patterns in Poeciliid fishes. *Environmental Biology of Fishes* 9: 173-190.
- Endler, J.A. 1986. *Natural selection in the wild*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Escobar, C.M., Escobar, C.A., Labra, A., Niemeyer, H.M. 2003. Chemical composition of precloacal secretions of two *Liolaemus fabiani* populations: are they different? *Journal of Chemical Ecology* 29: 629-638.
- Ferguson, G.W., 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., Talent, L.G. 1993. Life-History Traits of the Lizard *Sceloporus undulatus* from Two Populations Raised in a Common Laboratory Environment. *Oecologia* 93: 88-94.
- Fernández-Cardenete, J.R., Luzón-Ortega, J.M., Pérez-Contreras, J., Tierno de Figueroa, J.M. 2000. Revisión de la distribución y conservación de los anfibios y reptiles en la provincia de Granada (España). *Zoología Baetica* 11: 77-104.
- Ficetola, G.F., De Bernardi, F. 2005. Supplementation or in situ conservation? Evidence of local adaptation in the Italian agile frog *Rana latastei* and consequences for the management of populations. *Animal Conservation* 8: 33-40.

- Ficetola, G.F., De Bernardi, F. 2006. Tradeoff between larval development rate and postmetamorphic traits in the frog *Rana latastei*. *Evolutionary Biology* 20: 143-158.
- Fitch, H.S. 1970. Reproductive cycles of lizards and snakes. University of Kansas Museum of Natural History, Miscellaneous Publication, Kansas.
- Fleishman, L.J. 1992. The influence of the sensory system and the environment on motion patterns in the visual displays of anoline lizards and other vertebrates. *American Naturalist* 139: S36-S61.
- Forsman, A., Shine, R. 1995. Parallel geographic variation in body shape and reproductive life history within the Australian scincid lizard *Lampropholis delicata*. *Functional Ecology* 9: 818-828.
- Fox, S.F., McCoy K.J. 2000. The effects of tail loss on survival, growth, reproduction, and sex ratio of offspring in the lizard *Uta stansburiana* in the field. *Oecologia* 122: 327-334.
- Gabirot, M., López, P., Martín, J., de Fraipont, M., Heulin, B., Sinervo, B., Clobert, J. 2008. Chemical composition of femoral secretions of oviparous and viviparous types of male common lizards *Lacerta vivipara*. *Biochemical Systematics and Ecology* 36: 539-544.
- García-París, M., Martín, J., Dorda, J., Esteban, M. 1989. Atlas provisional de los anfibios y reptiles de Madrid. *Revista Española de Herpetología* 3: 237-257.
- Garland, T. Adolph, S.C. 1994. Why not to do two-species comparative-studies - limitations on inferring adaptation. *Physiological Zoology* 67: 797-828.
- Ghiselin, M.T. 1969. The triumph of the darwinian method. University of California Press, Berkeley.
- Gifford, M.E., Herrel, A., Mahler, D.L. 2008. The evolution of locomotor morphology, performance, and anti-predator behaviour among populations of *Leiocephalus* lizards from the Dominican Republic. *Biological Journal of the Linnean Society* 93: 445-456.
- Goodman, B.A. 2009. Nowhere to run: the role of habitat openness and refuge use in defining patterns of morphological and performance evolution in tropical lizards. *Journal of Evolutionary Biology* 22: 1535-1544.
- Grant, B.W., Dunham, A.E. 1990. Elevational covariation in environmental constraints and life histories of the desert lizard *Sceloporus merriami*. *Ecology* 71: 1765-1776.
- Halpern, M. 1992. Nasal chemical senses in reptiles: structure and function. In: Gans,

- C., Crews, D., (eds.) Brain, hormones, and behavior. Biology of the Reptilia, Vol. 18, pp 423-522. University of Chicago, Chicago.
- Hertz, P.E., Huey, R.B., Stevenson, R.D. 1993. Evaluating temperature regulation by field-active ectotherms: the fallacy of the inappropriate question. *American Naturalist* 142: 796-818.
- Huey, R.B., Hertz, P.E. Sinervo, B. 2003. Behavioral drive versus behavioral inertia in evolution: a null model approach. *American Naturalist* 161: 357-366.
- Huyghe, K., Herrel, A., Adriaens, D., Tadić, Z., Van Damme, R. 2009. It is all in the head: morphological basis for differences in bite force among colour morphs of the Dalmatian wall lizard. *Biological Journal of the Linnean Society* 96: 13-22.
- Iraeta, P., Díaz, J.A., Bauwens, D. 2007. Nest-site selection by *Psammodromus algirus* lizards in a laboratory thermal gradient. *Journal of Herpetology* 41: 360-364.
- Irschick, D.J. 2003. Studying performance in nature: Implications for fitness variation within populations. *Integrative and Comparative Biology* 43: 36-47.
- Irschick, D.J., Garland, T.D. 2001. Integrating function and ecology in studies of adaptation: Investigations of locomotor capacity as a model system. - *Annual Review of Ecology Systematics* 32: 367-396.
- Ji, X., Lin, L.H., Luo, L.G., Lu, H.L., Gao, J.F., Han, J. 2006. Gestation temperature affects sexual phenotype, morphology, locomotor performance, and growth of neonatal brown forest skinks, *Sphenomorphus indicus*. *Biological Journal of the Linnean Society* 88: 453-463.
- Ji, X., Lin, C.X., Lin, L.H., Qiu, Q.B., Du, Y. 2007. Evolution of viviparity in warm-climate lizards: an experimental test of the maternal manipulation hypothesis. *Journal of Evolutionary Biology* 20: 1037-1045.
- Jin, Y.T., Liu, N.F. 2007. Altitudinal variation in reproductive strategy of the toad-headed lizard, *Phrynocephalus vlangalii* in North Tibet Plateau (Qinghai). *Amphibia-Reptilia* 28: 509-515.
- Jin, Y.T., Liu, N.F., Li, J.L. 2007. Elevational variation in body size of *Phrynocephalus vlangalii* in the North Qinghai-Xizang (Tibetan) Plateau. *Belgian Journal of Zoology* 137: 197-202.
- Jonassen, T.M., Imsland, A.K., Fitzgerald, R., Bonga, S.W., Ham, E.V., Naevdal, G., Stefansson, M.O., Stefansson, S.O. 2000. Geographic variation in growth and food conversion efficiency of juvenile Atlantic halibut related to latitude. *Journal of Fish Biology* 56: 279-294.

- Kaliontzopoulou, A., Carretero, M.A., Llorente, G.A. 2010. Sexual dimorphism in traits related to locomotion: ontogenetic patterns of variation in *Podarcis* wall lizards. *Biological Journal of the Linnean Society* 99: 530-543.
- Lack, D. 1947. The significance of clutch-size. *Ibis* 89: 302-352.
- Lack, D. 1954. The natural regulation of animal numbers. Clarendon Press, Oxford.
- Le Galliard, J.F., Le Bris, M., Clobert, J. 2003. Timing of locomotor impairment and shift in thermal preferences during gravidity in a viviparous lizard. *Functional Ecology* 17: 877-885.
- Levins, R. 1968. *Evolution in Changing Environments*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Levins, R. 1969. Thermal acclimation and heat resistance in *Drosophila* species. *American Naturalist* 103: 483-499.
- Lewontin, R.C. 1970. The units of selection. *Annual review of ecology and systematics* 1: 1-18.
- López, P., Martín, J., Cuadrado, M. 2003. Chemosensory cues allow male lizards *Psammmodromus algirus* to override visual concealment of sexual identity by satellite males. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 54: 218-224.
- López, P., Martín, J., Cuadrado, M. 2004. The role of lateral blue spots in intrasexual relationships between male iberian rock-lizards, *Lacerta monticola*. *Ethology* 110: 543-561.
- Lorenzon, P., Clobert, J., Oppliger, A., John-Adler, H. 1999. Effect of water constraint on growth, activity and body temperature of yearling common lizard (*Lacerta vivipara*). *Oecologia* 118: 423-430.
- Lorenzon, P., Clobert, J., Massot, M. 2001. The contribution of phenotypic plasticity to adaptation in *Lacerta vivipara*. *Evolution* 55: 392-404.
- Losos, J.B. 1985. An experimental demonstration of the species-recognition role of *Anolis* dewlap color. *Copeia* 1985: 905-910.
- Losos, J.B. 1990. The evolution of form and function: morphology and locomotor performance ability in West Indian *Anolis* lizards. *Evolution* 44: 1189-1203.
- Losos, J.B., Sinervo, B. 1989. The effects of morphology and perch diameter on sprint performance in *Anolis* lizards. *Journal of Experimental Biology* 145: 23-30.
- Losos, J.B., Creer, D.A., Glossip, D., Goellner, R., Hampton, A., Roberts, G., Haskell, N., Taylor, P., Ettling, J. 2000. Evolutionary implications of phenotypic plasticity in the hindlimb of the lizard *Anolis sagrei*. *Evolution* 54: 301-305.

- Lourdais, O., Heulin, B., DeNardo, D.F. 2008. Thermoregulation during gravidity in the children's python (*Antaresia childreni*): a test of the preadaptation hypothesis for maternal thermophily in snakes. - *Biological Journal of the Linnean Society* 93: 499-508.
- Macedonia, J.M., Brandt, Y., Clark, D.L. 2002. Sexual dichromatism and differential conspicuousness in two populations of the common collared lizard (*Crotaphytus collaris*) from Utah and New Mexico, USA. *Biological Journal of the Linnean Society* 77: 67-85.
- Martín, J. & López, P. 1995. Influence of habitat structure on the escape tactics of the lizard *Psammodromus algirus*. *Canadian Journal of Zoology* 73: 129-132.
- Martín, J., Avery, R.A. 1998. Effects of tail loss on the movement patterns of the lizard, *Psammodromus algirus*. *Functional Ecology* 12: 794-802.
- Martín, J., López, P. 1998. Shifts in microhabitat use by the lizard *Psammodromus algirus*: responses to seasonal changes in vegetation structure. *Copeia* 1998: 780-786.
- Martín, J., Forsman, A. 1999. Social cost and development of nuptial coloration in male *Psammodromus algirus* lizards: an experiment. *Behavioral Ecology* 10: 396-400.
- Martín, J., López, P. 1999. Nuptial coloration and mate guarding affect escape decisions of male lizards *Psammodromus algirus*. *Ethology* 105: 439-447.
- Martín, J., López, P. 2002. The effect of Mediterranean dehesa management on lizard distribution and conservation. *Biological Conservation* 108: 213-219.
- Martín, J., López, P. 2006. Interpopulational differences in chemical composition and chemosensory recognition of femoral gland secretions of male lizards *Podarcis hispanica*: implications for sexual isolation in a species complex. *Chemoecology* 16: 31-38.
- Martín, J., Civantos, E., Amo, L., López, P. 2007. Chemical ornaments of male lizards *Psammodromus algirus* may reveal their parasite load and health state to females. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62: 173-179.
- Mason, R.T. 1992. Reptilian pheromones. In: Gans, C., Crews, D., (eds.) *Brain, hormones, and behavior. Biology of the Reptilia*, Vol 18, pp 114-228. University of Chicago Press, Chicago.
- Mathies, T., Andrews, R.M. 1995. Thermal and reproductive biology of high and low-elevation populations of the lizard *Sceloporus scalaris*: implications for the evolution of viviparity. *Oecologia* 104: 101-111.

- Mathies, T., Andrews, R.M. 1997. Influence of pregnancy on the thermal biology of the lizard, *Sceloporus jarrovi*: why do pregnant females exhibit low body temperatures? *Functional Ecology* 11: 498-507.
- Melville, J., Swain, R. 2000. Evolutionary relationships between morphology, performance and habitat openness in the lizard genus *Niveoscincus* (Scincidae: Lygosominae). *Biological Journal of the Linnean Society* 70: 667-683.
- Merilä, J., Laurila, A., Laugen, A.T., Rasanen, K., Pahlkala, M. 2000. Plasticity in age and size at metamorphosis in *Rana temporaria*—comparison of high and low latitude populations. *Ecography* 23: 457-465.
- Metcalf, N.B., Monaghan, P. 2001. Compensation for a bad start: Grow now, pay later? *Trends in Ecology and Evolution* 16: 254-260.
- Molina-Borja, M., Padrón-Fumero, M., Alfonso-Martín, M.T. 1997. Intrapopulation variability in morphology, coloration, and body size in two races of the lacertid lizard, *Gallotia galloti*. *Journal of Herpetology* 31: 499-507.
- Moreira, P.M., López, P., Martín, J. 2006. Femoral secretions and copulatory plugs convey chemical information about male identity and dominance status in Iberian rock lizards (*Lacerta monticola*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 60: 166-174.
- Nahal, I. 1981. The Mediterranean climate from a biological viewpoint. *Mediterranean-Type Shrublands*. di Castri, F., Goodall, D.W., Specht, R.L. (eds.), pp. 63-86. Elsevier, Amsterdam.
- Niewiarowski, P.H. 2001. Energy budgets, growth rates, and thermal constraints: Toward an integrative approach to the study of life-history variation. *American Naturalist* 157: 421-433.
- Niewiarowski, P.H., Roosenburg, W. 1993. Reciprocal transplant reveals sources of variation in growth rates of the lizard *Sceloporus undulatus*. *Ecology* 74: 1992-2002.
- Niewiarowski, P.H., Congdon, J.D., Dunham, A.E., Vitt, L.J., Tinkle, D.W. 1997. Tales of lizard tails: effects of tail autotomy on subsequent survival and growth of free-ranging hatchling *Uta stansburiana*. *Canadian Journal of Zoology* 75: 542-548.
- Niewiarowski, P.H., Angilletta, M.J., Jr., Leache, A.D. 2004. Phylogenetic Comparative Analysis of Life History Variation Among Populations of the Lizard *Sceloporus undulatus*: An Example and Prognosis. *Evolution* 58: 619-633.
- Olsson, M., Shine, R. 1997. The seasonal timing of oviposition in sand lizards (*Lacerta agilis*): why early clutches are better. *Journal of Evolutionary Biology* 10: 369-381.

- Olsson, M., Shine, R., Bak-Olsson, E. 2000. Locomotor impairment of gravid lizards: is the burden physical or physiological? *Journal of Evolutionary Biology* 13: 263-268.
- Olsson, M., Shine, R., Wapstra, E., Ujvari, B., Madsen, T. 2002. Sexual dimorphism in lizard body shape: The roles of sexual selection and fecundity selection. *Evolution* 56: 1538-1542.
- Pianka, E.R. 1976. Natural selection of optimal reproductive tactics. *American Zoologist* 16: 775-784.
- Qualls, F.J., Shine, R. 2000. Post-hatching environment contributes greatly to phenotypic variation between two populations of the Australian garden skink, *Lampropholis guichenoti*. *Biological Journal of the Linnean Society* 71: 315-341.
- Reznick, D. 1985. Costs of reproduction: an evaluation of the empirical evidence. *Oikos* 44: 25-267.
- Roff, D.A. 1992. *The Evolution of Life Histories: Theory and Analysis*, Chapman and Hall, New York.
- Rohr, D.H. 1997. Demographic and life-history variation in two proximate populations of a viviparous skink separated by a steep altitudinal gradient. *Journal of Animal Ecology* 66: 567-578.
- Rose, B. 1981. Factors affecting activity in *Sceloporus virgatus*. *Ecology* 62: 706-716.
- Ruxton, G.D., Colegrave, N. 2006. *Experimental design for the life sciences* (second edition). Oxford University Press, Oxford.
- Salvador, A., Martín, J., López, P., Veiga, J.P. 1996. Long-term effect of tail loss on home-range size and access to females in male lizards (*Psammodromus algirus*). *Copeia* 1996: 208-209.
- Salvador, A., Veiga, J.P., Martín, J., López, P. 1997. Testosterone supplementation in subordinate, small male lizards: consequences for aggressiveness, color development, and parasite load. *Behavioral Ecology* 8: 135-139.
- Santos, T., Díaz, J.A., Pérez-Tris, J., Carbonell, R., Tellería, J.L. 2008. Habitat quality predicts the distribution of a lizard in fragmented woodlands better than habitat fragmentation. *Animal Conservation* 11: 46-56.
- Sears, M.W. 2005a. Resting metabolic expenditure as a potential source of variation in growth rates of the sagebrush lizard. *Comparative Biochemistry and Physiology A* 140: 171-177.
- Sears, M.W. 2005b. Geographic variation in the life history of the sagebrush lizard: the role of thermal constraints on activity. *Oecologia* 143: 25-36.

- Shine, R. 1980. 'Costs' of reproduction in reptiles. *Oecologia* 46: 92-100.
- Shine, R. 2003. Effects of pregnancy on locomotor performance: an experimental study on lizards. *Oecologia* 136: 450-456.
- Shine, R. 2005. Life-history evolution in reptiles. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 36: 23-46.
- Shine, R., Harlow, P.S. 1996. Maternal Manipulation of Offspring Phenotypes via Nest-Site Selection in an Oviparous Lizard. *Ecology* 77: 1808-1817.
- Sinervo, B. 1990. The evolution of maternal investment in lizards: an experimental and comparative analysis of egg size and its effects on offspring performance. *Evolution* 44: 279-294.
- Sinervo, B. 1994. Experimental tests of reproductive allocation paradigms. In: Vitt, L.J., Pianka, E.R. (eds.) *Lizard Ecology. Historical and experimental perspectives*. pp 73-90. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Sinervo, B. 1999. Mechanistic Analysis of Natural selection and a Refinement of Lack's and William's Principles. *American Naturalist* 154: S26-S42.
- Sinervo, B., Adolph, S.C. 1989. Thermal sensitivity of growth rate in hatchling *Sceloporus* lizards: environmental, behavioural and genetic aspects. *Oecologia* 78: 411-419.
- Sinervo, B., Losos, J.B. 1991. Walking the tight rope: arboreal sprint performance among *Sceloporus occidentalis* lizard populations. *Ecology* 72: 1225-1233.
- Sinervo, B., Adolph, S.C. 1994. Growth plasticity and thermal opportunity in *Sceloporus* lizards. *Ecology* 75: 776-790.
- Sinervo, B., DeNardo, D.F. 1996. Costs of reproduction in the wild: Path analysis of natural selection and experimental tests of causation. *Evolution* 50: 1299-1313.
- Sinervo, B., Svensson, E. 1998. Mechanistic and selective causes of life history trade-offs and plasticity. *Oikos* 83: 432-442.
- Sinervo, B., Doughty, P., Huey, R.B., Zamudio, K. 1992. Allometric engineering: a causal analysis of natural selection on offspring size. *Science* 258: 1927-1930.
- Smith, C.C., Fretwell, S.D. 1974. The optimal balance between size and number of offspring. *American Naturalist* 108: 499-506.
- Smith, G.R. 1996. Tail loss in the striped plateau lizard, *Sceloporus virgatus*. *Journal of Herpetology* 30: 552-555.

- Soler, M., Carranza, J., Cordero Rivera A., Moreno, J., Senar, J.C., Soler, J.J. 2001. Traducción al español de los términos ingleses más conflictivos utilizados en Etología, Ecología y Evolución. *Etología* 9: 43-46.
- Sorci, G., Clobert, J., Belichon, S. 1996. Phenotypic plasticity of growth and survival in the common lizard *Lacerta vivipara*. *Journal Animal Ecology* 65: 781-790.
- Stamps, J.A. 1993. Sexual size dimorphism in species with asymptotic growth after maturity. *Biological Journal of the Linnean Society* 50: 123-145.
- Stearns, S.C. 1976. Life-history tactics: a review of the ideas. *Quarterly Review of Biology* 51: 3-47.
- Stearns, S.C. 1992. The evolution of life histories. Oxford University Press, Oxford.
- Tinkle, D.W. 1967. The life and demography of the side-blotched lizard, *Uta stansburiana*. *Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology University of Michigan*, 132: 501-516.
- Tinkle, D.W. 1969. The concept of reproductive effort and its relation to the evolution of life histories of lizards. *American Naturalist* 103: 501-516.
- Tsasi, G., Pafilis, P., Simou, C., Valakos, E.D. 2009. Predation pressure, density-induced stress and tail regeneration: a casual-nexus situation or a bunch of independent factors? *Amphibia-Reptilia* 30: 471-482.
- Van Noordwijk. A.J., de Jong, G. 1986. Acquisition and allocation of resources their influence on variation in life history tactics. *American Naturalist* 128: 137-142.
- Veiga, J.P., Salvador, A. 2001 Individual consistency in emergence date, a trait affecting mating success in the lizard *Psammodromus algirus*. *Herpetologica* 57: 99-104.
- Verdú-Ricoy, J., Carranza, S., Salvador, A., Busack, S.D., Díaz, J.A. 2010. Phylogeography of *Psammodromus algirus* (Lacertidae) revisited: systematic implications. *Amphibia-Reptilia* 31: 576-582.
- Via, S., Lande, R. 1985. Genotype-Environment Interaction and the Evolution of Phenotypic Plasticity. *Evolution* 39: 505-522.
- Vitt, L.J., Congdon, J.D. 1978. Body shape, reproductive effort, and relative clutch mass in lizards: resolution of a paradox. *American Naturalist* 112: 595-608.
- Vitt, L.J., Congdon, J.D., Dickson, N.A. 1977. Adaptive strategies and energetics of tail autotomy in lizards. *Ecology* 58: 326-337.
- Warner, D.A., Andrews, R.M. 2002. Laboratory and field experiments identify sources of variation in phenotypes and survival of hatchling lizards. *Biological Journal of*

the Linnean Society 76: 105-124.

Williams, G.C. 1966. Natural selection, the cost of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *American Naturalist* 100: 687-690.

Wilson, B.S. 1991. Latitudinal variation in activity season mortality-rates of the lizard *Uta stansburiana*. *Ecological Monographs*, 61: 393-414.

Wilson, B.S. 1992. Tail injuries increase the risk of mortality in free-living lizards (*Uta stansburiana*). *Oecologia* 92: 145-152.

Zani, P.A., Neuhaus, R.A., Jones, T.D., Milgrom, J.E. 2008. Effects of reproductive burden on endurance performance in side-blotched lizards (*Uta stansburiana*). *Journal of Herpetology* 42: 76-81.

Capítulo I

Efecto de la altitud sobre el crecimiento

Este capítulo reproduce íntegramente el siguiente manuscrito:

Iraeta, P., Monasterio, C., Salvador, A., Díaz, J.A. 2006. Mediterranean hatchling lizards grow faster at higher altitude: a reciprocal transplant experiment. Functional Ecology 20: 865-872.

El crecimiento de los reptiles está condicionado por factores como la disponibilidad de alimento y la temperatura que tienen efectos decisivos durante las primeras etapas del desarrollo postnatal. La región mediterránea, caracterizada por una severa sequía estival, es ideal para evaluar los efectos de las variaciones altitudinales en el ambiente térmico y la productividad sobre la fenología reproductiva y las tasas de crecimiento. Estas variaciones, a su vez, son cruciales a la hora de evaluar la calidad del hábitat para los reptiles, lo que puede contribuir a determinar la importancia conservacionista de las montañas mediterráneas como reservorios de diversidad herpetofaunística. El objetivo de este trabajo es estudiar la variación de algunos parámetros importantes de las estrategias vitales entre dos poblaciones cercanas de lagartija colilarga (*Psammodromus algirus*) separadas por un gradiente altitudinal de 600-700 m. Para distinguir los efectos ambientales de los genéticos y/o maternos se combinó un experimento de incubación a dos temperaturas (27 y 30 °C) con un experimento de trasplante recíproco. Para ambas temperaturas de incubación, los huevos de la localidad de montaña eclosionaron antes. Algunos rasgos fenotípicos importantes dependieron sobre todo del ambiente de suelta; la localidad de montaña ofreció una mayor abundancia de alimento, lo que permitió a los juveniles crecer más rápido. Los efectos ambientales sobrepasaron a los familiares, ya que la tasa de crecimiento de los juveniles de una misma puesta liberados en la localidad de montaña fue mayor que la de los liberados en la localidad de llanura. No obstante, tanto el tamaño como la tasa de crecimiento se vieron influenciados por la procedencia materna, lo que implica que las diferencias poblacionales pueden reflejar una diferenciación genética y/o distintos efectos maternos. En la localidad de llanura, la baja precipitación y la escasez de comida asociada aparecen como los principales factores que limitan las tasas de crecimiento.

Mediterranean hatchling lizards grow faster at higher altitude: a reciprocal transplant experiment

P. IRAETA,* C. MONASTERIO,‡ A. SALVADOR‡ and J. A. DÍAZ*†

*Dpto. de Zoología y Antropología Física (Vertebrados), Facultad de Biología, Universidad Complutense, E-28040 Madrid, Spain, and ‡Dpto. de Ecología Evolutiva, Museo Nacional de Ciencias Naturales, C.S.I.C., José Gutiérrez Abascal 2, E-28006 Madrid, Spain

Summary

1. In reptiles, growth is subject to proximate environmental influences, such as food availability and temperature, that may be crucial during the early stages of postnatal development. Mediterranean regions, with their severe summer drought, offer an excellent opportunity to examine the effects of environmental variations in precipitation and productivity on the timing of reproduction and growth rates of lizards.

2. In this study, we compared the incubation time, size at hatching, growth rates and changes in juvenile body condition of two nearby populations of the lizard *Psammotromus algirus* separated by 600–700 m altitude in central Spain. We combined a reciprocal incubation experiment at 27 and 30 °C with a reciprocal transplant experiment to distinguish between environmental and population-specific sources of geographical variation.

3. At both temperatures, eggs from the high-elevation site hatched sooner. Several important phenotypic traits of juveniles were primarily determined by the growing environment: the high-elevation site provided more food and allowed hatchlings to grow faster and reach larger size.

4. Environmental effects overrode familial ones, as shown by the larger growth rate of half-sibs released at the high-elevation site. However, both the size and the growth rate of juveniles were also influenced by their mother's site of origin, which means that population differences may reflect a genetic differentiation and/or different maternal effects.

5. Low precipitation and associated food scarcity were seemingly the main factors constraining the growth rates of juveniles at the lowland site.

Key-words: Drought, food availability, geographical variation, *Psammotromus*

Functional Ecology (2006) **20**, 865–872

doi: 10.1111/j.1365-2435.2006.01162.x

Introduction

Growth is an important component of the life histories of animals (Stearns 1992). It has major fitness implications through its effects on body size, that influence competitive ability (Civantos 2000; Downes & Bauwens 2002), fecundity (Sinervo *et al.* 1992; Downes 2001) and survival (Ferguson & Fox 1984; Civantos, Salvador & Veiga 1999; Díaz *et al.* 2005). In reptiles, growth is indeterminate, and it is subject to proximate environmental effects that may be crucial during the early stages of postnatal development (Dunham 1978; Sinervo & Adolph 1994; Lorenzon, Clobert & Massot 2001). In fact, phenotypic plasticity

of lizard growth rates represents one of the most acknowledged sources of variation in their life histories (Niewiarowski & Roosenburg 1993; Sinervo & Adolph 1994; Sorci, Clobert & Belichon 1996; Lorenzon *et al.* 2001; Sears & Angilletta 2003). Thus, the interpretation of interpopulation differences in growth rates along geographical gradients requires distinguishing between the environmental and genetic determinants of growth.

Environmental variation, in turn, has two main sources, since both food availability and temperature are likely to have strong proximate effects on the growth rates of lizards (Sinervo & Adolph 1989). However, precipitation (a main cue of food availability) and temperature tend to be negatively related in temperate regions. Thus environments where thermal constraints limit activity and thereby foraging

Capítulo II

Variación altitudinal en las tasas de actividad y de supervivencia

Este capítulo reproduce íntegramente el siguiente manuscrito:

Iraeta, P., Salvador, A., Díaz, J.A. 2008. A reciprocal transplant study of activity, body size, and winter survivorship in juvenile lizards from two sites at different altitude. *Ecoscience* 15: 298-304.

En este trabajo se examinan las tasas de actividad antes de la hibernación, el tamaño corporal ajustado por la edad, las tasas de crecimiento y la supervivencia invernal de juveniles de dos poblaciones de *Psammodromus algirus* separadas por un gradiente altitudinal de 700 m en la Sierra de Guadarrama. Para ello se capturaron hembras grávidas, se incubaron los huevos y se liberaron los recién nacidos en ambas localidades de captura. Se usó un diseño de trasplante recíproco en un año de sequía extrema para diferenciar los efectos ambientales de los atribuibles a la localidad de origen. Los niveles de actividad otoñal difirieron entre localidades de suelta (la actividad fue más alta en la localidad de montaña, más productiva) y entre las localidades de origen maternas (en la localidad de llanura, los juveniles de madres de llanura tuvieron una tasa de actividad más baja que los procedentes de madres de montaña). Los juveniles activos en otoño en la localidad de llanura fueron más pequeños al nacer que aquellos que no fueron capturados hasta la primavera siguiente. Nuestros resultados sugieren que la escasez de presas en la localidad de llanura puede representar una presión de selección que limite la actividad, teniendo en cuenta el incremento del gasto energético y del riesgo de depredación que sufren los juveniles activos. Por lo tanto, en la localidad de llanura la inactividad sería ventajosa para la mayoría de los juveniles, y solamente aquellos de menor tamaño se verían forzados a permanecer activos para acumular las reservas necesarias antes de la hibernación. Esto explicaría la selección a favor de los huevos de mayor tamaño en la localidad de llanura (en la que, de hecho, los huevos fueron más grandes pero menos numerosos que en la localidad de montaña).

A reciprocal transplant study of activity, body size, and winter survivorship in juvenile lizards from two sites at different altitude¹

Pablo IRAETA², Departamento de Zoología y Antropología Física (Vertebrados), Facultad de Biología, Universidad Complutense, E-28040 Madrid, Spain, e-mail: piraeta@bio.ucm.es

Alfredo SALVADOR, Departamento de Ecología Evolutiva, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, José Gutiérrez Abascal 2, E-28006 Madrid, Spain.

José A. DÍAZ, Departamento de Zoología y Antropología Física (Vertebrados), Facultad de Biología, Universidad Complutense, E-28040 Madrid, Spain.

Abstract: We examined activity rates prior to hibernation, age-adjusted body size, growth rates, and probability of recapture after spring emergence of juveniles from 2 populations of the lizard *Psammotromus algirus* separated by 600–700 m altitude. We captured gravid females, incubated the eggs, and released the juveniles into the wild. We used a reciprocal transplant design in a year of severe drought to distinguish between environmental and population-specific sources of variation. The levels of autumn activity differed between release sites (activity was higher at the more productive, high-elevation site) and between maternal sites of origin (at the low-elevation site, juveniles of low-elevation origin were less active than those of high-elevation origin). Although clutch mass was similar at both sites, eggs from low-elevation females were larger but fewer than those from high-elevation ones. Larger juveniles and those from high-elevation clutches had higher survival rates. The juveniles recaptured in autumn at the low-elevation site were smaller as neonates than those that were not recaptured until next spring. Our results suggest that the scarcity of prey at the low-elevation site is a selective pressure resulting in limitation of activity, given the increased energy expenditure and risk of predation incurred by active lizards. Thus, at the low-elevation site inactivity would be advantageous for most juveniles, and only the smaller ones would have to remain active frequently enough to accumulate sufficient reserves prior to hibernation. This is consistent with the selective advantage of large eggs (and small clutches) at the low-elevation site.

Keywords: drought, food scarcity, geographic variation, maternal trade-offs, *Psammotromus*, reproductive strategies.

Résumé : Nous avons examiné les taux d'activité avant l'hibernation, la taille corporelle ajustée selon l'âge, les taux de croissance et la probabilité de recapture après l'émergence au printemps des juvéniles de 2 populations du lézard *Psammotromus algirus* séparées par 600–700 m d'altitude. Nous avons capturé des femelles gravides, incubé les œufs et libéré les juvéniles dans la nature. Nous avons utilisé une expérience de transplantation réciproque lors d'une année de sécheresse sévère pour discriminer entre les sources de variation environnementale et spécifique de la population. Les niveaux d'activités automnaux différaient entre les sites de lâcher (l'activité était plus élevée au site le plus productif en haute altitude) et entre les sites d'origine maternelle (au site en basse altitude, les juvéniles originaires de ce site étaient moins actifs que ceux originaires du site plus élevé). Bien que la masse des couvées était semblable aux 2 sites, les œufs des femelles de basse altitude étaient plus gros mais moins nombreux que ceux des femelles d'altitude élevée. Les plus gros juvéniles et ceux des couvées de haute altitude avaient des taux de survie plus élevés. Les juvéniles recapturés à l'automne au site en basse altitude étaient plus petits à la naissance que ceux qui n'ont pas été recapturés jusqu'au printemps suivant. Nos résultats suggèrent que la pénurie de proies au site en basse altitude constitue une pression de sélection résultant en une limitation de l'activité, étant donné la dépense énergétique accrue et le risque de prédation encouru par les lézards actifs. Ainsi, au site en basse altitude, l'inactivité serait avantageuse pour la plupart des juvéniles et seulement les plus petits devraient rester actifs assez fréquemment pour accumuler des réserves suffisantes avant l'hibernation. Cette conclusion est compatible avec l'avantage sélectif des gros œufs (et des petites couvées) au site en basse altitude.

Mots-clés : compromis maternels, pénurie de nourriture, *Psammotromus*, sécheresse, stratégies reproductives, variation géographique.

Nomenclature: Linnaeus, 1758; Castroviejo *et al.*, 1990, Montori & Llorente, 2005.

Introduction

Natural populations of the same species living in different environments can differ in their life history traits as a

response to variations in environmental conditions such as climate, food availability, or predator abundance (Martin, 1995; Shine, 2005; Brown & Shine, 2006). Among the characteristics that vary along environmental gradients (*e.g.*, latitudinal or altitudinal), clutch size, offspring size, growth rate, and size and age at maturity are crucial to understanding the ecology and distribution of animals. Reptiles provide excellent model systems for studying the evolution of these

¹Rec. 2007-06-26; acc. 2007-10-30.

Associate Editor: Gabriel Blouin-Demers.

²Author for correspondence.

DOI 10.2980/15-3-3119

Capítulo III

Efecto de la autotomía de la cola sobre el crecimiento

Este capítulo reproduce íntegramente el siguiente manuscrito:

Iraeta, P., Salvador, A., Díaz, J.A. 2011. Effects of caudal autotomy on postnatal growth rates of hatchling *Psammodromus algirus*. Journal of Herpetology, en prensa.

La autotomía de la cola tiene claras ventajas en relación con la huida de los depredadores, pero también conlleva una serie de costes (disminución del rendimiento locomotor, pérdida de estatus social, crecimiento reducido, disminución del éxito reproductor, etc.). En el presente estudio se examinan los efectos de una autotomía severa sobre las tasas de crecimiento de juveniles de lagartija colilarga *Psammodromus algirus* durante las primeras semanas de desarrollo postnatal. Los recién nacidos de dos poblaciones de esta especie en el centro de España fueron sometidos a una autotomía forzosa de la cola el quinto día después de nacer. A continuación, se les mantuvo en condiciones estándar durante 35 días, momento en el cual fueron medidos de nuevo. Los juveniles de ambas poblaciones no difirieron en el incremento de peso durante el tratamiento independientemente de si habían sufrido autotomía o no. Sin embargo, sí que existieron diferencias en el crecimiento corporal entre juveniles con cola y juveniles sin ella; los autotomizados crecieron más lentamente, controlando por los efectos de la condición corporal al comienzo del experimento y de la cantidad de recursos asimilados. Además, y con independencia de su población de origen, aquellos juveniles que invirtieron más en crecimiento corporal, también invirtieron más en regenerar sus colas, sin que hubiera compromisos aparentes. Puesto que todos los juveniles fueron mantenidos bajo condiciones similares, este resultado puede ser debido a diferencias en la capacidad de cada individuo para obtener y asimilar los recursos disponibles.

Effects of caudal autotomy on postnatal growth rates of hatchling *Psammodromus algirus*

Pablo Iraeta^{1,3}, Alfredo Salvador², and José A. Díaz¹

¹*Dpto. de Zoología y Antropología Física (Vertebrados), Facultad de Biología, Universidad Complutense, E-28040 Madrid, Spain*

²*Dpto. de Ecología Evolutiva, Museo Nacional de Ciencias Naturales, C.S.I.C., José Gutiérrez Abascal 2, E-28006 Madrid, Spain.*

Abstract. – Tail autotomy has clear advantages regarding predator escape, but it also has several associated costs (i.e., impaired locomotion, loss of social status, and reduced growth and reproductive output). In the current study we examined the costs of severe autotomy on growth rates of hatchlings of the lacertid lizard *Psammodromus algirus* during the first weeks of postnatal development. Hatchlings from two populations in central Spain were autotomized on the fifth day after hatching and kept in common garden conditions for 35 days when they were measured again. Hatchlings from both populations, independently of the autotomy treatment, did not differ in the mass gained during the experiment. However, there were differences in body growth between tailless and tailed hatchlings; tailless hatchlings grew at a slower rate than tailed ones, after controlling for the effects of body condition at the onset of the experiment and the amount of resources assimilated. Moreover, independently of their population of origin, hatchlings that invested more in body growth also invested more in regenerating their tails, and no trade-offs were apparent. Since hatchlings were housed in common garden conditions, this result could be due to differences in individual capacity to obtain and assimilate resources

In reptiles, growth is indeterminate, but it is subject to proximate environmental effects (Dunham, 1978). This is especially true for species inhabiting temperate climatic zones, where seasonal variations in food availability determine the periods when individuals are able to grow (Boyce, 1979; Adolph and Porter, 1996). For hatchlings, activity prior to hibernation may be crucial because the body size attained prior to hibernation can determine winter survival (Civantos et al., 1999; Iraeta et al., 2008). Thus, hatchlings should grow as much as possible before the onset of the winter. On the other hand, if hatchlings are actively foraging in order to obtain food to grow, they are simultaneously exposing themselves to increased predation risk. An intact tail is especially important for

hatchlings because for many lizard species the tail serves for the storage of fat reserves (Bernardo and Agosta, 2005) that are decisive for winter survival (Avery, 1970; Bauwens, 1981), and also because caudal autotomy, which is considered a predator defense mechanism and is widespread in lizards (Bellairs and Bryant, 1985), is essential in hatchlings, since other antipredatory mechanisms, such as locomotor performance, are not yet at their maximal capacity. Compared to adults, hatchlings allow a closer approach by predators, take longer to find a refuge, and are more likely to remain visible (Whiting et al., 2003). The antipredatory mechanism of attracting attention to an autotomizable part of the body either by having it more colorful (Castilla et al., 1999) or by moving it to focus predator attention (Cooper, 1998) has proven to be advantageous because it increases the chances of escape in case of attack (Congdon et al., 1974). Thus,

³ Corresponding author. Email: piraeta@bio.ucm.es

Capítulo IV

Variación altitudinal de las estrategias reproductivas

Este capítulo reproduce íntegramente el siguiente manuscrito:

Iraeta, P., Salvador, A., Díaz, J.A. 2012. Life-history traits of two Mediterranean lizard populations: a possible example of countergradient covariation. *Oecologia*, en revision.

El compromiso entre el tamaño de la puesta y el tamaño de los propágulos, un tema central en el estudio de las estrategias vitales, debería haber sido modelado por la selección natural para maximizar la supervivencia del mayor número de descendientes, pero este compromiso también depende de los recursos disponibles para invertir en reproducción. De este modo, poblaciones de una misma especie que ocupan hábitats diferentes pueden diferir en el tamaño corporal, el peso de la puesta, el tamaño y número de los huevos y juveniles, y/o las tasas de crecimiento postnatal. En este estudio se comparan estos rasgos y sus relaciones en dos poblaciones de lagartija colilarga *Psammodromus algirus* separadas 600-700 m a lo largo de un gradiente altitudinal. Las hembras fueron mayores en la localidad de montaña. Aunque el peso relativo de la puesta no difirió entre poblaciones, las hembras de la localidad de montaña realizaron puestas formadas por un mayor número de huevos de menor tamaño que las de la localidad de llanura. Los recién nacidos fueron mayores en la localidad de llanura. Los resultados de un experimento de crecimiento en condiciones de “common garden” mostraron que los juveniles de llanura crecieron más rápido que los de montaña. Sin embargo, la mayor disponibilidad de alimento en la localidad de montaña permite que los individuos de montaña muestren tasa de crecimiento mayores y que alcancen tallas más grandes (Capítulo I), especialmente en el caso de las hembras. Las dos adaptaciones clave para las lagartijas de llanura, huevos y juveniles grandes y elevadas tasas potenciales de crecimiento postnatal, podrían constituir adaptaciones para incrementar la supervivencia en los ambientes mediterráneos más xéricos y menos productivos. Nuestros datos apoyan la hipótesis de que las estrategias reproductivas de estas poblaciones constituyen un ejemplo de variación contragradiante, puesto que los genotipos que codifican para crecimiento rápido y tamaños juveniles grandes están presentes en hábitats con poca disponibilidad de alimento, lo que provoca un crecimiento lento y un menor tamaño adulto.

Life-history traits of two Mediterranean lizard populations: a possible example of countergradient covariation

Pablo Iraeta • Alfredo Salvador • José A. Díaz

Abstract The trade-off between clutch and offspring size, which is a central topic in life-history research, should have been shaped by natural selection to maximize the number of surviving offspring, but it also depends on the resources available for reproductive investment. As a consequence, different populations of the same species living in different environments may differ in body size, clutch mass, clutch size, offspring size, and/or post-natal growth rates, and all this variation may be the result of phenotypic plasticity or local adaptation. Here, we compare these traits and their relationships between two populations of the lizard *Psammodromus algirus* separated by a 600-m altitudinal gradient.

Females were larger at the high-elevation site. Although SVL-adjusted clutch mass did not differ between populations, high-elevation females laid more but smaller eggs than low-elevation ones. Hatchlings were larger at lower elevation. Results of a common garden experiment showed that low-elevation hatchlings grew faster than high-elevation ones. However, higher food availability at higher altitude allows high-elevation lizards to display higher growth rates and attain larger adult sizes, especially in the case of females. The two key adaptations of low-elevation lizards, large eggs and hatchlings and the ability to grow rapidly after hatching, are likely to enhance survival in low-productivity Mediterranean lowlands. Our data support the hypothesis that the reproductive strategies of these populations provide an example of countergradient variation, because the genotypes that encode for fast growth and large size are found in low food availability habitats that cause slow growth and small size.

P. Iraeta (✉) • J.A. Díaz
Dpto. de Zoología y Antropología Física
(Vertebrados), Facultad de Biología,
Universidad Complutense, E-28040 Madrid.
e-mail: piraeta@bio.ucm.es

A. Salvador
Dpto. de Ecología Evolutiva, Museo Nacional
de Ciencias Naturales, CSIC, José Gutiérrez
Abascal 2, E-28006 Madrid.

Key-words: altitudinal gradients, clutch size, egg size, food availability, growth, *Psammodromus*

Capítulo V

Efectos de la gravidez sobre las estrategias de huida

Este capítulo reproduce íntegramente el siguiente manuscrito:

Iraeta, P., Salvador, A., Monasterio, C., Díaz, J.A. 2010. Effects of gravidity on the locomotor performance and escape behaviour of two lizard populations: the importance of habitat structure. Behaviour 147: 133-150.

En este estudio se comparan la velocidad de carrera (máxima y media) y las estrategias de huida (pocas carreras largas vs. muchas cortas) en hembras de lagartija colilarga (*Psammotromus algirus*) antes y después de poner los huevos. Las hembras estudiadas procedían de dos localidades con hábitats contrastados, separadas por un gradiente altitudinal de 600-700 m en la Sierra de Guadarrama: un encinar en el que los refugios presentan una distribución parcheada, y un melojar en el que los refugios están más uniformemente distribuidos y donde la distancia media al refugio más próximo es menor. En el laboratorio, las hembras grávidas de la localidad de llanura corrieron a menor velocidad, y efectuaron un mayor número de carreras más cortas que las de la localidad de montaña, aunque estos efectos desaparecieron parcialmente tras la puesta. Por otra parte, observaciones focales efectuadas en el campo indican que la distancia de huida es menor en las hembras de llanura, las cuales pasan más tiempo en los arbustos a cierta altura sobre el suelo. Estos resultados, combinados con la escasa diferenciación morfológica (miembros posteriores de igual longitud o, en todo caso, ligeramente más largos en la localidad de llanura) y la inversión reproductiva equivalente en ambas poblaciones (o, en todo caso, mayor en las hembras de montaña), se interpretan a la luz de una estrategia de crisis en virtud de la cual las diferencias comportamentales funcionarían como una especie de filtro que frenaría la manifestación de las máximas capacidades fisiológicas en los ambientes mediterráneos más xéricos y expuestos, en los que la supervivencia de las hembras grávidas podría depender más de no ser detectadas que de maximizar la velocidad de escape.

Effects of gravity on the locomotor performance and escape behaviour of two lizard populations: the importance of habitat structure

Pablo Iraeta^{1,3)}, Alfredo Salvador²⁾, Camila Monasterio^{1,2)}
& José A. Díaz¹⁾

(¹ Departamento de Zoología y Antropología Física (Vertebrados), Facultad de Biología, Universidad Complutense, E-28040 Madrid, Spain; ² Departamento de Ecología Evolutiva, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, José Gutiérrez Abascal 2, E-28006 Madrid, Spain)

(Accepted: 24 July 2008)

Summary

In lizards, locomotor costs of gravity may depend on habitat structure and refuge availability. We compared the locomotor performance and escape tactics in the laboratory, before and after oviposition, of two populations of *Psammodromus algirus* separated by 700 m altitude. When gravid, females escaped using a larger number of slower and shorter runs, and had lower temperatures at the time of trial, than after oviposition. Some of these effects differed between populations: when gravid, but not after oviposition, low-elevation females ran shorter distances at a slower average speed than high-elevation ones. Low-elevation females laid their clutches earlier than high-elevation ones, which conditioned their lower speed when gravid in simultaneous running trials. However, their escape distances were still shorter after controlling for the effects of temperature and laying date. In the field, refuge availability was lower at the low-elevation site, where females spent more time inside refuges and perching above ground. The shorter escape distance of low-elevation females may, thus, represent a behavioural response to minimize detectability, especially if predator avoidance depends primarily on whether or not the lizard is seen by the predator. Such behavioural adjustments might inhibit selection for evolutionary shifts in the performance of gravid females.

Keywords: crypsis, predator avoidance, *Psammodromus algirus*, reproductive costs, body temperature.

³⁾ Corresponding author's e-mail address: piraeta@bio.ucm.es

Capítulo VI

Variación morfológica entre sexos y poblaciones

Este capítulo reproduce íntegramente el siguiente manuscrito:

Iraeta, P., Monasterio, C., Salvador, A., Díaz, J.A. 2011. Sexual dimorphism and interpopulation differences in lizard hind limb length: locomotor performance or chemical signalling?. Biological Journal of the Linnean Society 104: 318-329.

La variación intraespecífica en rasgos morfológicos se ha asociado normalmente a diferencias en el éxito reproductivo a través de su efecto sobre la capacidad locomotora. En las lagartijas, la variación en la longitud de las patas traseras puede ser modulada, bien por la selección natural para incrementar el rendimiento locomotor, bien por la selección sexual sobre el número y/o tamaño de los poros femorales, fundamentales para la comunicación química, o bien por ambos procesos actuando conjuntamente. En este trabajo se analizan las presiones selectivas que actúan sobre el dimorfismo sexual y las diferencias de longitud de la pata trasera entre dos poblaciones, a distinta altitud, de *Psammodromus algirus*. Los machos fueron más robustos y con patas más largas que las hembras, y los individuos de la población de llanura mostraron patas más largas que los de la población de montaña. Sin embargo, las diferencias en el rendimiento locomotor fueron pequeñas y no significativas, con lo que las presiones selectivas para conseguir mayores velocidades no parecen una explicación probable para el patrón descrito. Por otro lado, los poros femorales de los machos fueron más numerosos que los de las hembras, y los individuos de la localidad de llanura tuvieron más poros que los de montaña, aunque las diferencias interpoblacionales fueron significativas sólo en el caso de los machos (que invierten más en señalización química). En los machos, el número de poros femorales, que se mantiene constante a lo largo de la ontogenia, no se correlacionó con la longitud de la pata trasera. Sin embargo, la longitud del fémur sí se correlacionó positivamente con el tamaño medio de los poros, permitiendo a los machos de la población de llanura tener poros más grandes de lo esperado para el elevado número de poros que presentan. Esto podría incrementar la efectividad con la que los machos de llanura depositan las señales químicas en su hábitat, seco y cálido, donde los compuestos químicos se volatilizan rápidamente. Además, la saturación de la coloración sexual anaranjada de la cabeza fue mayor en los machos de la localidad de llanura, sugiriendo que la selección sexual puede ser más intensa en dicha localidad. En conjunto, estos resultados ponen de manifiesto que la selección sexual juega un papel determinante en la variación intraespecífica de la longitud de las patas traseras.



Biological Journal of the Linnean Society, 2011, **104**, 318–329. With 2 figures

Sexual dimorphism and interpopulation differences in lizard hind limb length: locomotor performance or chemical signalling?

PABLO IRAETA^{1*}, CAMILA MONASTERIO¹, ALFREDO SALVADOR² and JOSÉ A. DÍAZ¹

¹*Dpto. de Zoología y Antropología Física, Facultad de Biología, Universidad Complutense, E-28040 Madrid, Spain*

²*Dpto. de Ecología Evolutiva, Museo Nacional de Ciencias Naturales, MNCN-CSIC, José Gutiérrez Abascal 2, E-28006 Madrid, Spain*

Received 16 March 2011; revised 11 May 2011; accepted for publication 11 May 2011

Intraspecific variation in morphology has often been related to fitness differences through its effects on performance. In lizards, variation in hind limb length can be shaped by natural selection for increased locomotor performance, sexual selection on the number or size of femoral pores involved in chemical signalling, or both. Here, we analyse the selective forces involved in sexual dimorphism and differences in hind limb length between two populations of *Psammodromus algirus* living at different elevation. Males were more robust and had longer hind limbs and limb segments than females, and low-elevation lizards had longer limbs than high-elevation lizards. However, differences in locomotor performance were small and non-significant, making natural selection for faster runs an unlikely explanation for the observed pattern. On the other hand, males had more femoral pores than females, and lizards had more pores at lower elevation, although the difference was significant only for males (which invest more in chemical signalling). In males, the number of pores, which remains constant along a lizard's life, was not correlated with hind limb length. However, femur length was positively correlated with mean pore size, allowing low-elevation males to have larger than expected pores, which could increase the effectiveness with which they spread their signals in a dry and warm habitat where chemicals become volatile rapidly. Also, saturation of the sexual coloration of the head was higher for low-elevation males, suggesting that sexual selection pressures may be more intense. Overall, our results indicate that sexual selection plays a significant role in shaping intraspecific variation in hind limb length. © 2011 The Linnean Society of London, *Biological Journal of the Linnean Society*, 2011, **104**, 318–329.

ADDITIONAL KEYWORDS: coloration – femoral pores – natural selection – *Psammodromus algirus* – sexual selection – sprint speed.

INTRODUCTION

Sexual selection and natural selection (or, strictly speaking, non-sexual selection, given that sexual selection is a logical subset of the process of natural selection) can interact in complex ways to influence morphological traits. For instance, sexual selection is thought to favour conspicuous coloration or exaggerated ornamentation, while natural selection would favour more cryptic coloration and reduced ornamentation

(e.g. Endler, 1983; Anderson, 1994). In other cases, sexual dimorphism in functional traits such as head size or body shape might be amplified by natural selection and result in the ecological segregation of both sexes (e.g. Kaliontzopoulou, Carretero & Llorente, 2010). Also, whole animal performance can be modulated by sexual selection or by a combination of both natural and sexual selection (Snell *et al.*, 1988), given the relationship between locomotor performance and social dominance (Husak *et al.*, 2006). Moreover, sexually selected traits can be modulated by environmental conditions, for instance if sexual

*Corresponding author. E-mail: piraeta@bio.ucm.es

