

**Respuesta y conducta antidepredadora en
lacértidos de ambientes aislados**

Abraham Mencía Rodríguez



**VNiVERSiDAD
D SALAMANCA**

CAMPUS DE EXCELENCIA INTERNACIONAL

FACULTAD DE BIOLOGÍA

DPTO. DE BIOLOGÍA ANIMAL, PARASITOLOGÍA,
ECOLOGÍA, EDAFOLOGÍA Y QUÍMICA AGRÍCOLA

TESIS DOCTORAL

**Respuesta y conducta antidepredadora en
lacértidos de ambientes aislados**

Memoria presentada por Abraham Mencía Rodríguez, licenciado en Biología, para optar al título de Doctor en Biología por la Universidad de Salamanca bajo la dirección del Dr. Valentín Pérez Mellado.

Salamanca, 2016

A mis abuelos

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

Certifica:

Que la tesis doctoral titulada “**Respuesta y conducta antidepredadora en lacértidos de ambientes aislados**” ha sido realizada bajo su dirección por **Abraham Mencía Rodríguez**, licenciado en Biología, en el Departamento de Biología Animal, Parasitología, Ecología, Edafología y Química Agrícola de la Facultad de Biología de la Universidad de Salamanca, que reúne todos los requisitos científicos y formales para ser defendida y optar al título de Doctor en Biología por la Universidad de Salamanca, y autoriza a que sea evaluada.

En Salamanca, a 10 de diciembre de 2015

Fdo. Valentín Pérez Mellado

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, dar las gracias a Valentín, tanto en lo profesional como en lo personal. Han sido unos años extraordinarios los que he vivido durante la realización de esta Tesis y gracias a ti se ha podido llevar a cabo, gracias a tu ayuda y a todo lo que me has enseñado desde el primer día que aparecí por tu despacho hace ya unos años.

Agradecer a la Universidad de Salamanca los medios que ha puesto a mi disposición y por la beca FPI que me fue concedida para la realización de la Tesis, así como también agradecer al Ministerio de Economía y Competitividad por el proyecto CGL2012-39850-C02-02 que ha ayudado a la realización de esta Tesis.

Dar las gracias a toda la gente de la maravillosa Sierra de la Cabrera Baja, en León, donde he pasado gran parte de las temporadas de campo y han hecho más llevadero el trabajo. Por otra parte agradecer también a Sergi Riba y Jordi Nicolau del Departament d'Agricultura i Medi Ambient de Andorra por la gran ayuda en todos los aspectos de la estancia en ese país.

A mis amigos y compañeros del departamento Ana, Gonzalo y Alicia que desde hace ya varios años hemos compartido muchas horas en el departamento, en las islas, y en salidas al campo. También a Mario y a Isabel, lo que me habéis aguantado y ayudado en tiempos difíciles bien lo sabéis los dos, os estaré eternamente agradecidos.

A una persona que es a la que más debo agradecer: Zaida Ortega. No sé qué voy a decirte que no sepas ya. Eres una gran científica y la mejor compañera que nadie pueda imaginar. Ha sido un auténtico honor poder haber trabajado codo con codo contigo durante todos estos años y haber compartido tantas experiencias por todos esos lugares remotos. Espero poder seguir haciéndolo en el futuro.

A todos mis amigos, compañeros y colegas del pueblo, tanto de Sahagún como de Gordaliza, os agradezco todos los grandes momentos que hemos pasado y los que nos quedan por pasar. A toda la gente de las Islas Canarias en las que pasé tantos años estupendos. También a toda la gente de aquellos años inolvidables en el piso de Correhuela en Salamanca: a los titulares, veteranos, promesas y viejas glorias que pasarón por allí y vivieron todo aquello. Y, como no, a Diego de Miguel, socio fundador y presidente, por las grandes brasas, casi continuas, que nos pegamos el uno al otro; es un placer contar con alguien como tú en todos los aspectos.

A mi abuelo Octaviano Mencía y a toda mi gran familia de Gordaliza del Pino por esos momentos tan buenos que me hacéis pasar cada vez que voy por allí.

A Sara Prieto, sabes que te agradezco con toda el alma todo lo que has hecho por mí en todos los aspectos de mi vida y te pido perdón por los momentos tan malos que he tenido en este último año que al final has tenido que aguantarme. Doy las gracias por habernos vuelto a encontrar en el camino.

A mi padre, Santos Mencía, por la infinita ayuda que me ha dado en estos años y lo muchísimo que me ha enseñado sobre el mundo animal y la Naturaleza desde que era un niño, sin ti, esto nunca habría podido suceder. A mi madre, Nela Rodríguez, que siempre tiene buenas palabras para mí y que ha sido un apoyo constante durante todo este tiempo. Muchísimas gracias a los dos.

Por último, a dos de las personas más importantes de mi vida: mis abuelos, Asunción Pérez y Marino Rodríguez. No os podéis imaginar lo que habéis hecho por mí durante toda mi vida, el apoyo incondicional y el cariño que dais todos los días desde que nací. Y a mi abuelo Marino decirle que ojalá, algún día, llegue a ser la mitad de hombre de lo que eres tú.

De todo corazón, gracias a todos.

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN GENERAL	17
2. ZONAS Y ESPECIES DE ESTUDIO. METODOLOGÍA	25
2.1 Zonas de estudio	27
2.1.1 Península Ibérica	27
2.1.2 Islas Baleares	32
2.2 Especies de estudio	37
2.3 Depredadores	52
2.4 Protocolo	66
3. DISCRIMINACIÓN QUÍMICA DE SERPIENTES POR <i>Iberolacerta galani</i> EN LOS MONTES DE LEÓN	75
3.1 Introducción	77
3.2 Material y Métodos	78
3.3 Resultados	80
3.4 Discusión	85
4. UNA ESTRECHA RELACIÓN DEPREDADOR-PRESA EN ECTODERMOS DE ALTA MONTAÑA	91
4.1 Introducción	93
4.2 Material y Métodos	94
4.3 Resultados	95
4.4 Discusión	98
5. CONDUCTA ANTIDEPREDADORA DE <i>Iberolacerta cyreni</i> ANTE DOS SERPIENTES	103
5.1 Introducción	105
5.2 Material y Métodos	106
5.3 Resultados	108
5.4 Discusión	111
6. DETECCIÓN DE SEÑALES QUÍMICAS DE SERPIENTES EN LAS LARGARTIJAS AUTÓCTONAS Y ALÓCTONAS DE MENORCA	117
6.1 Introducción	119
6.2 Material y Métodos	120
6.3 Resultados	121
6.4 Discusión	127

7. LA IDENTIFICACIÓN DE DEPREDADORES INTRODUCIDOS EN UNA ESPECIE AUTÓCTONA. EL CASO DE LA LAGARTIJA DE LAS PITIUSAS, <i>Podarcis pityusensis</i>	133
7.1 Introducción	135
7.2 Material y Métodos	137
7.3 Resultados	139
7.4 Discusión	146
8. DISCUSIÓN GENERAL	149
9. CONCLUSIONES	161
10. REFERENCIAS	167

Capítulo 1

Introducción general

El riesgo de depredación ha sido considerado desde hace tiempo como la mayor fuerza selectiva para la evolución de algunas características morfológicas y del comportamiento de los animales (Endler, 1986; Sih, 1987). Muchos organismos viven en un conflicto permanente entre diferentes demandas ecológicas y deben optimizar la búsqueda del alimento y la reproducción, al mismo tiempo que evitan ser atacados por un depredador. Por lo tanto, la depredación debe de ser una fuerza selectiva muy intensa para que evolucionen adaptaciones que minimicen el riesgo de ser depredado mientras se atiende a otras actividades (Ydenberg y Dill, 1986; Greene, 1988; Vermeij, 1994; Lima y Dill, 1990; Lima, 1998).

La depredación puede dividirse en cinco fases: **detección, identificación, acercamiento, subyugación y consumo**. De este modo, la defensa contra los depredadores consiste en la rotura de esta secuencia en alguna de sus fases. Se pueden mencionar una gran variedad de métodos que reducen la depredación en cada una de dichas fases y algunos mecanismos actuarían en todas ellas (Endler, 1986). Aunque el estudio de los mecanismos antidepredadores tiene casi 200 años de historia, aún nos hallamos, en general, en un período meramente descriptivo (Endler, 1986).

La ausencia de respuesta ante la presencia de un depredador puede tener un elevado coste e implicar incluso la muerte. Sin embargo, la identificación errónea de una especie como potencialmente peligrosa y el inicio de una huida u otra conducta antidepredadora tiene también unos costes energéticos evidentes (Ydenberg y Dill, 1986; Stapley, 2003). Evitar a un depredador conlleva una serie de costes asociados que impedirán al animal la realización de otra serie de conductas vitales, como pueden ser alimentarse, asolearse o buscar un refugio adecuado (Downes y Shine, 1998; Downes y Adams, 2001; Amo et al., 2006). Por otro lado, es bien conocido que únicamente los estímulos olfativos, percibidos frecuentemente antes de visualizar a un depredador

potencial, pueden permitir su correcta identificación (Kats y Dill, 1998; Chivers et al., 2001). Es también bien conocida la capacidad de numerosos animales para reconocer a los depredadores por medio de dicha quimiorrecepción (Kats y Dill, 1998). Dentro de los vertebrados existen numerosos ejemplos, tanto en peces (Helfman, 1989; Hirvonen et al. 2000), como en anfibios (Semlitsch y Gavasso, 1992), aves (Roth et al., 2008), mamíferos (Apfelbach et al., 2005) y reptiles (Thoen et al., 1986; Cooper, 1990; Dial y Schwenk, 1996; Downes y Shine, 1998; Van Damme y Quick, 2001; Labra y Niemeyer, 2004). De hecho, se ha puesto de manifiesto que la capacidad de respuesta al olor del depredador aumenta la probabilidad de supervivencia de las presas (Downes, 2002).

En este contexto, la detección temprana de un depredador incrementará las probabilidades de supervivencia de la presa, elicitando en la misma la adopción de variados mecanismos de defensa. Así, en la primera fase de detección, la presa puede adoptar como estrategia la **inmovilidad**, para evitar ser detectada visualmente y dicha inmovilidad, si va unida a la posesión de una coloración críptica, puede dificultar o retrasar la identificación como presa comestible.

En la fase de acercamiento y en la de subyugación otros mecanismos antidepredadores pueden ponerse en juego. Es el caso de los llamados **comportamientos de sobresalto** del depredador (*startle behavior* de Endler, 1986). Tales conductas son acciones inesperadas, como por ejemplo el *unken reflex* de numerosas especies de anfibios (Brodie, 1977) o los movimientos espasmódicos de las colas autotomizadas (y en ocasiones intensamente coloreadas) de muchos reptiles escamosos que se desprenden durante la subyugación, pero que incluso pueden desprenderse voluntariamente durante la fase de acercamiento (Dial y Fitzpatrick, 1983).

Los reptiles, son un grupo particularmente adecuado para estudiar la relación depredador-presa basada en estímulos químicos, gracias al notable desarrollo de sus

sistemas quimiorreceptores. Dentro del grupo de los escamosos, la detección química se puede llevar a cabo por varios sistemas: la olfacción, la vomerolfacción y el gusto (Cooper y Burghardt, 1990; Schwenk, 1995). Los lacértidos usan la quimiorrecepción por muchos motivos, tales como localizar la comida (Cooper, 1994), las interacciones sociales (Verbeek, 1972) y también para identificar potenciales depredadores (Thoen et al., 1986; Dial et al., 1989; Cooper, 1990; Webb et al., 2009). Así, existen muchos grupos de reptiles que muestran patrones de conducta específicos en respuesta a estímulos químicos de sus depredadores (Kats y Dill, 1998; Mason y Parker, 2010). Dentro de los lacértidos europeos, hay varios estudios que muestran que son capaces de reconocer y exhibir estrategias antidepredadoras específicas ante olores de potenciales depredadores (Thoen et al., 1986; Van Damme et al., 1990, 1995; Van Damme y Castilla, 1996; Van Damme y Quick, 2001).

En esta memoria abordamos el estudio de la respuesta antidepredadora de varias especies de la familia Lacertidae que habitan en condiciones de aislamiento, en zonas de alta montaña o en islas verdaderas. Hemos tratado de abarcar un amplio abanico de situaciones, incluyendo especies autóctonas y endémicas, tanto de las Islas Baleares, como de la Península Ibérica. Así, hemos probado la reacción antidepredadora de especies autóctonas y alóctonas, de reciente introducción histórica, como es el caso de la lagartija balear, *Podarcis lilfordi*, por un lado y de la lagartija italiana, *Podarcis siculus* y la lagartija de Marruecos, *Scelarcis perspicillata*, en Menorca por otro, respecto a especies introducidas de ofidios como la culebra de cogulla norteafricana, *Macrotodon mauritanicus* y la culebra de escalera, *Rhinechis scalaris*. En la isla de Ibiza hemos estudiado la respuesta antidepredadora de la lagartija de las Pitiusas, *Podarcis pityusensis*, respecto a dos especies de muy reciente introducción en la isla, la culebra de herradura, *Hemorrhoids hippocrepis* y la culebra de escalera, *R. scalaris*.

En la Península Ibérica hemos estudiado las reacciones antidepredadoras de varias especies de lagartijas serranas pertenecientes al género *Iberolacerta* que conviven estrechamente con ofidios depredadores como la víbora áspid, *Vipera aspis*, la víbora hocicuda, *Vipera latastei* y la culebra lisa europea, *Coronella austriaca*. En muchos casos, tanto en las islas como en la Península, hemos empleado como control de olor pungente, carente de significado depredador, el olor procedente de la culebra viperina, *Natrix maura*. En otras ocasiones, el control pungente fue un ambientador artificial de olor penetrante y sin significado biológico, que tuvo el papel que en otros muchos estudios asume como olor pungente la colonia (Cooper et al., 2003; ver capítulo 2).

En numerosos estudios sobre la conducta antidepredadora de reptiles, los experimentos y observaciones se centran en el registro de una o dos variables. En nuestro caso, hemos optado por llevar a cabo registros focales de la totalidad de la conducta exhibida por los individuos sometidos a experimentación, registrando entre 15 y 20 tipos de conductas y variables diferentes, algunas de las cuales se han descartado posteriormente, mientras que otras son claramente redundantes (ver capítulo 2). No nos hemos centrado en ciertas conductas clásicamente empleadas y, de hecho, ya veremos que alguna de ellas rinde resultados equívocos o francamente pobres y su uso parece bastante menos recomendable que la frecuencia con la que han sido la base de estudios de discriminación olfativa de depredadores.

Nuestros objetivos al iniciar este estudio han sido:

- Establecer si las lagartijas del género *Iberolacerta* que habitan en zonas aisladas de alta montaña son capaces de detectar y responder a las señales químicas procedentes de sus depredadores terrestres más próximos con los cuales, en muchas ocasiones, mantienen una estrecha sintopía y una relación depredador-presa casi unívoca.

- Discernir si existen diferencias en la intensidad del reconocimiento como depredadores de especies que incluyen una determinada presa de modo más o menos frecuente en su dieta. Esto es, ¿la presa discrimina entre depredadores frecuentes y depredadores esporádicos?

- Establecer si las especies de lacértidos introducidas en tiempos históricos en las Islas Baleares, particularmente, la lagartija de Marruecos y la lagartija italiana en Menorca, son capaces de detectar y reaccionar ante las señales químicas de los ofidios terrestres presentes en la isla y que, potencialmente, pueden ejercer una presión de depredación sobre dichas especies.

- Establecer si la lagartija balear, que hoy día sólo habita en islotes costeros desprovistos de depredadores terrestres, es capaz de detectar las señales químicas procedentes de los ofidios que viven en la isla de Menorca y con los cuales, probablemente, no mantuvo ningún contacto, extinguiéndose antes de su llegada a la isla.

- Establecer si en la población de lagartija balear de la isla de Colom, en la cual existe una simpatría única con la culebra de escalera, la potencial presa detecta las señales químicas de *R. scalaris* y es capaz de reaccionar ante ellas.

- Establecer si la lagartija de las Pitiusas discrimina y reacciona ante las señales químicas de las dos especies de serpientes terrestres recientemente introducidas en Ibiza y que constituyen depredadores potenciales de las lagartijas.

Capítulo 2

Zonas y especies de estudio.

Metodología general

2.1. ZONAS DE ESTUDIO

2.1.1. Península Ibérica

Lago de La Baña (León)

Este lago es la zona de estudio correspondiente al capítulo 3. En los alrededores del lago se capturaron los ejemplares de *Iberolacerta galani* y los depredadores locales empleados en el experimento de discriminación (ver capítulo 3). El lago, declarado Monumento Natural en 1990, se sitúa a una altitud de 1.450 msnm en un circo glaciar con cumbres que lo rodean superando los 2.000 m, entre las que destaca Peña Trevinca (2.096 m). Está situado en la Sierra de la Cabrera (León, Latitud: 42°15'27" N; Longitud: 6°29'29" O), dista unos 5 km de la localidad de La Baña y pertenece al municipio de Encinedo, también de la provincia de León. Es uno de los muchos lagos de la región formados durante la actividad glaciar cuaternaria. El clima es típico de alta montaña, con abundantes nevadas que provocan que el nivel del lago varíe enormemente entre invierno y verano. En algunos años, durante el final del verano, la superficie y la profundidad del lago se reducen hasta niveles muy bajos, situación que aprovecha *I. galani* para descender en altitud hasta su orilla para alimentarse y reproducirse (observaciones personales). El área está dominada por canchales de pizarra, hábitats típicos de la distribución de esta especie (Arribas *et al.*, 2006; observaciones personales; Fig. 1). El lago está en el límite entre los pisos oromediterráneo y crioromediterráneo, por lo que la vegetación es escasa, dominando las gramíneas, el brezo (*Erica spp.*) y los enebros de los géneros *Genista* y *Juniperus* (Nieto-Feliner, 1985). Es probable que en el pasado fuese una zona arbolada y, debido al pastoreo y las talas, la zona haya adquirido su aspecto actual. El área que rodea al Monumento Natural, que ocupa solamente 731 hectáreas, está muy degradada debido a

la explotación de canteras, por lo que la supervivencia de *I. galani*, esté posiblemente ligada al mantenimiento de este lago como área protegida.



Fig. 2. 1. Zona de estudio en el Lago de La Baña

Las formaciones rocosas y la abundancia de agua hacen de esta zona de estudio un lugar favorable para una lagartija de montaña como *I. galani*. En este área hay una relativa abundancia de esta lagartija (observaciones personales), así como de otros lacértidos como *Podarcis bocagei* y *Lacerta schreiberi* (Arribas *et al.*, 2006; observaciones personales). En el Lago de La Baña (Fig. 2.1) también habitan las tres especies de serpientes que hemos utilizado en el experimento del Capítulo 3, *Vipera seoanei*, *Coronella austriaca* y *Natrix maura*. Durante los años del trabajo de campo nunca se han encontrado otras especies de serpientes diferentes a las mencionadas.

Coma Pedrosa (Andorra)

Coma Pedrosa está situada en el noroeste de Andorra, dentro de la parroquia de La Massana, y es la zona de estudio del Capítulo 4. Es un macizo montañoso del Terciario, enclavado en pleno Pirineo central (Latitud: 42°35'26''N; Longitud:

1°26'41''E) y su altitud máxima es de 2.942 m, el pico más alto de Andorra. La zona de estudio está situada a 2.700 m dentro del piso bioclimático alpino, por lo que está prácticamente desprovista de vegetación (Fig. 2.2). El área está formada por canchales de pizarra de orientación sur, la vertiente en la que *Iberolacerta aurelioi* es más abundante (Arribas, 2004; Arribas, 2010).



Fig. 2.2. Área de estudio en los alrededores de Coma Pedrosa en Andorra

A esta altitud *I. aurelioi* puede que sea el único lacértido presente. A altitudes menores hemos observado *Podarcis muralis*, pero nunca por encima de los 1.900 m. Durante la época de muestreo, a mediados de junio de 2012, era posible encontrar grandes neveros incluso a cotas inferiores, por lo que la actividad durante los meses de otoño e invierno estará muy reducida debido a las grandes nevadas (Arribas, 1994; Arribas, 2010; observaciones personales). De hecho, la zona está rodeada a altitudes inferiores por pistas de esquí, donde los canchales están muy reducidos o ausentes, lo

que posiblemente limite la presencia de esta lagartija en esas zonas degradadas de menor altitud (Arribas, 2010, observaciones personales). En esta zona también se capturó el ejemplar de *Vipera aspis* utilizado en el experimento de discriminación olfativa de *I. aurelioi* (ver capítulo 4).

Lagunas del Trampal (Ávila)

Una de las zonas de estudio del Capítulo 5 se encuentra en los alrededores de estas lagunas pertenecientes al municipio de Solana de Ávila (Ávila). Están situadas dentro de la zona oriental de la Sierra de Béjar (Latitud: 40°19'00'' N; Longitud: 5°43'00'' O), a una altitud de 2.200 m y forman parte del Parque Regional de la Sierra de Gredos. Son lagunas de origen glaciario y, como sucede en el resto de áreas donde habitan otras especies del género *Iberolacerta*, están rodeadas de canchales y de grandes formaciones rocosas de origen granítico, al igual que la mayoría del Sistema Central (Aparicio y García-Cacho, 1988; Fig. 2.3).



Fig. 2.3. Zona de estudio de Las Lagunas del Trampal

La zona está dentro del piso oromediterráneo por lo que la vegetación es escasa y está dominada principalmente por piornales (*Cytisus spp.*) y otras especies arbustivas como el enebro rastrero del género *Juniperus*, como en el resto de las áreas de la Península Ibérica donde habita el género *Iberolacerta*. Las Lagunas del Trampal están situadas en la parte más occidental de la distribución de *Iberolacerta cyreni* (Pérez-Mellado, 1998), ya que más al oeste, en la sierra de la Peña de Francia, habita la lagartija batueca, *Iberolacerta martinezricai* (Arribas y Carranza, 2004; Crochet et al., 2004; Arribas et al., 2006). Los ejemplares se capturaron en las proximidades de la laguna situada a más altitud, donde la densidad de la lagartija carpetana es elevada. Durante el período de trabajo de campo en la zona de estudio no se encontraron otros lacértidos.

2.1.2. Islas baleares

En las Islas Baleares (figura 2.4.) hemos estudiado lagartijas procedentes de Menorca e Ibiza, llevando a cabo los experimentos de discriminación olfativa en las propias islas



Fig. 2.4. Las Islas Baleares

Menorca

Isla del Aire

La Isla del Aire (figura 2.5) se sitúa a unos 1.000 metros al sureste de la costa de Menorca, en el Mediterráneo occidental. Tiene forma alargada en dirección este-oeste, con una superficie de aproximadamente 31 ha y una ligera pendiente en sentido norte-sur, alcanzando una altura máxima de 15 metros sobre el nivel del mar en los

acantilados de la zona sur. El sustrato es calcáreo, en su mayoría de origen cuaternario, como la costa sur de Menorca.



Fig. 2.5. Isla del Aire (Menorca)

Las zonas litorales de la isla están ocupadas mayoritariamente por el hinojo marino, *Crithmum maritimum*, acompañado de especies del género *Limonium*. En el interior la planta más abundante es el almarjo dulce, *Suaeda vera*. Aparecen también plantas herbáceas formando praderas más o menos amplias, o en las zonas más cálidas donde domina el cardo cuco, *Carlina corymbosa*, junto a la lechetrezna, *Euphorbia segetalis* y la escoba de castañuela, *Asteriscus aquaticus*. En las zonas más arenosas, como la península del norte, *Suaeda vera* aparece junto al lirio de playa, *Pancratium maritimum*, y el gamón común, *Asphodelus aestivus*. Para completar el paisaje, cabe mencionar la presencia de algunas matas amplias y dispersas del lentisco, *Pistacia lentiscus*, así como dos grupos de tamariscos, *Tamarix africana*, posiblemente plantados hace años.

Isla de Colom

La Isla de Colom (figura 2.6), con casi 59 ha, es la mayor de las islas costeras de Menorca, de la que apenas dista unos 200 m. Está situada en la costa oriental, el sector geológicamente más antiguo de Menorca, donde dominan los materiales paleozoicos, especialmente del período Carbonífero. Alcanza una altitud de 43 metros sobre el nivel del mar y su relieve está formado por suaves colinas alternadas con pequeños barrancos. Sus características climáticas son similares a las de Menorca, con una temperatura media anual de 17°C y una precipitación de unos 500-600 mm, típicas de la región mediterránea. La lagartija balear convive aquí con una población introducida de culebra de escalera, *Rhinechis scalaris*, y una extensa población de rata negra, *Rattus rattus*, así como un cierto número de aves nidificantes, entre las que destacan la gaviota patiamarilla, *Larus michahellis* y el cernícalo vulgar, *Falco tinnunculus*.



Fig. 2.6. Isla de Colom (Menorca)

Islotes de Binicodrell

Se trata de dos pequeños islotes muy cercanos a la costa meridional de Menorca (figura 2.7), frente a la playa de San Adeodato. La superficie del mayor de ellos, del que proceden las lagartijas estudiadas, es de alrededor de 0.30 ha, con una elevación de unos 6 metros sobre el nivel del mar. La parte superior del islote está cubierta por vegetación arbustiva en la que domina *Sarcocornia fruticosa*, con abundante *Allium*



Figura 2.7. Islote de Binicodrell (Menorca)

ampeloprasum, varias especies de *Limonium* y *Asparagus*spp. La vegetación sólo puede considerarse densa en la mitad occidental del islote. Probablemente, la lagartija balear es el único vertebrado terrestre aquí presente.

Ibiza

Ibiza es la mayor de las islas Pitiusas, con una extensión superior a los 570 km². Tiene unos 210 km de costa en la cual aparecen numerosos islotes. Uno de ellos es Sal

Rossa, muy cercano a la costa sudoriental y a la playa d'en Bossa, frente a la playa de La Xanga (Fig. 2.8). Se trata de un islote de reducida superficie en el cual domina una vegetación arbustiva con *Arthrocnemum macrostachyum*, *Asparagus spp.*, *Crithmum maritimum*, *Avena barbata*, *Daucus gingidium*, *Urginea maritima*, *Limonium spp.* y algunas matas dispersas de *Pistacia lentiscus*. La densidad de lagartijas es notable, probablemente superior a los 1000 individuos por hectárea. En este islote se capturaron 15 individuos adultos para llevar a cabo los experimentos de discriminación olfativa, mientras que en la isla de Ibiza se obtuvieron otros 30 individuos adultos, de los cuales 15 fueron empleados en el experimento con culebra de herradura y otros 15 en el experimento con culebra de escalera (ver más detalles en los capítulos correspondientes).



Fig. 2.8. Islote de Sal Rossa, en la costa sudoriental de Ibiza

2.2. ESPECIES DE ESTUDIO

Lagartija leonesa, *Iberolacerta galani* Arribas, Carranza y Odierna, 2006

Iberolacerta galani (Fig. 2.9) ha sido la última especie en describirse dentro del género (Arribas *et al.*, 2006). La lagartija leonesa tiene una distribución muy restringida a zonas de alta montaña superiores a 1.500 m, aunque en determinadas áreas asociadas a zonas húmedas puede bajar hasta los 1.350 m (Arribas *et al.*, 2006) e incluso a menores altitudes (observaciones personales). Aparentemente, se separó hace 2,5 millones de años de *I. monticola* y hace unos 2 millones de años de su especie hermana, *I. martinezricai* (Arribas *et al.*, 2006). La separación entre las tres especies es casi sincrónica al final del período Mioceno. En este período, toda la zona geográfica de distribución de la lagartija leonesa se elevó y las cuencas fluviales quedaron en su actual situación. Posteriormente, durante el Plioceno, se hundió el Bierzo, lo que provocó un cambio en las cuencas del Eria y del Sil, que actuaron como barreras geográficas. Este hecho desencadenó la especiación simultánea de las tres especies: *I. galani*, *I. cyreni* e *I. martinezricai*. La basculación peninsular hacia el oeste (como en el caso de la zona actual de *I. martinezricai*, ver introducción), provocó que el río Bibei cambiara su curso hacia el oeste (discurriendo hacia el Sil (Galicia), y no hacia el Tera (Zamora)), y hacia el norte, cortando el posible paso este-oeste a *I. galani*, ya confinada entre el Duero, el Sil y el Valle del río Bibei, que tiene un carácter mucho más mediterráneo (Arribas y Carranza, 2004; Arribas *et al.*, 2006). A partir de entonces, la lagartija leonesa siempre ha estado aislada de *I. monticola*, presente tan sólo a 35 km de distancia (Arribas 2006 y observaciones personales) y más alejada filogenéticamente de ella quede *I. martinezricai*, que se encuentra a unos 200 km hacia el sur en la Peña de Francia (Salamanca). Como en el caso de muchas especies del género, ha sido una “reinmigrante a corta distancia” durante la búsqueda de refugios en el transcurso de la

última glaciación de Würm. Durante este período, *I. galani* tuvo que descender en altitud debido a los casquetes de hielo formados en la zona del norte peninsular, para luego regresar a las zonas más elevadas y frías que ocupa actualmente. Este proceso de especiación también se ha propuesto para otras especies del grupo pirenaico y, evidentemente, para el resto de las especies peninsulares (Mayer y Arribas, 1996; Carranza et. al., 2004; Crochet et al., 2004; Arribas et al. 2006).



Fig. 2.9. Macho adulto de *Iberolacerta galani* en el Lago de La Baña

I. galani es endémica de los Montes de León (Noroeste de la Península Ibérica), y Sierra del Teleno, Sierra Segundera, Sierra de la Cabrera y Sierra del Eje, entre las provincias de León, Zamora y Orense, donde puede encontrarse de 1.300 a 2.000 m, pero probablemente también a altitudes mayores (Arribas et al., 2006). En estas zonas, como resultado de la actividad glaciaria cuaternaria, se formaron muchos lagos que existen en la actualidad y que constituyen un hábitat excelente para *I. galani*, tales como

la Laguna de los Peces (Zamora), y los lagos de La Baña y de Truchillas (León). Las zonas que ocupa la lagartija leonesa se caracterizan por un clima de alta montaña y se incluyen en los pisos climáticos oromediterráneo y crioromediterráneo (Nieto-Feliner, 1985). Es probable que con la destrucción del bosque para la obtención de pastos desde hace unos 2.000 años, la lagartija leonesa haya ido descendiendo en altitud, ocupando dichas áreas que antes estaban arboladas. Igualmente, la especie puede habitar las zonas a menor altitud y con vegetación azonal, siempre y cuando existan situaciones favorables de temperatura y humedad, como en cursos fluviales, en cuyas riberas abundan los árboles (Arribas et al., 2006; observaciones personales). Los estados regresivos del bosque, piornales y brezales, también son habitados por *I. galani*. En cualquier caso, son raras las excepciones en las que la lagartija leonesa vive fuera del piso supraforestal (observaciones personales).

El área de distribución de *I. galani* está acotada por varias zonas desfavorables para una lagartija de montaña del género *Iberolacerta*, de ahí que esta especie esté tan aislada y tenga una distribución tan restringida. Limita al norte con la comarca del Bierzo (valle del Sil, con altitudes inferiores a 500 m), al este con el valle del Duero (León), al sur con el valle del Tera (Zamora), y al oeste con el valle del río Bibei (Orense), que desagua hacia el Sil. Estas áreas bajas son de clima atlántico moderado o bien mediterráneo, poco favorable para esta especie, por lo que la separación geográfica con *I. monticola* se debe a la situación del seco y mediterráneo valle del río Bibei. Al otro lado de dicho valle, la lagartija leonesa no está presente a las altitudes correspondientes y es reemplazada por *I. monticola cantabrica*, a menos de 40 km de distancia (Galán, 1998; Arribas et al., 2006).

I. galani es una lagartija de tamaño medio, con una LCC (Longitud Cabeza-Cloaca) que oscila entre los 60 y los 85 mm (Arribas et al., 2006; observaciones

personales). Su coloración es semejante al resto de especies del grupo “*monticola*”, con la peculiaridad de que generalmente presentan más ocelos azules (Arribas et al., 2006; observaciones personales).

En cuanto a su ecología trófica, la lagartija leonesa se alimenta principalmente de artrópodos. En el Lago de La Baña y en el Lago de Truchillas tiene como principal presa a los tricópteros, insectos característicos de los lagos de alta montaña, y a un gran porcentaje de insectos voladores (en preparación). No existen datos sobre la depredación en la lagartija leonesa. Entre los potenciales depredadores terrestres se encuentran la víbora cantábrica, *Vipera seoanei*, y la culebra lisa europea, *Coronella austriaca* (Braña, 1998a; Galán, 1998). Ambas especies se utilizaron, junto con la culebra viperina (*Natrix maura*), para el experimento de discriminación olfativa del Capítulo 3. Los 24 individuos (12 machos y 12 hembras) incluidos en el experimento de *I. galani* fueron capturados en los alrededores del Lago de La Baña (León) a finales de mayo de 2012.

Lagartija pallaresa, *Iberolacerta aurelioi* (Arribas, 1994)

Esta lagartija pertenece al grupo pirenaico dentro del género *Iberolacerta* en la Península Ibérica (ver introducción). Es endémica de los Pirineos, con una distribución restringida a una serie de macizos montañosos en la comarca de Pallars (Lérida), Ariège (Francia) y en el noroeste de Andorra, de donde proceden las lagartijas de este estudio. Estos macizos montañosos actúan como barrera y las separan de las otras dos especies pirenaicas, *I. bonnali* e *I. aranica* (Arribas, 2004). Las tres especies pirenaicas se hallan geográficamente muy próximas, aunque los análisis moleculares muestran que la separación de *I. aurelioi* de *I. aranica* se produjo hace unos 2 ma., mientras que se

podría haber separado de su especie hermana, *I. bonnali*, hace tan sólo 450.000 años (Arribas, 1999; Mayer y Arribas, 2003).

Son lagartijas de pequeño tamaño, con una LCC que no suele superar los 55 mm, con morfología y coloración similares a las otras dos especies del grupo pirenaico (Arribas, 1994; observaciones personales; Fig. 2.10). Por el contrario, se diferencian claramente del resto de las especies del género en la Península Ibérica (Crochet et al, 2004.; Arribas et al., 2006; Arribas, 2010). Se han observado individuos a principios de junio en Andorra (Arribas, 1997), aunque la actividad posiblemente empiece a finales de abril y se mantenga hasta septiembre (Arribas, 2010). Su distribución altitudinal es siempre superior a los 2.100 m, llegando hasta los 2.900 m, donde suele habitar la vertiente sur de las montañas (Arribas, 2004). Es el caso de la zona del presente estudio, situada a 2.700 m de altitud, donde es prácticamente seguro que no existen otros lacértidos. En casos excepcionales se han encontrado ejemplares de *P. muralis* e incluso de *P. liolepis* a alturas superiores a 2.000 m, pero nunca a tanta altitud (Arribas, 2000; Arribas, 2004). En cuanto a su dieta, *I. aurelioi* se alimenta fundamentalmente de artrópodos (Amat et al., 2008).



Fig. 2.10. *Iberolacerta aurelioi* en la zona de Coma Pedrosa

No se han realizado estudios sobre depredación en esta especie. Como depredadores terrestres podrían incluirse la víbora áspid (*Vipera aspis*) y, a menores altitudes, la culebra verdiamarilla (*Hierophis viridiflavus*, Arribas, 2004). Por otra parte, se sabe que sobre sus huevos depreda el díptero *Sarcophaga protuberans* (Pape y Arribas, 1999). Para el experimento de discriminación olfativa del Capítulo 4, se capturaron 20 ejemplares adultos (10 machos y 10 hembras) de *I. aurelioi* en los alrededores de Coma Pedrosa (2.700 m) en Andorra.

Lagartija carpetana, *Iberolacerta cyreni* (Müller y Hellmich, 1937)

Esta especie (figura 2.11) es endémica de la Península Ibérica y ocupa la Sierra de Guadarrama, Sierra de Béjar y Gredos (Pérez-Mellado, 1998, 2002), donde alcanza las cotas de mayor altitud, superando los 2.500 m (Melendro y Gisbert, 1976). Se consideran dos subespecies: *Iberolacerta cyreni cyreni* (Müller y Hellmich, 1937) en las sierras de Gredos y Béjar e *Iberolacerta cyreni castiliana* Arribas, 1996, en la Sierra de Guadarrama, en la zona más occidental de su distribución. En el Sistema Central está

ausente a partir del Puerto de Somosierra, a pesar de su cercanía y de que reúne condiciones apropiadas y muy similares a las zonas donde sí habita *I. cyreni*. A partir de ese punto, la especie que habita a esas altitudes es *Podarcis muralis* (Pérez-Mellado, 1997, 2002).



Fig. 2.11. Macho de *Iberolacerta cyreni* en las Lagunas del Trampal

La lagartija carpetana está adaptada a la alta montaña, donde preferiblemente habita en roquedos (Pérez-Mellado, 1982; Martín y Salvador, 1997). Su alimentación se basa fundamentalmente en artrópodos (Pérez-Mellado et al., 1987) y el período de actividad transcurre de marzo a octubre, como en el resto de las especies del género (Pérez-Mellado et al., 1988). Entre sus depredadores se encuentran las dos serpientes que hemos incluido en el Capítulo 4, la víbora hocicuda, *Vipera latastei*, y la culebra lisa europea, *Coronella austriaca*, (Galán, 1998; Pérez-Mellado, 1998a) ambas presentes en el área de estudio.

Los 24 individuos de *I. cyreni* (12 machos y 12 hembras) para el experimento del Capítulo 5 fueron capturados en los alrededores de las Lagunas del Trampal (Ávila), en la zona más occidental de la distribución de la lagartija carpetana (Fig. 2.11).

Lagartija balear, *Podarcis lilfordi* (Günther, 1874)

La lagartija balear (figura 2.12) se ha extinguido en las dos grandes islas de Mallorca y Menorca, pero se han producido citas esporádicas y relativamente frecuentes en ambas islas que, aparentemente, no han dado lugar a poblaciones reproductoras y estables. No es sorprendente, ya que los factores que precipitaron su extinción siguen hoy día presentes. La abundancia de gatos asilvestrados y domésticos, así como la existencia de martas y culebras parece impedir una recolonización.

En Menorca la lagartija balear ocupa 19 islotes costeros. Históricamente, se describieron 28 subespecies de lagartija balear. Hoy día suelen aceptarse 25 (Pérez-Mellado y Salvador, 1988; Pérez-Mellado, 2005, 2009), correspondientes a las 42 localidades conocidas. Se ha superado así la concepción clásica de un islote = una subespecie, que imperó en las descripciones de la primera mitad del siglo XX.

El conjunto de lagartijas baleares de los islotes de Menorca forma un grupo monofilético, bien separado genéticamente del resto de poblaciones. La subespecie tipo, correspondiente a la primera población históricamente descrita, es *Podarcis lilfordi lilfordi* (Günther, 1874) de Isla del Aire, una forma melánica de tamaño corporal grande. En la Isla de Colom se halla *Podarcis lilfordi brauni* (Müller, 1927) que quizás sea también la subespecie presente en el Islote de Mel, dentro de s'Albufera des Grau. En la costa meridional de Menorca, aparte de la Isla del Aire, únicamente existen otras dos poblaciones en los islotes de Binicodrell gran y Binicodrell petit, frente a la playa de San Adeodato, que fueron descritas como *Podarcis lilfordi codrellensis* Pérez-

Mellado y Salvador, 1988. En nuestro estudio hemos probado la capacidad de discriminación olfativa de la lagartija balear en individuos procedentes de estas tres poblaciones: Aire, Binicodrell y Colom. Tanto la población de Aire como la de Binicodrell habitan en dos islotes que apenas albergan otros vertebrados terrestres, pero que reciben visitas más o menos frecuentes de depredadores aéreos. El caso de Colom es diferente, porque alberga una población de la culebra de escalera, *R. scalaris*, introducida en Menorca, probablemente a partir de la Península Ibérica. De este modo, la culebra de escalera podría ser un depredador habitual de *P. lilfordi* en Colom.

Todos los ejemplares de la lagartija balear fueron capturados en 2013. En el caso de Binicodrell en mayo, en la Isla del Aire en dos períodos en mayo y junio y en la Isla de Colom en junio 2013.



Fig. 2.12. La lagartija balear, *Podarcis lilfordi* de la Isla del Aire

Lagartija de las Pitiusas, *Podarcis pityusensis* (Boscà, 1884)

La lagartija de las Pitiusas (figura 2.13) posee poblaciones más o menos fragmentadas en las islas de Ibiza y Formentera, así como en 42 islotes costeros. Además, se han verificado numerosas introducciones de esta especie en varias localidades de Baleares, como Cala Ratjada en Mallorca y en las antiguas murallas de la ciudad de Palma, donde existe una población relativamente estable. También fue introducida en ses Illetes, en la bahía de Palma. Uno de los islotes costeros de Ibiza, es Dau gran, posee también lagartijas introducidas en 1930 por Martin Eisentraut a partir de individuos procedentes de la isla de Ibiza y de Escull Vermell, frente a la costa de Sant Antoni. Aparentemente, no existían lagartijas en el islote antes de dicha introducción. Se conocen introducciones con mayor o menor éxito en la Península Ibérica, desde la de la zona de la Plaza de las Glorias en Barcelona, que data de algo más de 15 años, hasta la más reciente de San Juan de Gaztelugatxe en Vizcaya.

Se supone que el antecesor de la lagartija de las Pitiusas estaba presente en Ibiza al menos desde el Plioceno tardío, ya que en la llamada Cova Na Reia se ha descrito una *Podarcis sp.* que se considera el antecesor de las actuales lagartijas (Kotsakis, 1981). No existe un acuerdo sobre el número de subespecies de lagartija de las Pitiusas. Históricamente, se han descrito hasta 45 razas geográficas, de las cuales unos autores reconocen 23 subespecies actuales (Salvador, 1984) y otros únicamente seis (Cirer, 1981, 1987).

La subespecie tipo de la lagartija de las Pitiusas, *Podarcis pityusensis pityusensis* (Boscà, 1883), es la que presenta más variabilidad morfológica, con una coloración dorsal en la que dominan los tonos verdes, profusamente manchados de pardo oscuro o negruzco. Su área de distribución es también muy amplia y abarca la isla de Ibiza y varios islotes muy próximos a la costa, como el de Sal Rossa. En nuestro estudio de

discriminación olfativa hemos empleado individuos adultos de *P. pityusensis* procedentes de la isla de Ibiza y del islote de Sal Rossa. Todos los individuos se sometieron a prueba en junio de 2014.



Fig. 2.13. La lagartija de las Pitiusas, *Podarcis pityusensis* de la isla de Ibiza

Lagartija italiana, *Podarcis siculus* (Rafinesque, 1810)

Es una lagartija robusta (figura 2.14), con un tamaño corporal similar al de las lagartijas de muchas poblaciones de las dos especies endémicas de Baleares. Un rasgo característico es que las escamas que se hallan entre las patas posteriores suelen estar aquilladas, o sea, con una línea de refuerzo que recorre el centro de la escama. El resto de las escamas dorsales, como en las demás lagartijas de Baleares, son lisas.

En los individuos adultos destaca una coloración dorsal verdosa o verde intensa, profusamente manchada o reticulada con grandes manchas negras, particularmente bien desarrolladas en los machos. Los juveniles tienen costados finamente punteados de

blanco y la cola verdosa está bien contrastada con el tronco. La cola funciona en los juveniles como un elemento de atracción visual que dirige el ataque de los depredadores hacia la extremidad caudal y favorece la huida gracias al mecanismo de autotomía. La zona ventral es gris, blanco sucio o de color crema.

Algunos autores han propuesto que las poblaciones menorquinas se clasifiquen dentro de la subespecie *Podarcis siculus cetti*, pero no existen evidencias suficientes para dicha asignación. La extensa distribución de la lagartija italiana, que abarca casi toda la cuenca mediterránea, incluye áreas naturales con zonas de introducción más o menos remota. Se conocen citas incluso de las Islas Británicas y los Estados Unidos. En nuestras latitudes hay poblaciones reproductoras y estables en los alrededores de la ciudad de Almería, en los jardines de su zona portuaria y en varias localidades de Cantabria.

En Baleares la lagartija italiana sólo se halla en Menorca, donde ocupa la totalidad de la isla, con notables abundancias locales. No existe ningún indicio en el registro fósil de su existencia en la isla antes de la llegada del hombre. Si a este hecho unimos la extraordinaria capacidad colonizadora de esta especie, hemos de concluir que su introducción se produjo en tiempos históricos.

Es una especie insectívora, aunque no desdeña el consumo de elementos vegetales de forma más o menos esporádica, incluyendo también frutos de plantas introducidas sobre las cuales, probablemente, ejerce una acción dispersora de sus semillas. Es el caso en Menorca de la lantana, o maestranche del Brasil, *Lantana camara*, empleada con frecuencia en jardinería. La dieta de la lagartija italiana se basa fundamentalmente en presas terrestres como las arañas y los escarabajos, aunque también son frecuentes las cochinillas de humedad, pequeños crustáceos isópodos y diversos grupos de insectos (Pérez-Mellado y Corti, 1993).

Se ha citado a la marta, *Martes martes*, como depredador de la lagartija italiana en Menorca. La culebra de cogulla, *Macroprotodon mauritanicus*, puede ser otro depredador habitual, aunque es probable que los gatos domésticos y asilvestrados sean las principales amenazas para la especie. En este estudio hemos probado la capacidad de discriminación olfativa de la lagartija italiana respecto a las señales químicas procedentes de las dos especies de ofidios terrestres presentes en la isla, la culebra de cogulla y la culebra de escalera. Los individuos empleados en los experimentos de discriminación olfativa se capturaron en s'Algar, Es Castell y es Canutells (Menorca). Los experimentos se llevaron a cabo en Menorca entre finales de mayo y julio de 2013.



Fig. 2.14. La lagartija italiana, *Podarcis siculus* de Menorca

Lagartija de Marruecos, *Scelarcis perspicillata* (Duméril y Bibron, 1839)

La lagartija de Marruecos (figura 2.15) es la única especie del género *Scelarcis*, revalidado al subdividirse en varios géneros el conjunto de especies que hasta hace poco se agrupaban colectivamente en el género *Lacerta* (Arnold *et al.*, 2007). Se trata de una

lagartija de cuerpo pequeño y delicado, con LCCs que no suelen superar los 55 mm. El dorso suele ser de tonos pardos o pardo verdosos, y sobre el fondo se dibujan pequeñas manchas redondeadas de tonalidad más clara. En algunos casos las manchas son pardo oscuras e incluso negras y forman un reticulado muy aparente. El vientre es de tonos uniformes grises, en ocasiones con algunos puntos negruzcos. En los individuos juveniles y en una cierta proporción de adultos, es habitual que la cola tenga tintes verdosos, claramente contrastada con los tonos pardos dorsales.

Al contrario que las especies del género *Podarcis* presentes en Baleares, la lagartija de Marruecos posee de 10 a 12 filas longitudinales de escamas ventrales. La característica más llamativa, aunque sólo apreciable de cerca, es la posesión de un párpado transparente, único en el conjunto de lacértidos de Baleares. Existe un claro dimorfismo sexual, con machos mayores que las hembras, como en tantas otras especies de lacértidos.

La lagartija de Marruecos fue introducida en Menorca en tiempos históricos a partir del Norte de África, probablemente desde la región de Orán en Argelia. Actualmente se ha extendido sobre todo por la mitad occidental de Menorca, lo que indica quizás una llegada a través del puerto de Ciudadela. Parece ausente de gran parte del centro de la isla, así como de las áreas más orientales (Perera, 2005).

A tenor del probable origen de las poblaciones menorquinas, éstas se han asignado tradicionalmente a la subespecie típica, *Scelarcis perspicillata perspicillata*. Sin embargo, los recientes estudios moleculares indican que bajo el nombre de *S. perspicillata* se ocultan quizás varias especies diferentes, de modo que en un futuro es posible que se produzca un cambio de la denominación científica de las lagartijas de Marruecos que habitan en Menorca.



Fig. 2.15. La lagartija de Marruecos, *Scelarcis perspicillata* en Menorca

La dieta de las lagartijas de Marruecos de Menorca es más variada que la de las poblaciones del Norte de África. Más del 80% de las presas son terrestres, con un elevado consumo de saltamontes, que aparecen en más del 20% de los excrementos analizados. Aunque es una especie básicamente insectívora, puede consumir de forma esporádica frutos carnosos, como los higos (Perera et al., 2006). A lo largo de un estudio de cuatro años se ha demostrado que la dieta se basa principalmente en presas como las arañas, chinches, moscas y escarabajos. Las hembras tienen una dieta más variada que los machos o los juveniles, en la que las hormigas tienen una mayor importancia (Perera, 2005).

En Menorca la lagartija mora está activa durante todo el año. El período reproductor se extiende desde marzo hasta septiembre. Las puestas suelen ser de uno a cuatro huevos y algunas hembras son capaces de llevar a término hasta cuatro puestas en una misma temporada (Perera, 2005).

Probablemente, los gatos asilvestrados son los mayores enemigos de la lagartija mora en Menorca, pero únicamente se tienen datos concretos de la depredación ejercida por la culebra de cogulla, *Macroprotodon mauritanicus* (Perera, 2005). En este estudio hemos probado la capacidad de discriminación olfativa de la lagartija de Marruecos respecto a las señales químicas procedentes de las dos especies de culebras terrestres presentes en Menorca, *R. scalaris* y *M. mauritanicus*.

Los individuos empleados en los experimentos se capturaron y sometieron a prueba en junio de 2013. Todas las lagartijas fueron capturadas en las canteras de marés de Lithica (Ciudadela, Menorca).

2.3. DEPREDADORES

Culebra lisa europea, *Coronella austriaca* Laurenti, 1768

La culebra lisa europea (figura 2.16) tiene una distribución muy amplia que abarca casi la totalidad de Europa y parte de Asia (Arnold y Oviden, 2002). En la Península Ibérica se distribuye principalmente por la mitad norte, ocupando también el Sistema Central y algunas sierras del sur (Salvador y Pleguezuelos, 2002). Son serpientes de tamaño mediano, cuya longitud normalmente no sobrepasa los 600 mm (Galán, 1998; Fig. 10). Esta especie suele ocupar zonas montañosas y relativamente húmedas, aunque también ocupa una amplia variedad de hábitats (Galán, 1988). En la zona norte, donde está presente *I. galani*, puede variar su rango altitudinal desde la costa hasta alcanzar los 2.000 m de altitud (Galán, 1988). En la Sierra de Gredos, donde está presente *I. cyreni*, siempre ocupa altitudes superiores a 1.600 m, ya que por debajo de dicha altitud está presente *Coronella girondica* (Lizana et al., 1988). Cuando ambas especies están presentes en la misma zona no solapan más de cien metros en el rango altitudinal (Livet y Bons, 1981). *C. girondica* es una serpiente con una distribución más

amplia en la Península, donde ocupa hábitats más secos y calurosos que *C. austriaca*, por lo que es muy poco probable encontrarla a las altitudes donde habita el género *Iberolacerta*.



Fig. 2.16. *Coronella austriaca* en el Lago de La Baña

Son serpientes principalmente sauriófagas, con un porcentaje muy elevado de consumo de lacértidos, por lo que se las suele considerar como depredadores especialistas en la captura de reptiles (Ruggiero et al., 1995). En la Península Ibérica los reptiles llegan a suponer más del 80% de su dieta, donde el porcentaje de lacértidos consumidos puede ser superior al 40% (Galán, 1988). Estas serpientes tienen estrategias de caza mixtas y cazan tanto en superficie como bajo tierra, dependiendo de si las presas son sedentarias o móviles (Goddard, 1984). Además, pueden usar estrategias de caza al acecho y también de búsqueda activa. Una vez localizada la presa, se lanzan sobre ésta y la matan por constricción (Galán, 1998).

Al ser una serpiente especialista en la caza de reptiles, se ha utilizado en numerosos estudios sobre discriminación olfativa de lacértidos, como veremos en los capítulos posteriores. Para el presente estudio se capturaron dos adultos de *C. austriaca*. El primero de ellos se capturó a mano a finales de mayo de 2012 en los alrededores del Lago de La Baña (León), en la misma zona de estudio del Capítulo 3, donde está presente *I. galani*. Su LCC era de 500 mm, con una longitud total de 590 mm. El otro ejemplar se capturó en los alrededores de la Sierra de Béjar (Salamanca) a 2.000 m de altitud, cercano a la zona donde se capturaron los ejemplares de *I. cyreni* para el experimento de discriminación olfativa del Capítulo 5.

Víbora cantábrica, *Vipera seoanei* Lataste, 1879

Esta especie de víbora (figura 2.17) es prácticamente endémica de la Península Ibérica, salvo por alguna excepción en el Pirineo occidental en Francia (Saint-Girons y Duguy, 1976; Pottier et al., 2001). Su distribución abarca toda la cornisa cantábrica, por lo que en España está presente en casi todo el extremo noroccidental. Esta distribución incluye las costas cantábricas y áreas de montaña de clima atlántico del norte y suroeste de León (Braña y Bea, 1997; observaciones personales), incluyendo el norte de Palencia, Burgos, Álava y Navarra, así como también el extremo noroccidental de Zamora, es decir, la vertiente sur de la Sierra de la Cabrera, donde habita *I. galani* (Braña y Bea, 1997; Braña, 2002; Arribas et al., 2006). Se ha encontrado desde el nivel del mar hasta los 1.900 m de altitud en la Cordillera Cantábrica (Braña, 1998a).

Esta serpiente es una víbora de tamaño medio respecto a las víboras europeas, alcanzando una media de 750 mm de longitud total (Braña, 1998a; Fig. 2.17). De las tres víboras de la Península Ibérica, es la que ocupa hábitats generalmente más húmedos (Braña, 1998a). Como el resto de especies peninsulares del género *Vipera*, la víbora

cantábrica es un depredador diurno. Prefiere el amanecer y el atardecer para alimentarse, cuando las temperaturas son más bajas, e incluso puede estar activo durante las noches calurosas de verano (Saint-Girons, 1975; Braña, 1998a). Su actividad está restringida al período comprendido entre los meses de marzo y octubre (Galán, 1998) en la cornisa cantábrica, por lo que en las cotas a mayor altitud y en el interior peninsular, dicha actividad será presumiblemente menor.



Fig. 2.17. Ejemplar de *Vipera seoanei* en el Lago de La Baña

Es un depredador generalista que caza al acecho, como el resto de las víboras europeas (Bea et al., 1992). Su estrategia de caza se basa en morder a sus presas e inocular veneno con los colmillos para posteriormente buscarlas y engullirlas (Naulleau, 1964; Braña, 1998a). Se han encontrado diferencias en la composición del veneno de *V. seoanei*, siendo el de las poblaciones más orientales menos potente que el de las occidentales, como es el caso de la zona del presente estudio (Saint-Girons et al., 1986; Detrait et al., 1990).

Su alimentación se basa en pequeños vertebrados, entre los que destacan los micromamíferos con un porcentaje que supera el 70% de su dieta. En lo que respecta al consumo de reptiles, es del 13,56% en la zona de la Cordillera Cantábrica (Braña et al., 1988), con un porcentaje inferior al 7% en las zonas de menor altitud en Galicia (Galán, 1998). Por lo tanto, en la zona de muestreo (Lago de La Baña, en el suroeste de León), donde se capturó el ejemplar de *V. seoanei*, el porcentaje de reptiles respecto al total de las presas consumidas sería relativamente elevado.

La zona de estudio del Capítulo 3 ofrece unas condiciones óptimas para esta especie, con abundancia de recursos tróficos y hábitats potencialmente favorables. Dado que en esta zona del Lago de La Baña no se ha observado una abundancia especialmente alta de roedores, es probable que los reptiles formen una parte importante de la dieta de *V. seoanei*.

El ejemplar de *V. seoanei* que se utilizó para el experimento de discriminación olfativa fue capturado a mano en la mismas fechas (finales de mayo de 2012) y en la misma zona de muestreo donde se capturaron los ejemplares de *I. galani*.

Víbora áspid, *Vipera aspis* (Linnaeus, 1758)

Esta serpiente habita en la zona noroccidental de la Península Ibérica, incluyendo Pirineos, toda la zona pre-pirenaica y el curso alto del Duero. Se encuentra desde el nivel del mar hasta 2.900 m en los Pirineos (Duguy, 1972). En España se han considerado tradicionalmente dos subespecies (Gosá, 2002; Mallow et al., 2003). La primera es *V. aspis aspis* (Linnaeus, 1758), de distribución más occidental y prepirenaica, la otra es *V. aspis zinnikeri* (Kramer, 1958), que ocupa los Pirineos centrales y orientales que es la que corresponde al presente estudio (Fig. 2.18). Sin embargo, los últimos estudios proponen que se engloben todas las *V. aspis* peninsulares

dentro de esta última subespecie (Zuffi, 2002; Garrigues et al., 2005; Ursenbacher et al., 2006).

Es un depredador diurno que caza al acecho (Bea et al., 1992). Su alimentación se basa en micromamíferos hasta en un 90%, aunque también incluye reptiles y aves (Saint-Girons, 1971; Bea et al, 1992). La tasa de consumo de reptiles en los individuos adultos no supera el 10% (Saint-Girons, 1971; Monney, 1990; Luiselli y Agrimi, 1991), aunque en los individuos juveniles de determinadas poblaciones el porcentaje puede superar el 80% (Luiselli y Agrimi, 1991). La toxicidad de su veneno varía mucho entre las diferentes poblaciones, siendo las más occidentales (Navarra y País Vasco) las de mayor toxicidad, de forma contraria a la toxicidad de *V. seoanei* (Saint-Girons y Detrait, 1992).



Fig. 2.18. Víbora áspid utilizada en los experimentos con *I. aurelioi*

La víbora áspid fue utilizada como depredador para el experimento de discriminación olfativa de *I. aurelioi* del Capítulo 4. Se capturó a mano un ejemplar adulto de *V. aspis* en los alrededores de Coma Pedrosa (Andorra) en los Pirineos centrales, a una altitud de 2.500 m. La zona era pedregosa y prácticamente carente de vegetación, característico de las zonas del piso alpino. No se observaron micromamíferos durante el transcurso de los diez días de trabajo de campo, aunque sí están descritos a menores altitudes, como es el caso del topillo nival, *Chionomys nivalis* (Arribas, 1997; Arribas, 2004). Sin embargo sí que hay una abundancia relativamente elevada de *I. aurelioi*, por lo que es posible que ésta sea un recurso trófico importante para esta víbora.

Víbora hocicuda, *Vipera latastei* Boscá, 1878

Esta especie de víbora se distribuye por prácticamente la totalidad de la Península Ibérica, salvo la cornisa cantábrica, el norte de África y Baleares (Bea y Braña, 1998; Schleich et al., 1996). Sin embargo, existía una población en las Islas Columbretes, extinguida a finales del siglo XIX (Bernis, 1968). Sus poblaciones están bastante fragmentadas en todo el área de distribución, siendo más abundante en las zonas montañosas (Pleguezuelos y Santos, 2002). En la Península Ibérica se puede encontrar desde los arenales costeros (Valverde, 1967), hasta los 2.300 m en el Sistema Central (García-Paris et al., 1989), o incluso superar los 2.700 m en Sierra Nevada. De las especies de víboras peninsulares es la que habita en zonas preferentemente más cálidas y secas.

Es un depredador generalmente diurno (Bea et al., 1992), aunque en los meses más calurosos del verano puede cazar ocasionalmente de noche (Brito, 2003). Como el resto de las víboras, es un depredador que caza al acecho y mata a sus presas por

inoculación de veneno (Bea et al., 1992). Ocasionalmente, puede usar la cola como señuelo moviéndola lentamente (Parellada y Santos, 2002). De las tres víboras ibéricas, la víbora hocicuda es la que mayor porcentaje de reptiles consume, pudiendo suponer hasta un tercio de su dieta. El resto se compone de micromamíferos, aves y artrópodos (Santos et al., 2007).



Fig. 2.19. Víbora hocicuda empleada en el experimento del capítulo 5

La víbora hocicuda es uno de los depredadores usados para el experimento de discriminación olfativa de *Iberolacerta cyreni* del Capítulo 5 (Fig. 2.19). Se capturó a mano un ejemplar adulto en la Peña de Francia (Salamanca) a 1.600 m de altitud.

Culebra viperina, *Natrix maura* (Linnaeus, 1758)

Esta serpiente (figura 2.20) se distribuye por el suroeste de Europa y por el Noroeste de África (Schätti, 1982). Está presente en la práctica totalidad de la Península Ibérica, así como en Mallorca y Menorca (Braña, 1988). Es una culebra asociada a los cursos de agua, tanto en torrentes rápidos como en cursos lentos y charcas. Su dieta, especializada en animales acuáticos, consiste principalmente en anfibios y peces, que suponen alrededor del 60% de las presas en las poblaciones del norte peninsular, aunque también se alimenta de invertebrados acuáticos (Galán, 1988). La culebra viperina no es depredador de reptiles; sólo hay una excepción, citada en el sur de la Península donde se encontró un ejemplar del género *Tarentola* en un estómago de *N. maura* (Pleguezuelos y Moreno, 1989). Se han descrito principalmente dos estrategias de depredación. La primera de ellas es la captura al acecho, observada sobre todo en culebras adultas y que consiste en esperar al acecho para lanzar la parte anterior del cuerpo al paso de una presa potencial. Por norma general, estas culebras localizan a su presa visualmente y suelen usar esta estrategia en aguas calmadas (Patterson y Davies, 1982). La otra estrategia es la búsqueda activa, que consiste en la exploración mediante estímulos químicos de las presas. Esta búsqueda activa se realiza generalmente con lentos movimientos y en aguas poco profundas (Hailey y Davies, 1986). Además, se han descrito otros comportamientos, como usar la lengua como señuelo para la captura de peces (Naulleau, 1964). Esta variedad de estrategias de caza se debe a la gran diversidad de presas consumidas y depende también del tipo de zona acuática donde se encuentre, ya sean ríos, charcas, torrentes o lagos.

La culebra viperina ha sido usada en muchos experimentos de discriminación olfativa de lacértidos. Al tratarse de una especie de ofidio generalmente inofensivo para

los lacértidos estudiados, constituye un excelente control de olor pungente, claramente detectable, pero sin significación como olor de especie depredadora.



Fig. 2.20. Ejemplar de culebra viperina, *Natrix maura*, en el Lago de La Baña

N. maura está presente en todas las zonas donde hemos realizado experimentos de discriminación olfativa, por lo que se ha usado en varios experimentos como control de olor pungente. Si bien es escasa a altitudes superiores a los 1.200 m, donde viven los lacértidos peninsulares de este estudio, existen datos de ejemplares capturados a más de 2.000 m (Braña, 1998b; Pleguezuelos y Feriche, 2003).

Se capturaron cuatro ejemplares adultos en las siguientes zonas:

- Lago de La Baña (León), en mayo de 2012 para el experimento de *I. galani* (Capítulo 3).

- El Maíllo (Salamanca), en agosto de 2012 para el experimento de *I. cyreni* (Capítulo 5).
- Barranco de Algendar (Menorca), en mayo de 2013 para los experimentos con las tres subespecies de *P. lilfordi* y el de *P. siculus* (Capítulo 6).
- Cala Galdana (Menorca), en julio de 2013 para el experimento de *S. perspicillata* (Capítulo 6).

Culebra de herradura, *Hemorrhois hippocrepis* (Linnaeus, 1758)

Especie presente en los dos tercios meridionales de la Península Ibérica, falta también en buena parte de la zona oriental de la submeseta sur (Pleguezuelos y Feriche, 1997). La especie (figura 2.21) se consideraba hasta hace poco como perteneciente al género *Coluber*, pero ha sido separada en un género diferente. Apparentemente, sólo existe un estudio molecular reciente que apoye esta separación genérica, pero las evidencias parecen claras (Montori et al., 2005). La culebra de herradura se habría separado de su grupo hermano, *Hemorrhois algirus* hace unos 4 a 7 millones de años (Carranza et al., 2006). Existe una muy baja diferenciación de las culebras de herradura a ambos lados del Estrecho de Gibraltar, por lo que se supone que la colonización de la Península a partir del Norte de África ha tenido que ser muy reciente.



Fig. 2.21. La culebra de herradura, *Hemorrhois hippocrepis*

Ha sido recientemente introducida en las islas de Ibiza y Formentera y también se tienen citas de la especie en Mallorca. Por esta razón, puede considerarse como un depredador potencial de la lagartija de las Pitiusas. Se capturó un ejemplar en junio de 2014 en Santa Eulalia (Ibiza) para los experimentos con *P. pityusensis*.

Culebra de escalera, *Rhinechis scalaris* (Schinz, 1822)

Presente en casi toda la Península Ibérica donde es, probablemente, el ofidio más abundante. Tan sólo parece faltar en gran parte de la franja ibérica eurosiberiana (Pleguezuelos y Honrubia, 1997). Aparentemente, se trata del representante más antiguo del género *Rhinechis* en Europa, al menos a juzgar por los resultados del análisis molecular de las distintas poblaciones que han llevado a cabo Lenk *et al.* (2001). Para estos autores, *R. scalaris* (figura 2.22) representa un linaje solitario dentro del *stock*

europeo del género. Este resultado es congruente con la particular foliosis de la región del hocico propia de la especie y reafirma la hipótesis previamente lanzada por Minton (1976) de que *R. scalaris* representa un linaje basal del género. Estas evidencias son las que apoyan la separación genérica de las culebras de escalera. De hecho, parece claro hoy día que el género *Elaphe* estaría restringido al Nuevo Mundo y, por lo tanto, no se hallarían representantes del mismo en Eurasia.

Se capturó un ejemplar en junio de 2014 en Santa Eulalia (Ibiza) para los experimentos llevados a cabo con *P. pityusensis*. En Barranco de Algendar (Cala Galdana, Menorca) se capturaron dos ejemplares en mayo y julio de 2013 para los experimentos con las tres especies de Menorca: *P. lilfordi*, *P. siculus* y *S. perspicillata*.



Fig. 2.22. La culebra de escalera, *Rhinechis scalaris*

Culebra de cogulla, *Macroprotodon mauritanicus* (Guichenot, 1850)

El género *Macroprotodon* está presente en los dos tercios meridionales de la Península, donde las citas son, en todo caso, bastante dispersas. La introducción de la especie en Baleares debe datar de época histórica, quizás hace unos 2000 años por parte de los romanos y a partir, no de la Península Ibérica (Pleguezuelos, 1998), sino de las costas norteafricanas. Esto parece apoyado por la similitud de características morfológicas entre las culebras de cogulla del Norte de África y Baleares. Este hecho constituye la base para establecer que las poblaciones ibéricas pertenecen a la subespecie *Macroprotodon brevis*, mientras que las de Mallorca y Menorca se han asignado a *M. mauritanicus* (figura 2.23). Los estudios recientes de Wade (2001) y los de carácter molecular apoyan que en la Península Ibérica la especie presente debería denominarse *M. brevis*. Después, la población presente en Menorca debería denominarse como *M. mauritanicus*. Esta especie se ha empleado como depredador potencial en la isla de Menorca de la lagartija italiana y de la lagartija de Marruecos, ya que se trata de una especie al menos parcialmente sauriófaga. Se capturaron tres ejemplares para los experimentos en el Camí de Cavalls (s'Algar, Menorca) entre mayo y julio de 2013.



Fig. 2.23. La culebra de cogulla, *Macroprotodon mauritanicus*

2.4. PROTOCOLO EXPERIMENTAL

Captura y mantenimiento

La totalidad de las lagartijas fueron capturadas a lazo, es decir, mediante una varilla semirrígida con un nudo corredizo en un extremo, mientras que las serpientes fueron capturadas todas a mano. Inmediatamente después de la captura, tanto las lagartijas como las serpientes, fueron introducidas dentro de bolsas de tela individuales para después depositarlas en una zona sombreada. Se transportaron en diferentes vehículos para impedir que los olores de las serpientes pudieran influir en las lagartijas. Una vez en el laboratorio, las lagartijas se mantuvieron en terrarios individuales (40 x 25 x 30 cm) y en una habitación separada de las habitaciones de las serpientes. En el caso de que en el experimento hubiera más de una serpiente, éstas estaban en habitaciones separadas y en terrarios individuales (60 x 40 x 50 cm). Tanto las lagartijas

como las serpientes estuvieron suficientemente alimentadas y dispusieron de agua *ad libitum* durante el periodo de cautividad.

Los terrarios donde estaban alojadas las lagartijas estaban forrados con papel por la parte exterior a fin de que no hubiera ninguna interacción visual entre ellas. El suelo de estos terrarios estaba cubierto por césped artificial donde el animal podía refugiarse. Una vez terminados los experimentos, los ejemplares se midieron con una regla metálica para obtener la medida cabeza-cloaca (LCC) y la longitud de la cola. Además, con un calibre digital se tomaron otras medidas, tales como longitud del píleo o la longitud de miembros posteriores, para otros estudios. También fueron pesados con un dinamómetro (Pesola®) de 30 g con una precisión de ± 0.1 g en el caso de las lagartijas, usando otras de mayor amplitud (hasta de 500 g) para las serpientes. Tras la realización de cada uno de los experimentos, todos los animales fueron devueltos a las mismas zonas de captura.

Terrarios experimentales

En cada experimento con las distintas especies de lagartijas, cada tratamiento (incluido un control sin olor) se realizaba en un terrario experimental diferente. Disponíamos de un terrario experimental para cada tratamiento y experimento. Estos terrarios experimentales eran todos de iguales dimensiones (60 cm de longitud x 40 cm de anchura x 50 cm de altura), con papel absorbente fijado en su base. Respecto a este detalle, podemos considerar tres tipos de terrarios experimentales, según cómo fueron preparados: (1) terrario experimental para control sin olor, (2) terrario experimental para control pungente (en el experimento que corresponda), y (3) terrario experimental para olor de serpiente (la que sea en cada caso). Así, en primer lugar, el terrario experimental

del control llevaba el papel absorbente fijado al fondo, para que sólo se diferenciara del resto en el olor, y era un terrario limpio de olores. En segundo lugar, el terrario para olor pungente (cuando el experimento tiene ese tratamiento) llevaba el papel absorbente impregnado con un líquido de olor pungente, que normalmente era colonia (Cooper y Burghardt, 1990; Cooper et al., 2003), y que no tiene ningún significado biológico para las lagartijas. Por último, los terrarios para los tratamientos de olor de serpientes albergaban a la serpiente que correspondiera desde 24 horas antes de comenzar las pruebas con las lagartijas, para que el papel absorbente se impregnara del olor de dicha serpiente. Cuando se realizaba una prueba con una lagartija, se sacaba a la serpiente de su terrario experimental, y se volvía a introducir después de la prueba, para que continuase cediendo su olor al papel absorbente. Los terrarios experimentales no contenían ningún otro objeto en su interior, para que las lagartijas no tuvieran ningún tipo de estímulo diferente al de la prueba del tratamiento que correspondía. En definitiva, lo único que podría influirlas en su comportamiento sería el olor de la serpiente, la presencia de un olor pungente como una colonia, o la falta de olor. Los terrarios estaban marcados con líneas en el exterior, dividiendo éste en seis partes o sectores, para poder visualizar los cambios de sector realizados por las lagartijas. Al inicio de cada prueba, se retiraba a la serpiente del terrario experimental y se introducía en su terrario de mantenimiento.

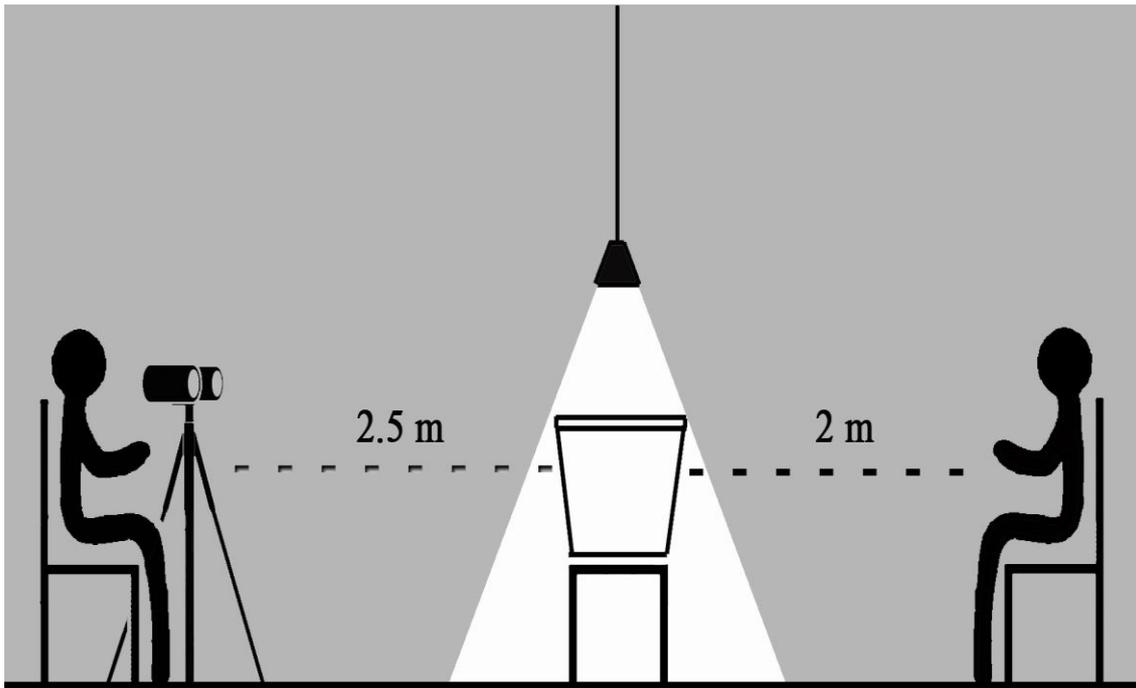


Fig. 2.24. Esquema de la posición de los dos observadores y el terrario experimental durante los experimentos

Metodología experimental

La habitación donde se realizaron los experimentos se mantenía siempre a temperatura constante, siempre cercana al rango de temperaturas preferidas de cada especie. Esta habitación experimental siempre estaba a oscuras, con el fin de impedir cualquier estímulo visual que pudiera alterar el comportamiento de la lagartija dentro del terrario. El terrario experimental estaba situado en el centro de la habitación, iluminado por una bombilla de 75w con la luz focalizada sobre el terrario y suspendida unos 60 cm por encima del mismo, para dar una distribución de claridad homogénea. Los registros del experimento los realizaban siempre dos observadores situados uno a cada lado del terrario y separados de éste a unos dos metros de distancia (Fig. 2.24). Uno de los observadores cuantificaba los movimientos realizados por la lagartija, así como los cambios de cuadrante. El otro, provisto de unos prismáticos, contabilizaba las

otras variables conductuales del animal. Ambos observadores usaron grabadoras digitales. El procedimiento empezaba introduciendo la lagartija en el centro del terrario experimental, cerrando éste para que la concentración de los olores no disminuyese. En todos los casos se empezaban los registros cinco segundos después de haber dejado al animal en el terrario. Los registros tenían una duración de 15 minutos, con la excepción de los experimentos realizados con *P. pityusensis* en Ibiza, para los cuales la duración fue de 10 minutos. Una vez terminada una prueba, se sacaba al individuo y se depositaba en su terrario individual con comida y agua, en la habitación de alojamiento de las lagartijas. En todos los casos, se realizaron las pruebas considerando todas las permutaciones entre tratamientos y lagartijas, en un diseño de medidas repetidas con tratamientos en orden pseudoaleatorio. Este orden evita la posible interacción debida al orden en que se realizasen las pruebas. El protocolo experimental fue similar, con algunas modificaciones, a otros empleados en experimentos con lacértidos (Thoen et al., 1986; Van Damme et al., 1995; Van Damme y Quick, 2001) y con gekónidos (Dial y Schwenk, 1996; Downes y Shine, 1998; Webb et al., 2009).

Comportamientos y variables registrados en los experimentos

En los registros comenzamos a contabilizar los comportamientos y movimientos de cada lagartija cinco segundos después de depositar al ejemplar en el centro del terrario experimental.

En nuestro caso, hemos tratado de definir variables o factores que pudieran estar, de acuerdo con la historia natural bien conocida de los lacértidos, directamente relacionados con el comportamiento antidepredador. Así, un primer grupo de variables estaría relacionado con el movimiento, partiendo de la base de que el reconocimiento de

la proximidad de un depredador elicitaría una respuesta de inmovilidad (ver más arriba) en la primera fase de detección de la presa. Las variables registradas en este grupo serían: **Latencia mov:** o latencia en segundos hasta que se produce el primer movimiento normal de la lagartija en el terrario. Se predice que ante el olor de un depredador, la lagartija tardará más tiempo en comenzar a moverse. **Mov:** número de movimientos en los que la lagartija se mueve a velocidad normal, como se mueve en su hábitat natural y **Tmov:** tiempo total, en segundos, en que la lagartija se mueve en movimientos normales. **Tparada:** tiempo total durante el cual la lagartija permanece inmóvil, sin realizar ningún comportamiento ni movimiento antes descrito. Del mismo modo, se predice que una lagartija se moverá menos tiempo durante los registros focales ante la presencia olfativa de un depredador. Es obvio que Mov, Tmov y Tparada son, en cierto modo, variables redundantes. **Q:** Número de veces que la lagartija cambia de sector dentro del terrario. Se trata de otro modo de cuantificar la tasa de movimiento de la presa por unidad de tiempo y, lógicamente, se predice que será menor ante la presencia del olor del depredador. **Slow:** número de veces en que la lagartija se mueve muy despacio y en posiciones tensas, en ocasiones como si la estuviéramos observando bajo una luz estroboscópica (Thoen et al., 1986, Webb et al., 2009). **Tslow:** tiempo total durante el cual la lagartija se mueve con movimientos lentos, como los descritos en la variable “Slow”. Cuando realizan estos movimientos siempre van muy pegadas al suelo, tanto el cuerpo como la cabeza. Este tipo de locomoción dificultaría la identificación por parte del depredador y, por lo tanto, su aparición se predice que será máxima cuando el olor de éste esté presente. **Latencia TF:** tiempo, en segundos, transcurrido hasta que se observa la primera protrusión lingual (TF) y **TF (Tongue-Flick):** número de veces que la lagartija saca la lengua y vuelve a meterla en la boca. Utilizaremos, en todo el trabajo, la variable TF (del término inglés *Tongue-Flick*) como protrusión lingual.

Estas dos variables están relacionadas directamente con el uso del denominado órgano vomeronasal en los reptiles, que permite la identificación de conoespecíficos, presas y depredadores. En base a la literatura sobre el tema y estudios previos de otros autores (ver, por ejemplo Thoen et al., 1986), se predice que la latencia al primer TF será menor y que el número de TFs será mayor en presencia de olor del depredador. Sin embargo, más adelante veremos que la interpretación de esta variable es objeto de controversia.

Morro: número de veces que la lagartija toca la pared del terrario experimental con el morro, **Arrastra:** número de veces que la lagartija arrastra y restriega el hocico lateralmente contra la pared del terrario. **Araña:** número de veces que la lagartija se levanta sobre sus patas traseras y araña con las patas delanteras la pared del terrario. Estas tres variables parecen claramente asociadas con los intentos de huida del terrario experimental por parte de la lagartija y por lo tanto, se predice que tales conductas será más frecuentes ante el olor del depredador. **Cabeza:** número de veces que la lagartija levanta la cabeza, estirando sus patas delanteras y alzando la cabeza. Esta pauta es una señal de alerta en lacértidos y también se supone que será más frecuente ante el olor de un depredador. **Cola:** número de veces que la lagartija mueve la cola en un movimiento ondulatorio horizontal. **Hs:** (de *Hand Shake*) número de veces que la lagartija mueve las extremidades anteriores en movimientos rápidos hacia arriba y hacia abajo. **Tem:** número de veces que la lagartija sube y baja la cabeza con movimientos lentos y, en ocasiones, temblorosos o ligeramente espasmódicos. Estas tres pautas han sido descritas como comportamientos antidepredadores típicos, como es el caso de la ondulación de la cola (ver más arriba). Hs derivaría de señales de sumisión comunes a todos los lacértidos.

En resumen, hemos tratado de cuantificar cuatro grupos de variables o conductas: las de **locomoción**, que se predicen atenuadas en presencia del depredador,

las de **huida**, que se suponen, una vez identificado el depredador, incrementadas, las conductas con valor de **señal**, aparentemente antidepredadoras, como Hs o la ondulación de la cola y, finalmente, las **protrusiones linguales (TF)**, que se predice que se incrementarían para permitir una correcta identificación vomerolfativa del depredador.

Capítulo 3

Discriminación química de serpientes por *Iberolacerta galani* en los Montes de León

3.1. INTRODUCCIÓN

En este capítulo se estudia la discriminación olfativa de depredadores por parte de la lagartija leonesa, *Iberolacerta galani*, que habita en el noroeste de la Península Ibérica (ver más detalles en el Capítulo 2). La población estudiada convive con tres especies de serpientes, siendo dos de ellas potenciales depredadores: la culebra lisa europea, *Coronella austriaca*, la víbora cantábrica, *Vipera seoanei*, y una culebra acuática, la culebra viperina, *Natrix maura*. Nuestro objetivo es analizar si *I. galani* es capaz de reconocer, por medio de señales químicas, a estas serpientes simpátridas, así como estudiar las respuestas que desencadenan tales estímulos químicos en el comportamiento de las lagartijas. En definitiva, tratamos de averiguar si la lagartija leonesa reconoce a estas especies como potenciales depredadores. Una de ellas, la culebra viperina, muy raramente consume saurios, de modo que su inclusión en el estudio permite el empleo de una serpiente que, *a priori*, no es un depredador. Las dos serpientes potencialmente depredadoras se diferencian en tres características: 1) usan diferentes estrategias de caza: *C. austriaca* utiliza estrategias mixtas, tanto la caza activa como la caza al acecho, mientras que *V. seoanei* es una especie que caza al acecho, 2) *V. seoanei* es un depredador generalista que se alimenta de muchos grupos de animales mientras que *C. austriaca* es una serpiente principalmente sauriófaga, y 3) las dos serpientes emplean diferentes mecanismos para matar a sus presas, ya que *C. austriaca* es una serpiente constrictora que no inyecta veneno, mientras que *V. seoanei* posee un potente veneno con el que mata a sus presas (Goddard, 1984; Braña et al., 1988; Braña, 1998a; Galán, 1998).

Nuestra hipótesis de partida es que *I. galani* es capaz de reconocer a las serpientes depredadoras que viven en su hábitat, y que reacciona con una respuesta

antidepredadora semejante a la encontrada en otros lacértidos (Thoen et al., 1986; Van Damme et al., 1995; Van Damme y Quick, 2001). De este modo, el comportamiento antidepredador de *I. galani* podría incluir, entre otras conductas, una disminución de la actividad exploratoria normal, acompañada por movimientos lentos, tensos y forzados, así como conductas disuasorias como son los ondulamientos de la cola, y un elevado número de protusiones linguales (Thoen et al., 1986).

3.2. MATERIAL Y MÉTODOS

Para el experimento de discriminación olfativa se capturaron 24 ejemplares, 12 machos y 12 hembras, adultos ($\bar{X} \pm SE$, LCC = 65.08 ± 1.69 mm) de *I. galani* en el mes de mayo de 2012 en los alrededores del Lago de La Baña (León). Se capturaron, en la misma área de estudio, los individuos de las tres especies de serpientes presentes en la zona, todos adultos: *C. austriaca* (LCC = 500 mm), *V. seoanei* (LCC = 540 mm), y *N. maura* (LCC = 540 mm).

El experimento se realizó durante la primera semana de junio de 2012. El protocolo experimental fue similar, con algunas modificaciones, a otros empleados en experimentos con salamanguetas (Dial y Schwenk, 1996; Downes y Shine, 1998; Webb et al., 2009) y otros lacértidos (Thoen et al., 1986; Van Damme et al., 1995; Van Damme y Quick, 2001). Se utilizaron cuatro terrarios: uno sin olor, empleado como control, y otros tres terrarios para el resto de tratamientos: uno con el olor de *N. maura*, otro con el de *C. austriaca* y otro con el olor de *V. seoanei*. Cada lagartija fue sometida una vez a cada tratamiento, siguiendo un orden aleatorio de permutaciones ($4! = 24$ permutaciones), por lo que el número total de pruebas realizadas fue de 96 (24 lagartijas x 4 tratamientos). Cada ejemplar fue sometido a una prueba al día, durante su horario

habitual de actividad en el Lago de La Baña, de 0900 a 1700 GMT. La habitación tenía una temperatura constante de alrededor de 30°C, dentro del rango de temperaturas preferido por *I. galani* (en preparación). Para más detalles sobre el mantenimiento y el protocolo, ver Capítulo 2.

Variables y comportamientos observados

Las variables y los comportamientos se empezaron a contabilizar cinco segundos después de depositar la lagartija en el terrario experimental. La duración de cada registro fue de 15 minutos, durante los cuales se contabilizaron catorce variables para *I. galani*: Mov, Q, Slow, TF, Morro, Arrastra, Araña, Cabeza, Cola, Hs, Tem, Tmov, Tslow, y Tparada. Ver el Capítulo 2 para más detalles sobre el protocolo experimental y la definición de las variables.

Análisis de los datos

Todos los análisis estadísticos se han realizado en el entorno R (versión 2.12.1, R Development Core Team, 2013). Ni los datos originales ni sus transformaciones logarítmicas cumplían las condiciones requeridas para los análisis paramétricos en ninguno de los tratamientos, por lo que los datos se han analizado con pruebas no paramétricas. Se ha utilizado la prueba de Friedman de medidas repetidas para evaluar las diferencias entre los cuatro tratamientos. Después, para localizar esas diferencias, se han realizado las comparaciones pareadas *a posteriori* de la prueba de Friedman (Giraudoux, 2012). También se llevó a cabo un Análisis de Componentes Principales (ACP) de las 14 variables, usando para ello la función `prcomp` (Crawley, 2007), con el fin de explorar los patrones de comportamiento y visualizar las diferencias entre ellos. Dado que los valores de los individuos para los ejes del ACP cumplen los

requisitos de la estadística paramétrica, finalmente se realizó un ANOVA de medidas repetidas de los valores de los ejes del ACP para evaluar las diferencias en las respuestas de comportamiento de los individuos del experimento.

3.3. RESULTADOS

Durante las pruebas se observaron dos patrones de comportamiento bien diferenciados, uno que podríamos considerar como un comportamiento normal y otro como comportamiento antidepredador. El comportamiento normal, observado mediante las pruebas de Control y *Natrix*, consiste en realizar los movimientos a una velocidad normal, combinados con movimientos exploratorios tales como levantar la cabeza, frotar el hocico contra la pared del terrario, levantarse sobre las patas traseras contra la pared y arañarla con las patas delanteras, y otros comportamientos que podemos atribuir a una conducta típica de una lagartija que intenta escapar del terrario. Toda esta serie de comportamientos estaban prácticamente ausentes en las pruebas con los olores de las serpientes depredadoras, durante las cuales se observaba a las lagartijas desplazarse muy lentamente y realizar movimientos forzados que podemos atribuir a una conducta asustadiza ya que, por ejemplo, les temblaba la cabeza, ondulaban la cola o levantaban las patas delanteras con movimientos espasmódicos. Estos comportamientos han sido descritos en estudios previos como conductas típicas del comportamiento antidepredador de escamosos (Thoen et al., 1986; Van Damme y Quick, 2001; Webb et al., 2009). Se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos en 12 de las 14 variables: Mov, Q, Slow, Morro, Arrastra, Araña, Temb, Hs, Cabeza, Cola, Tmov y Tslow ($P < 0.001$ en todos los casos, Tabla 3.1). No se encontraron diferencias significativas en dos casos: TF ($\chi^2 = 5.18$, $P = 0.159$, ver Tabla 1) y Tparada ($\chi^2 = 7.00$, $P = 0.072$, ver Tabla 1).

Tabla 3.1. Valores descriptivos (media \pm SE) de cada variable y resultados de la prueba de Friedman (valores de χ^2 y p-valores; n=24, gl=3) para los cuatro tratamientos experimentales (Control, *Natrix*, *Coronella* y *Vipera*)

Variables	Media \pm SE (n=24)				χ^2	p-valor ¹
	Control	<i>Natrix</i>	<i>Coronella</i>	<i>Vipera</i>		
Mov	74.5 \pm 9.72	75.29 \pm 7.76	1.91 \pm 0.63	0.12 \pm 0.12	62.16	<0.0001
Q	20.88 \pm 2.73	21.92 \pm 2.57	5.79 \pm 1.59	3.46 \pm 0.61	48.71	<0.0001
Slow	0	0	12.42 \pm 2.18	14.79 \pm 2.23	64.82	<0.0001
TF	194.6 \pm 18.93	212.10 \pm 13.34	155.4 \pm 21.61	189.20 \pm 24.7	5.18	0.159
Morro	29.83 \pm 4.69	27.88 \pm 3.28	4.12 \pm 1.22	3.25 \pm 0.84	53.08	<0.0001
Arrastra	70.08 \pm 10.43	68.04 \pm 8.92	4.58 \pm 1.51	2.87 \pm 1.17	61.06	<0.0001
Araña	5.12 \pm 1.5	6.71 \pm 1.28	0.67 \pm 0.32	0.25 \pm 0.18	39.71	<0.0001
Tem	0.17 \pm 0.13	0.12 \pm 0.69	6.54 \pm 1.42	8.87 \pm 1.82	46.94	<0.0001
Hs	2.46 \pm 1.42	2.15 \pm 0.77	9.67 \pm 2.45	14.96 \pm 4.76	17.98	0.0004
Cabeza	5.79 \pm 1.03	5.83 \pm 1.09	1.46 \pm 0.51	0.96 \pm 0.39	32.67	<0.0001
Cola	0	0.04 \pm 0.04	7.41 \pm 3.15	14.71 \pm 4.07	41.89	<0.0001
Tmov	231.50 \pm 32.43	227.7 \pm 22.65	5.12 \pm 1.76	0.12 \pm 0.12	62.71	<0.0001
Tslow	0	0	161.4 \pm 31.45	221.7 \pm 31.95	65.39	<0.0001
Tparada	662.2 \pm 32.64	668.2 \pm 23.32	738.9 \pm 31.54	678.6 \pm 31.94	7	0.072

En las comparaciones *a posteriori* de Friedman no se encontraron diferencias significativas en ninguna de las 12 variables entre Control y *Natrix*, ni tampoco entre *Coronella* y *Vipera* (ver Tabla 3.2). Sin embargo, hay diferencias significativas entre Control y *Coronella* y entre *Natrix* y *Coronella* en 11 variables (todas excepto Cola). En el caso de Control y *Vipera* y entre *Natrix* y *Vipera*, también son 11 las variables donde hay diferencias significativas (todas excepto Hs, ver Tabla 3.2).

Tabla 3.2. Comparaciones pareadas de la prueba *a posteriori* de Friedman para las 12 variables donde se han encontrado diferencias significativas

Variable	$(\alpha)^1$	Comparaciones pareadas ²					
		CON-NAT	CON-COR	CON-VIP	NAT-VIP	NAT-COR	COR-VIP
(1) Mov	0.01	4	45	55	51	41	10
(2) Q	0.01	2	37.5	46.5	48.5	39.5	9
(3) Slow	0.01	0	46	50	50	46	4
(5) Morro	0.01	1	42.5	48.5	47.5	41.5	6
(6) Arrastra	0.01	2	43.5	50.5	52.5	45.5	7
(7) Araña	0.01	6	30	34	40	36	4
(8) Tem	0.01	1.5	38	40.5	39	36.5	2.5
(9) Hs	0.05	6	30.5	21.5	15.5	24.5	9
(10) Cabeza	0.01	2	30	36	38	32	6
(11) Cola	0.05	1	23.5	37.5	36.5	22.5	14
(12) Tmov	0.01	4	41	51	55	45	10
(13) Tslow	0.01	0	43	53	53	43	10

¹ Los valores críticos para las comparaciones a posteriori son 28.12 para $\alpha=0.01$ y 23.60 $\alpha=0.05$

² Valores de las comparaciones a posteriori de Friedman. Los tratamientos son: CON (Control), NAT (*Natrix*), COR (*Coronella*) y VIP (*Vipera*).

Para el ACP, el test de esfericidad de Bartlett es significativo ($\chi^2 = 1573.47$, $gl = 91$, $P < 0.0001$), lo que muestra que la correlación entre las variables es significativamente diferente de cero, indicando que los datos de las 14 variables serían adecuados para reducir la dimensionalidad. Por lo tanto, realizamos el ACP y retenemos dos dimensiones, que explican el 72.57% de la variabilidad de los datos originales. Así, la primera componente principal (CP1) explica el 46.76 % de la variabilidad y está positivamente relacionada con las variables Mov, Tmov, Morro, Arrastra, Q, Cabeza y Araña, mientras que está negativamente relacionada con Tslow, Slow, Tem, Cola, Hs y Tparada (Tabla 3.3). Es decir, este eje describe el comportamiento, discriminando el

comportamiento normal (valores positivos del eje) frente al comportamiento antidepredador (valores negativos del eje). La segunda componente principal (CP2) explica el 25.81% de la variabilidad de los datos y está positivamente relacionada con TF, Tslow, Slow, Hs, Cola, Tem y Q y negativamente relacionada con Tparada (Tabla 3.3).

Tabla 3.3. Correlación entre cada una de las 14 variables medidas para *I. galani* con los dos ejes (CP1 y CP2) del Análisis de Componentes Principales

Variables	CP1	CP2
Tmov	0.951	0.122
Mov	0.946	0.102
Morro	0.899	0.272
Arrastra	0.896	0.164
Q	0.856	0.283
Cabeza	0.645	0.190
Araña	0.621	0.098
Tem	-0.565	0.526
Tparada	-0.403	-0.847
TF	0.302	0.813
Tslow	-0.582	0.739
Slow	-0.575	0.648
Hs	-0.417	0.629
Cola	-0.430	0.589

Por lo tanto, este eje diferencia los individuos que permanecieron inmóviles durante mucho tiempo (valores negativos de la CP2) de los que muestran altos niveles de actividad (valores positivos de la CP2; Fig. 3.1). Por otra parte, existen diferencias significativas entre los valores de la CP1 de los tratamientos Control y *Natrix* por un lado y de los valores de la CP1 de *Coronella* y *Vipera* por otro (ANOVA de medidas repetidas, $F_{1, 47} = 224.76$, $P < 0.0001$). Estos resultados muestran claramente la diferencia existente entre el comportamiento normal (Control y *Natrix*) y el

comportamiento antidepredador (*Coronella* y *Vipera*) que se muestran en el siguiente gráfico en forma de “V”, donde se agrupan claramente ambos comportamientos (Fig. 3.1).

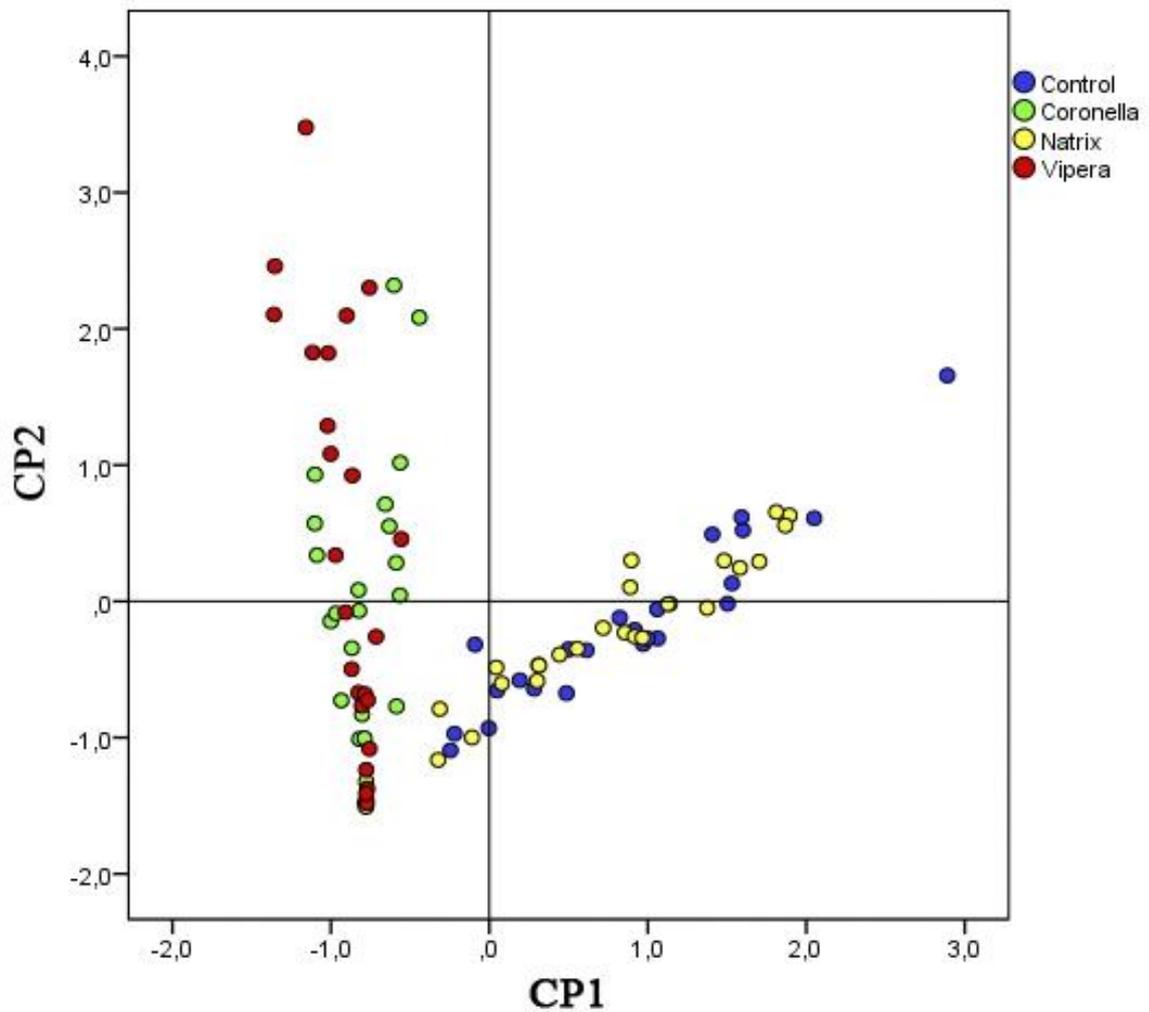


Fig. 3.1. Diagrama de dispersión de los valores del ACP agrupados por tratamiento. Se muestran los valores de cada tratamiento en las dos componentes principales (CP1 y CP2). La CP1 sitúa por un lado a las lagartijas que mostraron una conducta antidepredadora, y por otro lado a las que mostraron un comportamiento normal. La CP2 se correlaciona con la cantidad de movimiento que *I. galani* ha realizado durante las pruebas del experimento (ver Tabla 3 y más detalles en el texto)

3.4. DISCUSIÓN

Este estudio demuestra que *I. galani* es capaz de reconocer los estímulos químicos de las serpientes depredadoras *C. austriaca* y *V. seoanei*. Además, las lagartijas reaccionan de una manera muy clara a estos estímulos químicos, mostrando un comportamiento antidepredador bien diferenciado y muy marcado. Por otra parte, no existe ninguna diferencia entre el comportamiento realizado en el terrario control y el terrario con olor de *N. maura*, por lo que se puede afirmar que *I. galani*, como esperábamos, no reconoce a la culebra viperina como depredador. Esto concuerda con el estilo de vida acuático de *N. maura* y con todos los estudios realizados sobre su ecología trófica, ya que la culebra viperina no se alimenta habitualmente de lacértidos (Hailey y Davies, 1986; Galán, 1988; Santos y Llorente, 1998; Santos et al., 2006) y, salvo puntuales excepciones (Pleguezuelos y Moreno, 1989), tampoco de otros reptiles.

El comportamiento antidepredador observado en las pruebas con olores de *C. austriaca* y *V. seoanei* fue similar al encontrado en otros lacértidos (Thoen et al., 1986; Van Damme et al., 1995; Van Damme y Quick, 2001). Se encontraron diferencias significativas entre los dos tipos de comportamiento (Control y *Natrix* frente a *Coronella* y *Vipera*) para 12 de las 14 variables del estudio. Cuando se han combinado en el ACP los resultados de las 14 variables cuantificadas, hemos observado que el eje más importante de ese ACP separa de manera natural y significativa la respuesta normal de la respuesta antidepredadora. Esto demuestra que la diferencia entre ambos tipos de comportamiento, el normal y el antidepredador, es sustancial y se puede cuantificar mediante un conjunto de variables observables. Además, la combinación de las dos componentes principales obtenidas muestra que las diferencias entre el comportamiento normal y el antidepredador son más evidentes cuanto más se mueven los animales

durante el experimento. La reacción de *I. galani* ante los estímulos químicos de las dos serpientes depredadoras es muy intensa y el comportamiento antidepredador es similar para los dos casos. Esta respuesta tan intensa parece concordar con el hecho de que en el norte de la Península Ibérica ambas especies (*C. austriaca* y *V. seoanei*) consumen un alto porcentaje de reptiles en su dieta (Galán, 1998; Braña, 1998a). Sin embargo, el hecho de que la respuesta antidepredadora de la lagartija leonesa sea igual ante ambas serpientes no concuerda con nuestra hipótesis inicial, ya que en un principio habíamos supuesto que podría responder con patrones diferentes ante dos especies de serpientes depredadoras con estrategias de caza diferentes. Por ejemplo, Sherbrooke (2008) demostró que el lagarto *Phrynosoma cornutum* reacciona de manera distinta en un experimento de discriminación visual ante ataques de dos serpientes, *Crotalus atrox* and *Masticophis spp.*, donde ambas especies tienen diferentes estrategias de caza y mecanismos para matar a sus presas. Sin embargo, el comportamiento antidepredador de *I. galani* ha resultado ser prácticamente idéntico ante el olor de *C. austriaca* y ante el de *V. seoanei*, lo que probablemente refleje que ambos depredadores suponen un riesgo similar para la lagartija leonesa. No obstante, es posible que las lagartijas reaccionasen de forma diferente si las enfrentáramos a estímulos visuales de ambas serpientes depredadoras. Por otra parte, otros estudios en geckos han encontrado una respuesta antidepredadora similar de los individuos cuando les presentaron estímulos químicos de serpientes depredadoras con diferentes estrategias de caza (Webb et al., 2009).

El comportamiento antidepredador de *I. galani* incluye desplazamientos lentos, acompañado de movimientos pausados y forzados (como los representados por las variables Slow o Tem), Cola y movimientos repentinos de las extremidades delanteras (Hs). Los desplazamientos lentos y pausados podrían ser una adaptación para minimizar la probabilidad de ser detectada por un depredador potencial (Labra y Niemeyer, 2004).

De esta manera, evitando ser detectadas por un depredador, estas lagartijas podrían ahorrarse los costes energéticos que les supone salir huyendo (Lima y Dill, 1990; Martín et al., 2009). Este tipo de conductas antidepredadoras han sido también descritas para otras especies de lacértidos (Thoen et al., 1986; Van Damme y Quick, 2001). Los comportamientos representados por la variable Cola (ondular la cola) y la variable Hs (subir y bajar las patas delanteras) podrían no ser ventajosas para un animal que pretende evitar que una serpiente depredadora lo detecte visualmente. Sin embargo, la ondulación de la cola es un mecanismo conocido en muchos lacértidos y, evidentemente, relacionado con el mecanismo de defensa propio de estos animales, la capacidad de autotomía caudal (Arnold, 1984, 1988). La ventaja de este comportamiento sería evidente para la lagartija leonesa cuando se enfrenta a una serpiente con un potente veneno, como es *V. seoanei*, ya que un mordisco en la cabeza sería letal, por lo que ondulando la cola, podría desviar toda la atención hacia esa parte no vital del cuerpo que es la cola.

El número de cambios entre sectores realizados por las lagartijas nos da una indicación fiable de la extensión del recorrido realizado por el animal. Las lagartijas se mueven significativamente menos cuando detectan los olores de un depredador, probablemente porque, de esta manera, al moverse menos también reducirían la probabilidad de ser detectadas por un depredador (Lima y Dill, 1990). Además, cuando *I. galani* reconoce un olor de depredador, no se levanta ni araña la pared del terrario intentando huir, lo que podría interpretarse como otro mecanismo de ocultar su presencia ante dicho depredador.

No se encontraron diferencias significativas en el número de protrusiones linguales (TFs) realizadas por *I. galani*. Hay estudios en los cuales los lacértidos aumentan el número de TFs cuando se les presentan estímulos químicos de serpientes

(Thoen et al., 1986; Cooper, 1990; Van Damme et al., 1995; Van Damme y Quick, 2001; Webb et al., 2009). Sin embargo, otros autores no han encontrado diferencia alguna en el número de TFs cuando han expuesto lagartijas a olores de depredadores frente a los controles (Labra y Niemeyer, 2004). Algunos autores proponen que algunos reptiles sometidos a una elevada presión de depredación por parte de un depredador específico, necesitarían de menos TFs para distinguir a ese depredador, ya que reconocerían su olor rápidamente y lo asociarían al peligro que supone (Mori y Hasegawa, 1999). La ventaja de reducir el número de TFs podría ser, a su vez, la de no llamar la atención del potencial depredador sobre una parte vital del cuerpo como es la cabeza (Weldon, 1990; Cooper, 1994). Algunos reptiles realizan otros comportamientos antidepredadores incluso antes de realizar ningún TF (Dial y Schwenk, 1996). Labra y Niemeyer (2004) proponen que los estudios de comportamiento de discriminación química de depredadores deberían centrarse en otras variables conductuales, ya que es difícil interpretar las TFs debido al amplio uso que hacen las lagartijas de ellas para un gran número de situaciones, como buscar alimento o relacionarse con conoespecíficos, Cooper, 1990). Por otra parte, que una lagartija realice TFs no implica necesariamente que esté reconociendo a un depredador u otro estímulo, puesto que hay especies de reptiles que responden a estímulos químicos por la olfacción antes de haber realizado ningún TF (Cooper, 1998). En lugar de centrarnos sólo en los TFs, existen determinadas conductas exploratorias y otras conductas típicamente antidepredadoras que podemos considerar cuando estudiamos la respuesta de las lagartijas a los olores de los depredadores, como son el resto de variables cuantificadas en este estudio. Por último, otras razones por las que los TFs puedan variar podrían estar relacionadas con la estrategia de caza usada por las propias lagartijas (Cooper y van Wyk, 1994; Cooper, 2000).

En definitiva, la lagartija leonesa muestra un comportamiento antidepredador muy definido cuando reconoce los olores de ambas serpientes depredadoras, que contrasta enormemente con el comportamiento exploratorio que muestra en las pruebas realizadas con culebra viperina y el control. Por lo tanto, este estudio confirma que *I. galani* reconoce por detección química a sus serpientes depredadoras y que reacciona con un patrón de conductas antidepredadoras muy definido, que probablemente sirva para minimizar las posibilidades de ser detectada por estos depredadores. Esta conducta antidepredadora tan intensa y consistente para ambos depredadores podría estar asociada a las condiciones de alta montaña donde vive la lagartija leonesa, ya que su actividad anual y diaria es bastante reducida debido a las duras condiciones ambientales incluyendo, evidentemente, el evitar a estos depredadores. De esta manera, la lagartija leonesa podría aumentar sus probabilidades de supervivencia y, además, evitar el gasto energético innecesario que le supondría huir del depredador. También hay que destacar que *I. galani* es capaz de discriminar, solamente por estímulos químicos, a las serpientes depredadoras de las que no lo son, evitando los gastos energéticos que supondría huir de una serpiente que no supone ningún riesgo para ella. Las dos serpientes depredadoras utilizadas en este estudio son los dos únicos depredadores terrestres presentes en el área de estudio, por lo que la relación depredador-presa es posiblemente muy estrecha y podría explicar la respuesta tan intensa de *I. galani* a estas dos serpientes. Además, los patrones de comportamiento antidepredador están muy estandarizados ante estas dos serpientes. Por lo tanto, parece ser que *I. galani* ha adoptado los mismos mecanismos para identificar y evitar a sus depredadores terrestres, independientemente del tipo de estrategia de caza que dichos depredadores puedan usar contra esta especie.

Capítulo 4

Una estrecha relación depredador- presa en ectotermos de alta montaña

4.1. INTRODUCCIÓN

La vida en zonas de alta montaña plantea retos particulares, especialmente a los vertebrados ectotermos que frecuentemente se enfrentan a medios de condiciones climatológicas extremas (McCain, 2010). En la alta montaña la diversidad de vertebrados terrestres se reduce drásticamente, de modo que sólo algunas especies pueden considerarse como residentes habituales. De hecho, sólo algunos pequeños ectotermos habitan estas áreas por tratarse de especies adaptadas a climas más fríos que, tras la última glaciación, se han acantonado en áreas de distribución relictas de las montañas a una altitud en la cual se mantienen las condiciones climatológicas que prevalecían hace miles de años a altitudes inferiores.

En los Pirineos, tres especies de lagartijas endémicas sobreviven a altitudes que van de los 1.700 hasta superar los 3.000 metros, en núcleos poblacionales reducidos (Arribas, 2004). En el caso de la lagartija pallaresa, *Iberolacerta aurelioi*, que habita en las cumbres del Pirineo central, en los macizos de Montroig, Pica d'Estats y Coma Pedrosa-Tristaina-Serrera. En este último es donde se encuentra la zona del presente estudio, con sus poblaciones siempre a altitudes superiores a 2.100 m. En estas poblaciones relictas, muy escasos vertebrados acompañan a la lagartija pallaresa y quizás sólo la víbora áspid, *Vipera aspis*, ejerza su actividad depredadora sobre esta especie.

Por esta razón, en este capítulo abordamos el estudio de las capacidades de discriminación olfativa y vomerolfativa de la lagartija pallaresa respecto a los olores de la víbora áspid. La población del estudio está situada a 2.700 m y con una distribución muy restringida (ver Capítulo 2) en las cumbres del macizo de Coma Pedrosa (Andorra). Aunque a menores la lagartija pallaresa podría ser presa de la culebra verdiamarilla,

Hierophis viridiflavus (Arribas, 2004), la población estudiada sólo convive a esta elevada altitud con la víbora áspid. El objetivo de este estudio es demostrar si *I. aurelioi* es capaz, por medio de la quimiorrecepción, reconocer a esta serpiente y estudiar cuáles son los patrones de comportamiento antidepredador que muestra frente a los estímulos químicos. La víbora áspid es un depredador generalista que caza al acecho y que mata a sus presas por medio de la inoculación de un potente veneno (Bea, 1998; ver referencias en Capítulo 2).

La hipótesis de partida es que *I. aurelioi* puede reconocer a *V. aspis* como un depredador potencial, y que reacciona con una respuesta antidepredadora inequívoca, debido a que posiblemente es el único depredador ectotermo presente en la zona a esta elevada altitud.

4.2. MATERIAL Y MÉTODOS

Se capturaron 20 ejemplares, 10 machos y 10 hembras, adultos ($\bar{X} \pm SE$, LCC = 53.01 ± 1.52 mm) de *I. aurelioi* a finales de junio de 2012 en la zona de Coma Pedrosa (La Massana, Andorra) a 2.700 m de altitud. En los alrededores de la zona de estudio se capturó un ejemplar adulto de *V. aspis* (LCC = 530 mm). El experimento se realizó durante la última semana de junio de 2012. Se siguió el mismo protocolo experimental detallado en los Capítulos 2 y 3. En este caso se utilizaron tres terrarios: un control, sin olor alguno, otro terrario control con un olor pungente (colonia) y un tercer terrario con el olor de *V. aspis*. En total y siguiendo un orden pseudoaleatorio de permutaciones, se llevaron a cabo 60 pruebas (20 ejemplares x 3 tratamientos). Se realizó una prueba al día a cada uno de los ejemplares, dentro de su horario de actividad en la zona de Coma Pedrosa, de 0800 a 1600 GMT. La habitación se mantuvo a una temperatura constante

de alrededor de 30°C, dentro del rango de temperaturas preferido por *I. aurelioi* (Ortega *et al.*, enviado).

VARIABLES Y COMPORTAMIENTOS OBSERVADOS

Las variables y los comportamientos se empezaron a contabilizar cinco segundos después de depositar la lagartija en el terrario experimental. La duración de cada registro fue de 15 minutos, durante los cuales se contabilizaron quince variables: Mov, Q, Slow, TF, Morro, Arrastra, Araña, Cabeza, Cola, Hs, Temb, Tmov, Tslow, Tparada y Latencia TF (ver capítulo 2 para más detalles sobre el protocolo experimental y la descripción de las quince variables).

ANÁLISIS DE LOS DATOS

Todos los análisis estadísticos se han realizado en el entorno R (versión 2.12.1, R Development Core Team, 2013). Ni los datos originales ni sus transformaciones logarítmicas cumplían las condiciones requeridas para los análisis paramétricos en ninguno de los tres tratamientos, por lo que los datos se han analizado con pruebas no paramétricas. Se ha utilizado la prueba de Friedman de medidas repetidas para evaluar las diferencias entre los tres tratamientos. Posteriormente, se han realizado las comparaciones pareadas *a posteriori* de la prueba de Friedman (Giraudoux, 2012) para localizar dichas diferencias.

4.3. RESULTADOS

Se observaron, al igual que en el caso de *I. galani* (Capítulo 3), dos patrones de comportamiento diferentes, uno que podríamos considerar como un comportamiento

normal y otro como comportamiento antidepredador. El comportamiento normal fue observado en las pruebas de “Control” y “Pungente”, donde las lagartijas realizan movimientos normales (Fig. 4.1), con movimientos exploratorios tales como levantar la cabeza, frotar el hocico contra la pared del terrario o levantarse y arañar la pared de la misma. Estos comportamientos no se producían en el terrario con olor procedente de *V. aspis*, donde los desplazamientos de los ejemplares eran muy lentos, forzados y tensos, ya que, al igual que en el caso de *I. galani*, les temblaba la cabeza, ondulaban la cola o levantaban las patas delanteras con movimientos rápidos (ver Capítulos 2 y 3). Se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos en 13 de las 15 variables ($P < 0.001$ en todos los casos, Tabla 4.1). No se encontraron diferencias significativas en dos casos: TF ($\chi^2 = 0.7$, $P = 0.747$, ver Tabla 1) y Latencia TF ($\chi^2 = 0.23$, $P = 0.891$, ver Tabla 4.1).

Tabla 4.1. Valores descriptivos (media \pm SE) de cada variable y resultados de la prueba de Friedman (valores de χ^2 y p-valores; n=20, gl=2) para los tres tratamientos experimentales (Control, Pungente y *Vipera*)

Variables	<u>Media \pm SE (n=20)</u>			χ^2	p-valor
	Control	Control Pungente	<i>Vipera</i>		
Mov	141.95 \pm 11,49	124.15 \pm 7,36	11.75 \pm 2,34	30.1	<0.0001
Q	44.4 \pm 2,61	38.55 \pm 2,01	11,85 \pm 1,5	27.52	<0.0001
Slow	0	0	21,75 \pm 1,94	40	<0.0001
TF	176.10 \pm 8,11	162,75 \pm 7,02	247,4 \pm 32,55	0.7	0.747
Morro	33.45 \pm 2,56	31,4 \pm 2,21	9,60 \pm 1,21	26	<0.0001
Arrastra	88.45 \pm 9,45	83,05 \pm 5,84	26 \pm 4,92	27.1	<0.0001
Araña	61,85 \pm 6,84	56,55 \pm 4,88	7.25 \pm 1.33	30.61	<0.0001
Temb	0	0	1.35 \pm 0.26	26	<0.0001
Hs	0	0	5.9 \pm 2.31	22	<0.0001
Cabeza	0.65 \pm 0,15	0.7 \pm 0.19	4.6 \pm 1.01	15.13	0.000571
Cola	0	0	8.80 \pm 3.02	30	<0.0001
Tmov	373.30 \pm 18,21	368 \pm 22.36	37.7 \pm 9.04	30.1	<0.0001
Tslow	0	0	126.65 \pm 15.09	40	<0.0001
Tparada	526.7 \pm 18,21	531.85 \pm 22.33	734,45 \pm 15.55	24.7	<0.0001
Latencia TF	15.30 \pm 4,40	10 \pm 1.26	12.65 \pm 2.87	0.23	0.891

Al realizar las comparaciones *a posteriori* de Friedman, no se encontraron diferencias significativas en ninguna de las 13 variables entre Control y Pungente. Las diferencias se hallan entre Control-*Vipera* y entre Control Pungente-*Vipera* en las 13 variables, ver Tabla 4.2).

Tabla 4.2. Comparaciones pareadas de la prueba *a posteriori* de Friedman para las 13 variables donde se han encontrado diferencias significativas. En negrita se muestran las diferencias significativas

Variable	$(\alpha)^1$	Comparaciones pareadas ²		
		CON-PUN	CON-VIP	CON-VIP
Mov	0.01	2	31	29
Q	0.01	2	29.5	27.5
Slow	0.01	0	30	30
Morro	0.01	0.5	27.5	28
Arrastra	0.01	1	29	28
Araña	0.01	3	28.5	31.5
Temb	0.01	0	19.5	19.5
Hs	0.05	0	16.5	16.5
Cabeza	0.01	0	19.5	19.5
Cola	0.01	0	22.5	22.5
Tmov	0.01	2	29	31
Tslow	0.01	0	30	30
Tparada	0.01	4	25	29

¹Los valores críticos para las comparaciones a posteriori de Friedman son 18,56 para $\alpha = 0.01$ y 15.14 para $\alpha = 0.05$.

²Valores de las comparaciones a posteriori de Friedman. Las abreviaciones de los tratamientos son: CON (Control), PUN (Pungente) y VIP (*Vipera*).

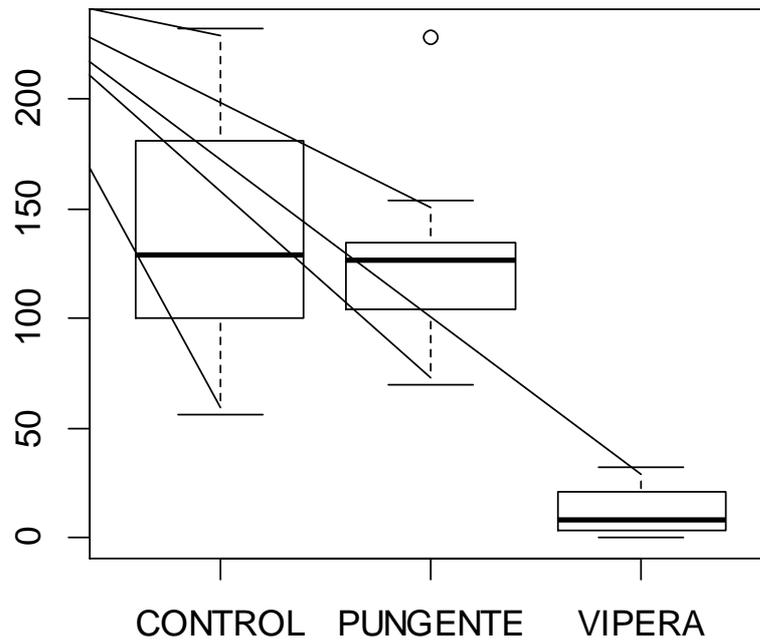


Fig. 4.1. Número de movimientos en los tres tratamientos para *I. aurelioi*

4.4. DISCUSIÓN

Las diferencias encontradas en 13 de las 15 variables estudiadas entre las pruebas con olor de la víbora áspid frente a los dos controles nos muestran que la lagartija pallaresa reconoce a la serpiente depredadora por quimiorrecepción. El comportamiento antidepredador observado en el experimento con *V. aspis* es muy similar al encontrado en otros reptiles europeos (Thoen et al., 1986; Van Damme et al., 1995; Van Damme y Quick, 2001). Ante la presencia de olor de la víbora áspid, *I. aurelioi* se mueve lentamente, ondula la cola y lleva a cabo otros comportamientos no observados en las pruebas con ausencia del olor de esta serpiente, tales como levantar las patas delanteras, temblar la cabeza o quedarse quieta sin realizar movimiento alguno. Esta serie de comportamientos podría indicar que la lagartija intenta no ser detectada por el depredador, lo que evitaría el gasto energético de la huida (Lima y Dill, 1990;

Labra y Niemeyer, 2004). Las conductas antidepredadoras aquí descritas se observaron también en otras especies de lacértidos (Thoen et al., 1986; Van Damme y Quick, 2001). Además, las diferencias encontradas en el número de cambios de sector y el tiempo total en el que los ejemplares estaban parados apoyarían estos resultados. En ambos casos, cuando *I. aurelioi* se encontraba ante el olor de *V. aspis*, sus desplazamientos entre sectores fueron significativamente menores, al igual que el tiempo que permanecía completamente inmóvil, con respecto a cuando se encontraba en los terrarios sin olor a serpiente. Probablemente para evitar ser detectadas, en presencia de olor de serpiente las lagartijas no arañan la pared del terrario intentando huir ni frotan el hocico contra la pared del mismo.

La lagartija pallaresa muestra también comportamientos interpretables como disuasorios del ataque depredador, tales como la ondulación de la cola y la subida y bajada de las patas delanteras. En ambos casos se encontraron diferencias estadísticamente significativas en las lagartijas que estaban frente al olor de *V. aspis*. La ondulación de la cola es una conducta bien conocida en escamosos, especialmente en los lacértidos donde la autotomía caudal es la principal conducta antidepredadora (Arnold, 1984, 1988; Mori, 1990). La ventaja de este comportamiento ante una víbora con un potente veneno sería la minimización del riesgo de mordida en el tronco, desviando la atención hacia la cola (Martín y Salvador, 1993; Barbadillo et al., 1995).

No se encontraron diferencias significativas entre los tres tratamientos en el número de protrusiones linguales (TFs) realizadas por *I. aurelioi*. No hemos encontrado diferencias significativas entre los tres tratamientos en el número de protrusiones linguales, ni en la latencia a la primera protrusión. Aparentemente, algunas especies de lacértidos realizan un mayor número de protrusiones linguales cuando son expuestos a estímulos químicos procedentes de depredadores (Thoen et al., 1986; Cooper, 1990;

Van Damme et al., 1995; Van Damme y Castilla, 1996; Van Damme y Quick, 2001; Webb et al., 2009), si bien algunos de estos estudios han sido criticados desde el punto de vista metodológico (Halpern, 1992). De hecho, en otros casos no se han encontrado diferencias en el número de protrusiones linguales cuando se han expuesto lagartijas a olores de depredadores frente a los controles (Labra y Niemeyer, 2004). Mori y Hasegawa (1999) han propuesto que algunos reptiles sometidos a una elevada presión de depredación por parte de un depredador específico precisarían de un número de protrusiones linguales menor para distinguir a ese depredador, ya que reconocerían su olor rápidamente. Además, la reducción en el número de protrusiones linguales podría evitar la orientación del ataque depredador hacia la cabeza, como sucede al producirse la ondulación de la cola (Weldon, 1990; Cooper, 1994). Es más, algunos reptiles muestran otros comportamientos antidepredadores incluso antes de realizar ninguna protrusión lingual (Dial y Schwenk, 1996; Cooper, 1998). Por otra parte, las protrusiones linguales no implican necesariamente el reconocimiento de un depredador, puesto que existen especies de reptiles que responden a estímulos químicos empleando la olfacción y no la vomerolfación (Cooper, 1998). Así, no hemos encontrado diferencias en la variable “Latencia TF”, con lo que se ha demostrado que no existen diferencias entre el control sin olor, el control pungente y *Vipera* en ninguno de los casos.

El intenso comportamiento antidepredador observado en la lagartija pallaresa podría deberse al aislamiento de la población en estudio y a una estrecha relación depredador-presa entre *V. aspis* y la lagartija pallaresa. La víbora áspid es uno de los escasos, si no el único depredador a esa altitud, ya que la culebra verdiamarilla, *H. viridiflavus*, podría ser un potencial depredador a menores altitudes, pero nunca se ha encontrado a altitudes superiores a 2.300 m en el Pirineo central (Arribas, 2004, 2010).

Las otras dos especies de lacértidos potencialmente presentes en el área geográfica, *Podarcis muralis* y *Podarcis liolepis*, no alcanzan esta altitud.

La víbora áspid basa generalmente su dieta en los micromamíferos. En los individuos adultos, el consumo de reptiles no suele superar el 10% (Saint-Girons, 1971; Monney 1990; Luiselli y Agrimi, 1991; Bea, 1998). No existen datos concretos sobre la dieta de la víbora áspid en los Pirineos (Bea, 1998), pero en otras zonas de su área de distribución hay poblaciones en las que los juveniles pueden prácticamente basar su dieta en reptiles (Luiselli y Agrimi, 1991; ver Capítulo 2 para más detalles). Asimismo, en poblaciones de montaña, las víboras pueden consumir una elevada proporción de lagartijas, como ocurre en el caso de la víbora áspid y las lagartijas de turbera, *Zootoca vivipara*, en zonas prealpinas de Suiza (Monney, 1993). De este modo, a esta altitud podría existir una estrecha relación depredador-presa entre ambas especies, ya que posiblemente *V. aspis* sea el único depredador de *I. aurelioi* y ésta sea un recurso trófico muy importante de la víbora áspid.

En conclusión, *I. aurelioi* muestra un comportamiento antidepredador muy marcado y definido cuando es expuesta al olor de la víbora áspid. La elevada altitud, 2.700 m, podría condicionar este comportamiento, ya que es muy posible que la víbora áspid sea su único depredador en estas condiciones ambientales extremas.

Capítulo 5

Conducta antidepredadora de *Iberolacerta cyreni* ante dos serpientes sintópicas

5.1. INTRODUCCIÓN

La habilidad para discriminar entre especies depredadoras y otras similares que no lo sean es una componente esencial en el reconocimiento de los depredadores y la toma de decisiones por parte de las presas potenciales (Mathis y Vincent, 2000). La lagartija carpetana, *Iberolacerta cyreni*, posee dos depredadores principales en el Sistema Central, la culebra lisa europea, *Coronella austriaca* (Palacios y Salvador, 1974; Melendro y Gisbert, 1976; Pérez-Mellado, 1998a) y la víbora hocicuda, *Vipera latastei* (Martín, 1992). Las dos especies son depredadores habituales, aunque la actividad diurna y los hábitos alimenticios de la culebra lisa europea nos indican que, probablemente, se trate del principal depredador en el Sistema Central. En este estudio tenemos la oportunidad de emplear como control pungente, o sea, como olor intenso sin el significado biológico de especie depredadora, a la culebra viperina, *Natrix maura* que, teóricamente, no es un depredador de lagartijas en alta montaña. Los individuos de *I. cyreni* empleados en este estudio proceden de las Lagunas del Trampal (Ávila), en la Sierra de Béjar, población situada en la parte más occidental del área de distribución de esta especie (Pérez-Mellado, 1998a).

Si bien en otros estudios el comportamiento antidepredador se ha establecido en base a una o dos pautas conductuales, como la huida a un refugio disponible (Amo et al., 2006), en nuestro caso hemos optado por analizarlo a partir de una batería de pautas de conducta que han resultado operativas en otros estudios (ver Capítulo 2 y referencias incluidas). La razón es que en este caso la conducta antidepredadora se observa como respuesta, únicamente, a estímulos químicos que, es de suponer, en condiciones naturales no provocarían la huida inmediata de los individuos al refugio disponible más próximo.

5.2. MATERIAL Y MÉTODOS

Durante el mes de agosto de 2012 se capturaron a lazo 24 ejemplares adultos, 12 machos y 12 hembras, ($\bar{X} \pm SE$, LCC = 70.31 ± 2.85 mm) de *Iberolacerta cyreni* en las Lagunas del Trampal (Ávila) a 2.200 m de altitud. A su vez se capturaron las tres especies de serpientes para el experimento, todas ellas adultas: *V. latastei* (LCC = 520 mm), *C. austriaca* (LCC = 570 mm), y *N. maura* (LCC = 610 mm). En este caso, únicamente un ejemplar de cada especie de serpiente estuvo disponible para llevar a cabo los experimentos, de modo que no hemos podido evaluar la influencia de los estímulos químicos procedentes de varios individuos diferentes. Sin embargo, este protocolo sí permite establecer la respuesta global de las lagartijas al olor de la especie probada (ver, por ejemplo, Flowers y Graves, 1997). El experimento se realizó a mediados de agosto de 2012. Se utilizaron cuatro terrarios experimentales: uno sin olor, que usamos como control, y otros tres terrarios para el resto de tratamientos: uno con el olor de *N. maura*, otro con el de *C. austriaca* y otro con el olor de *V. latastei*. Se realizó una prueba a cada individuo para cada tratamiento, siguiendo un orden aleatorio de permutaciones ($4! = 24$ permutaciones), de modo que el número de pruebas realizadas fue de 96 (24 lagartijas x 4 tratamientos). Cada ejemplar fue sometido a una prueba al día, durante su horario habitual de actividad en la Sierra de Gredos, de 0800 a 1600 GMT. Para mantener la temperatura cercana a la preferida por *I. cyreni*, se mantuvo la habitación alrededor de 30°C.

Variables y comportamientos observados

Las variables y los comportamientos se empezaron a contabilizar cinco segundos después de depositar la lagartija en el terrario experimental. La duración de cada registro fue de 15 minutos, durante los cuales se contabilizaron las siguientes variables: Mov, Q, Slow, TF, Morro, Arrastra, Araña, Tem, Cola, Hs, Cabeza, Tmov, Tslow, Tparada y Latencia TF (ver capítulo 2 para más detalles sobre el protocolo experimental y la descripción de las variables).

Análisis de los datos

Todos los análisis estadísticos se han realizado en el entorno R (versión 2.12.1, R Development Core Team, 2013). Tanto los datos originales como sus transformaciones logarítmicas no cumplían las condiciones requeridas para los análisis paramétricos en ninguno de los cuatro tratamientos, por lo que los datos se han analizado con pruebas no paramétricas. Para evaluar las diferencias entre los cuatro tratamientos, se ha utilizado la prueba de Friedman de medidas repetidas. Posteriormente, se han realizado las comparaciones pareadas *a posteriori* de la prueba de Friedman (Giraudoux, 2012). También se llevó a cabo un Análisis de Componentes Principales (ACP) de las 16 variables, usando para ello la función `prcomp` (Crawley, 2007). Puesto que los valores de los individuos para los ejes del ACP cumplen los requisitos de la estadística paramétrica, se realizó un ANOVA de medidas repetidas de los valores de los ejes del ACP para evaluar las diferencias en las respuestas de comportamiento de los individuos del experimento.

5.3. RESULTADOS

Los resultados nos muestran dos tipos de comportamientos claramente diferenciados. Por un lado se observa un comportamiento normal, con conductas normales y de exploración. Este comportamiento, que incluye conductas exploratorias, se produce cuando *I. cyreni* está expuesta a los tratamientos “*Natrix*” y “Control”. Por el contrario, con los tratamientos donde está presente el olor de las serpientes depredadoras, “*Coronella*” y “*Vipera*”, el comportamiento incluye movimientos lentos, así como comportamientos claramente antidepredadores. Estos comportamientos eran prácticamente inexistentes durante las pruebas con el control y la culebra viperina.

Hemos hallado diferencias estadísticamente significativas entre los tratamientos en 15 de las 16 variables ($P < 0.001$ en todos los casos, Tabla 1). No se encontraron diferencias significativas en la Latencia TF ($\chi^2 = 1.025$, $P = 0.795$, ver Tabla 5.1).

Tabla 5.1. Valores descriptivos (media \pm SE) de cada variable y resultados de la prueba de Friedman (valores de χ^2 y p-valores; n=24, gl=3) para los cuatro tratamientos experimentales (Control, *Natrix*, *Coronella* y *Vipera*)

Media \pm SE (n=24)						
Variab	Control	<i>Natrix</i>	<i>Coronella</i>	<i>Vipera</i>	χ^2	p
Mov	71 \pm 6.27	60.79 \pm 5.37	1.83 \pm 0.52	0.92 \pm 0.48	60.04	<0.0001
Q	32.3 \pm 3.61	27.62 \pm 2.76	0.79 \pm 0.27	0.5 \pm 0.25	62.89	<0.0001
Slow	0	0	14.96 \pm 1.45	15.46 \pm 1.4	64.31	<0.0001
TF	102 \pm 7.41	109.7 \pm 7.61	65.17 \pm 6.34	100.4 \pm 12.03	18.61	0.0003
Morro	26.76 \pm 2.63	27.54 \pm 2.53	1.79 \pm 0.44	1.79 \pm 0.6	60	<0.0001
Arrastra	79.71 \pm 7.78	66.38 \pm 7.02	3.79 \pm 1.2	2.83 \pm 0.78	59.76	<0.0001
Araña	29.21 \pm 3.08	26.71 \pm 3.15	1.25 \pm 0.44	0.5 \pm 0.22	61.67	<0.0001
Temb	0	0.04 \pm 0.04	6.75 \pm 1.47	11.5 \pm 2.05	62.89	<0.0001
Hs	0.37 \pm 0.23	0.12 \pm 0.09	3.87 \pm 1.21	3.29 \pm 0.85	28.71	0.0004
Cabeza	0.54 \pm 0.17	0.79 \pm 0.29	4.33 \pm 1.2	4.75 \pm 1.14	19.86	0.00018
Cola	0.04 \pm 0.04	0	21.62 \pm 7.54	7.67 \pm 2.65	40.92	<0.0001
Tmov	259.9 \pm 20.17	234.8 \pm 17.93	4.12 \pm 1.2	1.25 \pm 0.85	61.32	<0.0001
Tslow	0	0	94.38 \pm 18.17	135.9 \pm 29.21	65.39	<0.0001
Tparada	636 \pm 20.07	652 \pm 19.53	795.7 \pm 19.41	762.5 \pm 29.03	52.25	<0.0001
Latencia TF	26.46 \pm 4.29	30.5 \pm 5.63	26.33 \pm 6.04	31.08 \pm 5.53	1.025	0.7951

En las comparaciones *a posteriori* de Friedman no existen diferencias significativas en ninguna de las 15 variables entre Control y *Natrix*, ni tampoco entre *Coronella* y *Vipera* (Tabla 5.2). Entre *Coronella* y *Natrix* y entre *Coronella* y Control hay diferencias estadísticamente significativas en todos los casos. Por otra parte, entre *Vipera* y *Natrix* y entre *Vipera* y Control hay diferencias en 13 de las 15 variables estudiadas (todas excepto las variables TF y Cola).

Tabla 5.2. Comparaciones pareadas de la prueba *a posteriori* de Friedman para las 15 variables donde se han encontrado diferencias significativas

COMPARACIONES PAREADAS

Variable	α	CONTROL- NATRIX	CONTROL- CORONELLA	CONTROL- VIPERA	NATRIX- VIPERA	NATRIX- CORONELLA	CORONELLA -VIPERA
Mov	0.01	6	48.5	53.5	47.5	42.5	5
Q	0.01	11	52	55	44	41	3
Slow	0.01	0	48.5	47.5	47.5	48.5	1
TF	0.01	5	30.5	10.5	15.5	35.5	20
Morro	0.01	4	44	48	52	48	4
Arrastra	0.01	8	50.5	53.5	45.5	42.5	3
Araña	0.01	1	45.5	49.5	50.5	46.5	4
Temb	0.01	1	40	53	52	39	13
Hs	0.05	0.5	29	27.5	28	29.5	1.5
Cabeza	0.05	1	25.5	27.5	26.5	24.5	2
Cola	0.01	1.5	38.5	21	22.5	40	17.5
Tmov	0.01	4	47	53	49	43	6
Tslow	0.01	0	43	53	53	43	10
Tparada	0.01	3	45	32	29	42	13

Los valores críticos para las comparaciones a posteriori de Friedman son 28.12 para $\alpha=0.01$ y 23.60 cuando $\alpha=0.05$. Las diferencias estadísticamente significativas están señaladas en negrita

En el Análisis de Componentes Principales el test de esfericidad de Bartlett es significativo ($\chi^2 = 1737.986$, $gl = 91$, $P < 0.0001$), por lo que la correlación entre las variables es significativamente diferente de cero, indicando que los datos de las 16 variables son adecuados para reducir la dimensionalidad. Con el ACP retenemos dos dimensiones ya que la componente principal 1 (CP1) explica el 53.65% de la variabilidad y la componente principal 2 (CP2), el 19.05%, por lo que estas dos dimensiones explican entre ambas el 72.7% de la variabilidad de los datos originales. Al realizar el ANOVA de medidas repetidas se encuentran diferencias significativas entre los valores de la CP1 de los tratamientos “Control” y “Natrix”, por un lado, y de los

valores de la CP1 de “*Coronella*” y “*Vipera*” por otro (ANOVA de medidas repetidas, $F_{1,47} = 319.084$, $P < 0.0001$). Estos resultados muestran claramente la diferencia existente entre el comportamiento no reactivo (Control y *Natrix*) y el comportamiento antidepredador (*Coronella* y *Vipera*) que se muestran agrupados y separados en la Figura 5.1.

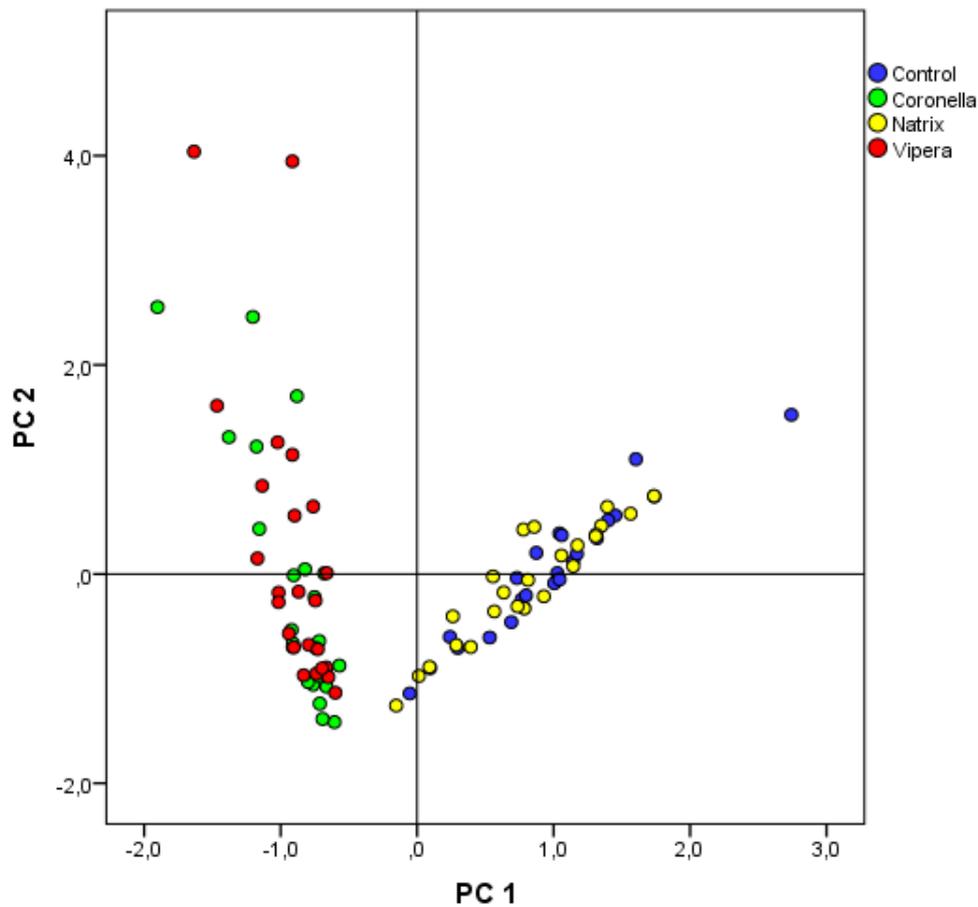


Fig. 5.1. Diagrama de dispersión de los valores del ACP agrupados por tratamiento. Se muestran los valores de cada tratamiento en las dos componentes principales (CP1 y CP2)

5.4. DISCUSIÓN

El patrón de distribución de la lagartija carpetana en el Sistema Central es notablemente peculiar. Se halla presente en todas las sierras occidentales, desde la

Sierra de Béjar hasta la de Somosierra. Sin embargo, por razones desconocidas, no penetra en la Sierra de Ayllón, más al este del Puerto de Somosierra, donde la especie que ocupa las zonas cacuminales de mayor altitud es la lagartija roquera, *Podarcis muralis*. Por otro lado, ésta se halla presente únicamente en la Sierra del Guadarrama y Ayllón, no penetrando en la mitad occidental del Sistema Central. Este patrón corológico implica que en una parte importante de su área de distribución, la lagartija carpetana es el único reptil de pequeño tamaño y, en muchos casos, uno de los escasos pequeños vertebrados disponibles para los depredadores, lo que podría implicar un estrecha relación depredador-presa entre la lagartija carpetana y alguno de los depredadores terrestres especializados en la captura de pequeños reptiles, como es el caso de la culebra lisa europea.

Por otro lado, los individuos juveniles de la lagartija carpetana, al igual que ocurre en otros muchos lacértidos de la Península Ibérica, poseen la cola netamente contrastada respecto al cuerpo. Esta característica suele ser indicativa de una presión de depredación intensa que ha fijado dicho rasgo en la clase de edad más vulnerable (Castilla et al., 1999). Aunque los ofidios emplean en mayor medida el canal olfativo o vomerolfativo, mientras que las aves utilizarían primordialmente el canal visual para localizar a sus presas (Burghardt, 1971), es muy probable que la conspicua coloración de la cola sea también un reflejo de la presión de depredación ejercida por las serpientes. De hecho, en un experimento comparativo con nueve especies de lacértidos insulares y continentales, *I. cyreni* resultó ser una de las especies con mayor capacidad autotómica en respuesta a un ataque depredador experimental (Pérez-Mellado et al., 1997). Sabemos además que la lagartija carpetana es capaz de modular de modo extremadamente sutil su respuesta antidepredadora, detectando en cada momento los niveles inmediatos de riesgo y adaptando de forma dinámica su respuesta a los mismos

(Amo et al., 2006; Martín y López, 2003; Martín et al., 2009 y referencias incluidas). El conjunto de estas evidencias nos indica que la lagartija carpetana es una especie sometida a una intensa presión de depredación, lo que, probablemente, ha coadyuvado a la aparición y mantenimiento de elaborados mecanismos antidepredadores y a una notable capacidad para la detección de sus enemigos naturales.

Así, nuestros resultados indican que *I. cyreni* es capaz de detectar los estímulos químicos procedentes de dos serpientes potencialmente depredadoras de la misma. La ausencia de respuesta ante el olor pungente de la culebra viperina indica, además, que la respuesta a las serpientes depredadoras no es una mera respuesta de evitación general de los estímulos químicos desconocidos, sino la respuesta real al estímulo de un potencial depredador (Cupp, 1994).

Aparentemente, numerosas especies de serpientes vuelven con frecuencia a las mismas zonas de forrajeo y caza (Gillingham et al., 1990), lo que explicaría la ventaja adaptativa del reconocimiento del olor de dichas especies por parte de sus presas (Flowers y Graves, 1997). Las señales químicas depositadas por las serpientes probablemente son, en su mayoría, lípidos no volátiles (Graves y Halpern, 1988; Graves et al., 1991). De este modo, la lagartija carpetana debe emplear principalmente el órgano vomeronasal en su detección, ya que el mismo responde de modo más intenso a estos compuestos no volátiles (Halper, 1987, Halper, 1992). Aunque la latencia a la primera protrusión lingual (Latencia TF) no fue significativamente diferente entre controles y experimentos, los estímulos químicos procedentes de *Vipera* y *Coronella* elicitaron un número menor de protrusiones, lo que indicaría un rápido reconocimiento de tales estímulos y la ulterior adopción de conductas antidepredadoras. Tampoco se han detectado diferencias significativas en la conducta de ondulación de la cola entre *Vipera* y los dos controles experimentales, *Natrix* y el terrario sin olor. Estos resultados

podrían indicar que *V. latastei* es reconocida como una especie depredadora por parte de *I. cyreni*, al igual que sucede en otros lacértidos ibéricos (Amo et al., 2004), pero que la presión ejercida por la víbora hocicuda sólo es ocasional. De hecho, el examen de la dieta de ambos ofidios nos confirma que la culebra lisa europea es un sauriófago especializado, mientras que la víbora hocicuda sólo consume lagartijas de un modo relativamente esporádico (Braña, 1998a).

En este sentido, Amo *et al.* (2006) han discutido los factores asociados a la capacidad de una especie de lagartija para discriminar correctamente entre distintos depredadores. Uno de tales factores sería la presión de depredación local (McCarthy y Fisher, 2000; Chivers et al., 2001), de modo que la existencia de simpatria entre especies de serpientes sauriófagas y no sauriófagas podría generar una fuerte presión selectiva para la discriminación entre tales especies y el ahorro de los costes derivados de la conducta antidepredadora erróneamente elicitada (Van Damme y Quick, 2001). Parece ser el caso de la población estudiada de lagartijas carpetanas, ya que en las mismas se observa una neta discriminación de las señales químicas procedentes de la culebra viperina, con unas reacciones apenas distinguibles de las observadas respecto del control sin olor. Además, las señales químicas de la víbora hocicuda provocaron respuestas con sutiles diferencias respecto a la especialista sauriófaga, la culebra lisa europea. De este modo, las particulares condiciones del entorno de la población estudiada parecen haber modelado respuestas antidepredadoras de notable precisión respecto a las serpientes presentes en la zona, en mayor medida que las observadas en otras especies como *Podarcis muralis* (Amo et al., 2006).

Capítulo 6

Detección de señales químicas de serpientes en las lagartijas autóctonas y alóctonas de Menorca

6.1. INTRODUCCIÓN

Las biotas insulares, en especial las de pequeñas islas, se caracterizan por su simplicidad y fragilidad. En pues comprensible que las especies alóctonas pueden constituir una seria amenaza para la fauna y flora autóctonas de dichas islas y, de modo especial, para los lacértidos. En las Islas Baleares la introducción de ofidios por parte de los seres humanos es un hecho desde tiempos remotos, de modo que actualmente, en Menorca habitan tres especies de ofidios, la culebra viperina, *Natrix maura*, la culebra de cogulla, *Macroprotodon mauritanicus* y la culebra de escalera, *Rhinechis scalaris*. La culebra viperina fue también introducida en Mallorca. Por muy diversas circunstancias, los ofidios no llegaron a introducirse en Ibiza y Formentera hasta finales del siglo XX, en que tres especies, la culebra bastarda, *Malpolon monspessulanus*, la culebra de escalera y la culebra de herradura, *Hemorrhois hippocrepis* han sido repetidamente introducidas en Ibiza y Formentera gracias a la importación de olivos de gran porte desde la Península Ibérica.

En el caso de Menorca y Mallorca, el papel de los ofidios como amenaza de las poblaciones de reptiles y anfibios endémicos parece claro, al menos en lo tocante a la presión de depredación ejercida por la culebra viperina sobre el ferreret, *Alytes muletensis* en Mallorca. Más dudas suscita el papel que han podido jugar las dos culebras introducidas en Menorca sobre las poblaciones autóctonas de lagartija balear. En la actualidad, al menos la población de *Podarcis lilfordi brauni* habita en la isla de Colom junto a una población de culebra de escalera, desconociéndose las interacciones que puedan existir entre ambas especies.

En este estudio pretendemos determinar si los lacértidos habitantes de Menorca, tanto los autóctonos, representados por la lagartija balear, *Podarcis lilfordi*, como los

alóctonos, con dos especies: la lagartija italiana, *Podarcis siculus* y la lagartija de Marruecos, *Scelarcis perspicillata* son capaces de discriminar las señales químicas procedentes de las dos especies de culebras terrestres, la culebra de escalera, *R. scalaris* y la culebra de cogulla, *M. mauritanicus* que habitan en la isla.

6.2. MATERIAL Y MÉTODOS

Para el experimento de discriminación olfativa se capturaron 24 individuos adultos de *P. lilfordi*, 12 machos y 12 hembras (salvo en el caso de Binicodrell en el cual se trabajó con 13 hembras y 11 machos) en cada una de las tres poblaciones estudiadas: Isla del Aire, Isla de Colom e islote de Binicodrell. Así mismo, se capturaron 24 individuos (12 machos y 12 hembras adultos) de *Podarcis siculus* y otros 12 machos y 12 hembras adultos de *Scelarcis perspicillata* en las canteras de marés de s'Hostal (Lithica, Ciudadela). Se capturaron, en Menorca, los individuos de las dos especies de serpientes terrestres presentes en la isla, *Rhinechis scalaris* y *Macroprotodon mauritanicus*, así como la serpiente cuyo olor ha sido empleado como control pungente: *Natrix maura* y que no es un depredador de lacértidos (Braña, 1998b). El protocolo experimental fue similar al empleado en el resto de capítulos de esta memoria (ver capítulo 2), con algunas modificaciones respecto a los experimentos llevados a cabo con salamanquesas (Dial y Schwenk, 1996; Downes y Shine, 1998; Webb et al., 2009) y con otras especies de lacértidos (Thoen et al., 1986; Van Damme et al., 1995; Van Damme y Quick, 2001). Se utilizaron cuatro terrarios: uno sin olor, que usamos como primer control, uno como segundo control (o control de la manipulación) con olor pungente, pero sin significado como olor de un depredador, correspondiente a la culebra viperina, *N.maura* otro con olor de *Macroprotodon mauritanicus* y otro con

el olor de *Rhinechis scalaris*. Cada lagartija fue sometida una vez a cada tratamiento, siguiendo un orden aleatorio de permutaciones, por lo que el número total de pruebas realizadas fue de 96 (24 lagartijas x 4 tratamientos). Cada ejemplar fue sometido a una prueba al día, durante su horario habitual de actividad en Aire, Binicodrell y Colom en el caso de *P. lilfordi* (Ortega et al., 2014; Pérez-Mellado, 1989; 2005, 2009), en el de *S. perspicillata* (Perera, 2005) y en el de *P. siculus* (Pérez-Mellado, 2005). La habitación experimental tenía una temperatura constante de alrededor de 30°C, dentro del rango de temperaturas preferido por *Podarcis lilfordi* (Ortega et al., 2014), *S. perspicillata* (Ortega et al., en preparación) y *P. siculus* (Ortega et al., en preparación). Los experimentos se llevaron a cabo en Menorca. Todos los individuos fueron devueltos a sus lugares de captura al finalizar los experimentos. Para más detalles sobre el mantenimiento y el protocolo, ver capítulo 2. Únicamente hemos incluido en el análisis aquellas pautas de conducta exhibidas por los individuos durante las pruebas, de modo que algunas de las pautas de conducta descritas en el capítulo 2 no sido consideradas en este estudio concreto.

6.3. RESULTADOS

En la lagartija balear no encontramos diferencias estadísticamente significativas para ninguna de las pautas de conducta registradas en ninguna de las tres poblaciones investigadas (Tablas 6.1, 6.2 y 6.3, test de Friedman, $p > 0.05$ en todos los casos). Nuestros resultados indican además que los individuos de lagartija de Marruecos estudiados no responden a los estímulos procedentes de las dos especies de ofidios con conductas significativamente diferentes a las observadas en los dos controles, sin olor y pungente (Tabla 6.4).

Tabla 6.1. Prueba de Friedman para medidas repetidas en *Podarcis lilfordi* de la Isla del Aire (en negrita se señalan las conductas en las cuales se observaron diferencias estadísticamente significativas entre los tratamientos)

VARIABLES	χ^2 Friedman (gl = 3)	P
Latencia mov	2.2689	0.5185
Mov	0.6176	0.8924
Q	4.6891	0.196
Latencia TF	0.5443	0.9091
TF	1.15	0.765
Morro	6.383	0.09439
Arrastra	1.4184	0.7012
Araña	1.6835	0.6406
Cabeza	5.1519	0.161
Tmov	2.05	0.5621
Tparada	1.35	0.7173

Tabla 6.2. Prueba de Friedman para medidas repetidas en *Podarcis lilfordi* de la Isla de Binicodrell (negrita se señalan las conductas en las cuales se observaron diferencias estadísticamente significativas entre los tratamientos)

VARIABLES	χ^2 Friedman (gl = 3)	P
Latencia mov	2.8109	0.4217
Mov	2.8243	0.4195
Q	2.4684	0.481
Latencia TF	3.153	0.3689
TF	4.1667	0.244
Morro	6.5696	0.08696
Arrastra	6.2436	0.1003
Araña	2.6533	0.4482
Hs	6.1304	0.1054
Cabeza	1.8155	0.6116
Tmov	2.3473	0.5035
Tparada	2.8745	0.4114

Tabla 6.3. Prueba de Friedman para medidas repetidas en *Podarcis lilfordi* de la Isla de Colom (en negrita se señalan las conductas en las cuales se observaron diferencias estadísticamente significativas entre los tratamientos)

	χ^2 Friedman (gl = 3)	P
Latencia mov	3.7089	0.2947
Mov	2.2911	0.5142
Q	0.5083	0.9175
Latencia TF	2.1319	0.5455
TF	6.0378	0.1098
Morro	5.882	0.1206
Arrastra	3.6933	0.2965
Araña	6.4805	0.09043
Cabeza	0.4635	0.9268
Tmov	0.2161	0.9749
Tparada	1.0551	0.7879

Tabla 6.4. Prueba de Friedman para medidas repetidas en *Scelarcis perspicillata* de la Isla de Menorca (en negrita se señalan las conductas en las cuales se observaron diferencias estadísticamente significativas entre los tratamientos)

Variables	χ^2 Friedman (gl =3)	P
Latencia mov	4.85	0.1831
Mov	3.4068	0.3331
Q	2.1261	0.5467
Latencia TF	4.5504	0.2078
TF	1.0474	0.7898
Morro	6.9324	0.07408
Arrastra	5.2043	0.1574
Araña	1.5	0.6823
Hs	3.0	0.3916
Cabeza	3.4378	0.3289
Tmov	2.4477	0.4848
Tparada	2.7238	0.4362

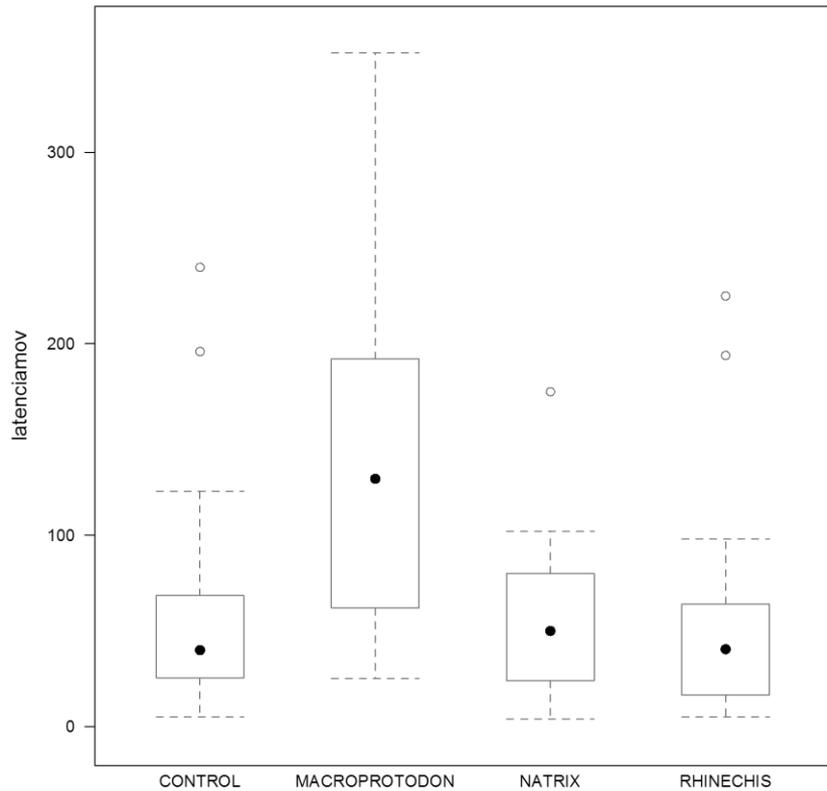


Figura 6.1. Latencia al primer movimiento en *P. siculus* de Menorca

Por el contrario, en el caso de la lagartija italiana, hemos hallado diferencias estadísticamente significativas entre los tratamientos en todas las conductas registradas, excepto en Arrastra y TF (tabla 6.5). Por ejemplo, la Latencia al primer movimiento (Latencia mov) es superior en presencia del olor de *M. mauritanicus*, si bien no se aprecian diferencias significativas entre el tratamiento con olor de *R. scalaris* y ambos controles (tabla 6.5 y figura 6.1). Del mismo modo, el tiempo en movimiento en el terrario experimental es similar en todos los tratamientos en el caso de *P. lilfordi* de la isla del Aire (figura 6.2), mientras que en el caso de *P. siculus* es similar entre los dos controles y *R. scalaris* pero notablemente inferiores presencia del olor de *M. mauritanicus* (figura 6.3).

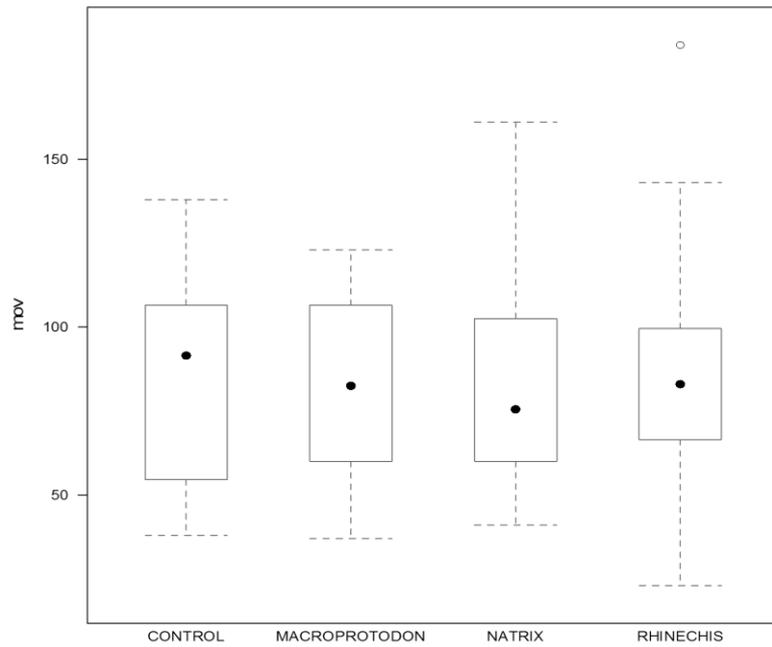


Figura 6.2. Número de movimiento de *P. lilfordi* en la isla del Aire

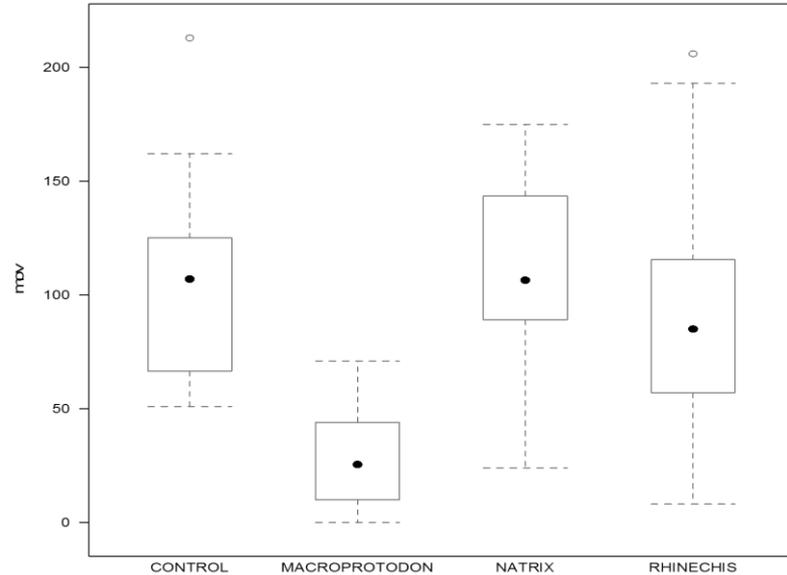


Figura 6.3. Número de movimiento de *P. siculus* en los terrarios con los cuatro tratamientos. Véase la tasa netamente inferior de movimiento en el terrario con olor de culebra de cogulla y las tasas de movimiento similares a *P. lilfordi* de Aire (figura 6.2)

Tabla 6.5. Prueba de Friedman para medidas repetidas en *Podarcis siculus* de la Isla de Menorca (en negrita se señalan las conductas en las cuales se observaron diferencias estadísticamente significativas entre los tratamientos.)

Variables	χ^2 Friedman (gl = 3)	P
Latencia mov	19.4496	0.0002207
Mov	41.0084	6.513 x 10⁻⁹
Q	39.8787	1.131 x 10⁻⁸
Slow	60.3481	4.953 x 10⁻¹³
Latencia TF	16.4059	0.0009361
TF	2.1176	0.5484
Morro	24.6992	1.785 x 10⁻⁵
Arrastra	4.9833	0.173
Araña	17.9873	0.0004425
Tiembla	9.0	0.02929
Cabeza	22.4359	5.293 x 10⁻⁵
Cola	37.6667	3.325 x 10⁻⁸
Tmov	33.65	2.349 x 10⁻⁷
Tslow	63.5085	1.046 x 10⁻¹³
Tparada	19.1849	0.0002504

Tabla 6.6. Comparaciones pareadas entre tratamientos en *Podarcis siculus* de la isla de Menorca (valor crítico= 23.59 para $\alpha < 0.05$. En negrita se señalan las comparaciones pareadas con diferencias estadísticamente significativas)

Variable	CONTROL- MACRO	CONTROL- NATRIX	CONTROL- RHINECHIS	MACRO- NATRIX	MACRO- RHINECHIS	NATRIX- RHINECHIS
Latencia mov	31.0	2.5	0.5	33.5	31.5	2.0
Mov	49.5	0.0	16.5	49.5	33.0	16.5
Q	44.5	7.5	9.0	52.0	35.5	16.5
Slow	52.5	0.5	17.0	52.0	35.5	16.5
Latencia TF	27.5	4.0	1.5	31.5	29.0	2.5
Morro	38.0	0.5	7.5	37.5	30.5	7.0
Araña	31.5	2.0	0.5	29.5	31.5	1.5
Cabeza	40	10	20	30	20	10
Cola	26.5	0.0	1.5	26.5	25.0	1.5
Tmov	46	3	11	43	35	8
Tslow	52.5	1.0	16.5	53.5	36.0	17.5
Tparada	37	8	13	29	24	5

6.4. DISCUSIÓN

Hemos obtenido resultados coincidentes en las tres poblaciones de lagartija balear investigadas, de modo que en ninguna de ellas los individuos estudiados exhibieron conductas antidepredadoras ante la presencia de las señales químicas de *M. mauritanicus* y de *R. scalaris*. Incluso ése fue el resultado en las lagartijas estudiadas procedentes de la isla de Colom, donde *P. lilfordi* convive estrechamente con *R. scalaris*. Nuestros resultados permitirían concluir que la culebra de escalera no es una especie particularmente dañina para la supervivencia de la lagartija balear, especialmente en la isla de Colom, contradiciendo así las presunciones de otros autores (Mejías y Amengual, 2000). Aunque con frecuencia se han citado reptiles en la dieta de

la culebra de escalera, lo cierto es que, al menos en la Península Ibérica, es sumamente rara la inclusión de saurios en la misma (Pleguezuelos, 1998), ya que se trata de una especie que se alimenta sobre todo de vertebrados endotermos. De hecho, en pruebas llevadas a cabo en cautividad, no aceptaban saurios como alimento (Proschowky, 1930; Valverde, 1967). Todo ello nos lleva a concluir que la culebra de escalera no es, ni ha sido, un depredador habitual de lagartijas en Menorca.

La lagartija balear no reconoce tampoco las señales químicas procedentes de la culebra de cogulla que, sin embargo, sí es un depredador actual de lagartijas italianas en la isla de Menorca (Pérez-Mellado, 2009). Esta ausencia de reconocimiento en las tres poblaciones estudiadas nos señala que, con toda probabilidad, la introducción de la culebra de cogulla y de la culebra de escalera se produjo después de la extinción de la lagartija balear en la isla de Menorca, o bien que las poblaciones de los islotes costeros investigados ya estaban aisladas de la isla principal cuando dichas introducciones se produjeron. En el caso de la isla de Colom, nuestro resultado es aún más llamativo, pues implicaría la casi total ausencia de interacciones depredador-presa entre la lagartija balear y la culebra de escalera.

Los resultados obtenidos en los experimentos llevados a cabo en Menorca son, en otros casos, sorprendentes. Destaca la completa ausencia de respuesta antidepredadora por parte de la lagartija de Marruecos, aunque se tiene constancia de que la culebra de cogulla depreda ocasionalmente sobre *S. perspicillata* (Perera, 2005). La lagartija de Marruecos es una especie básicamente rupícola, particularmente en su hábitat de canteras de marès en Menorca (Perera, 2005; Pérez-Mellado, 2009 y observaciones personales). Este hecho podría conllevar una presión de depredación muy esporádica por parte de los ofidios y, como consecuencia, una débil adaptación de la lagartija de Marruecos a los depredadores terrestres como la culebra de cogulla que, en

definitiva, es también una especie alóctona en Menorca. Lo que llama la atención es que *M. mauritanicus* es, aparentemente, una serpiente sauriófaga (Colom, 1991). Sería pues del máximo interés establecer hasta qué punto la serpiente de cogulla ejerce su actividad depredadora sobre la lagartija de Marruecos. En cuanto a la ausencia de respuesta respecto a las señales químicas procedentes de la culebra de escalera, en esta caso los resultados son similares a los encontrados en el resto de lacértidos de Menorca investigados (ver más arriba) y, por lo tanto, indicarían que, de un modo general, la culebra de escalera no es un depredador sauriófago en la isla. Es más, su presencia en el hábitat de *S. mauritanicus* parece esporádica (Pérez-Mellado, 2005 y observaciones personales).

Por último, la lagartija italiana reconoce de forma extremadamente efectiva las señales químicas procedentes de la culebra de cogulla que, probablemente, es un depredador habitual de dicha lagartija (figura 6.4). La intensidad de la reacción en el caso de *P. siculus* nos señala la excelente adaptación de la lagartija italiana a cualquier entorno y situación de depredación o competencia que ha hecho de la misma un paradigma del colonizador insular con éxito (Pérez-Mellado, 2005, 2009).



Figura 6. 4. *Macroprotodon mauritanicus* capturando un ejemplar adulto de *Podarcis siculus* en Menorca

Capítulo 7

La identificación de depredadores introducidos en una especie autóctona. El caso de la lagartija de las Pitiusas, *Podarcis pytiusensis*

7.1. INTRODUCCIÓN

La depredación es un motor evolutivo de primer orden, tanto en islas como en continentes. En una situación natural, depredadores y presas coadaptan sus conductas y estrategias vitales, de modo que la interacción, habitualmente, no es causa de la extinción de las presas. Sin embargo, en ecosistemas en los cuales los depredadores naturales de una determinada presa están ausentes, la introducción ulterior de depredadores alóctonos puede tener consecuencias irreversibles y abocar a la extinción de las presas que carecen de la adaptación necesaria para escapar a los ataques.

En el caso de Ibiza y Formentera, la lagartija de las Pitiusas, *Podarcis pityusensis* ha vivido en las islas, desde su origen en el período Messiniense, hace unos 5.3 millones de años, en un medio desprovisto de ofidios terrestres. Por lo tanto, hemos de suponer que las lagartijas de las Pitiusas carecen de mecanismos antidepredadores adecuados para hacer frente a los ofidios depredadores de saurios que pudieran llegar a las islas. A partir de 2003, se comenzaron a detectar serpientes en Ibiza primero y después también en Formentera. Se trataba de ofidios pertenecientes a tres especies: la culebra de herradura, *Hemorrhois hippocrepis*, la culebra de escalera, *Rhinechis scalaris* y la culebra bastarda, *Malpolon monspessulanus*. Rápidamente se acumularon citas de las dos primeras especies en casi toda la isla del Ibiza, pero particularmente en el término de Sant Joan de Llabritja (Oliver y Álvarez, 2010). Realmente, la mayor parte de las citas corresponden a zonas cercanas a viveros de plantas ornamentales, ya que se sabe que las serpientes han sido involuntariamente introducidas en Ibiza en el interior de grandes olivos centenarios procedentes de la Península Ibérica y que tienen un papel central en la jardinería de lujo actual (Oliver et al., 2008; Oliver y Álvarez, 2010).

Actualmente, al menos en el caso de *H. hippocrepis*, se tiene constancia de que la especie ha establecido en Ibiza colonias reproductoras y estables, ya que se han encontrado juveniles y hembras grávidas. La inmensa mayoría de las citas actuales corresponden a la culebra de herradura, con una presencia más esporádica de la culebra de escalera y sólo una cita reciente de la culebra bastarda. La situación actual ha movilizad, lógicamente, a las autoridades de Medio Ambiente, alarmadas por la posibilidad de que estas culebras constituyan una amenaza para la lagartija endémica de Ibiza y Formentera. Aparentemente, las citas son cada vez más frecuentes e incluso se detectó hace dos años la muda de una culebra de herradura en el islote de Espartar, aunque se ignora si la llevó hasta allí el viento o era la prueba de la llegada de serpientes a los islotes costeros. En la costa cercana a Mallorca, a más de una milla náutica de la misma, se detectó también en fecha reciente una culebra que nadaba activamente y que se hallaba, aparentemente, en una buena condición física. Estas observaciones, si bien anecdóticas, indican que las culebras podrían tener la capacidad para alcanzar los islotes costeros, tanto de Ibiza, como de Mallorca y Menorca. En el caso de Mallorca y Menorca, los islotes costeros son el único lugar donde sobre vive la lagartija balear, *Podarcis lilfordi*, de modo que la amenaza para su supervivencia sería aún más grave.

Todo este conjunto de informaciones plantea si los ofidios alóctonos de Ibiza y Formentera constituyen una amenaza real para la lagartija de las Pitiusas y si ésta sería capaz de hacer frente a la misma. La hipótesis de partida es que *Podarcis pityusensis*, que nunca antes ha convivido con *R. scalaris*, *M. monspessulanus* y *H. hippocrepis*, carece de los mecanismos antidepredadores adecuados para defenderse de estas especies y, por lo tanto, se halla muy seriamente amenazada por ellas.

Uno de los mecanismos antidepredadores más extendidos es la capacidad de detección de señales químicas por parte de las presas que permiten a éstas evitar los

lugares frecuentados por los depredadores e incluso detectarlos antes de ser vistas (Kats y Dill, 1998). Por ello, planteamos en este estudio la exploración de las capacidades de discriminación olfativa de *P. pityusensis* respecto a las señales químicas procedentes de las dos especies de ofidios presentes hoy día en Ibiza, la culebra de escalera y la culebra de herradura, considerando que la presencia de la culebra bastarda es, o ha sido, mucho más esporádica y que no existen pruebas de que haya constituido poblaciones reproductoras y estables en Ibiza.

La lagartija de las Pitiusas habita actualmente en las islas principales de Ibiza y Formentera, pero también en unas cuarenta poblaciones de islotes costeros en los cuales no se ha detectado la presencia de ofidios (pero véase el caso más arriba comentado el caso de Espartar), hemos planteado el estudio de discriminación olfativa en individuos procedentes de dos poblaciones distintas, la propia isla de Ibiza y un islote costero sin ofidios, la isla de Sal Rossa, cuyas lagartijas pertenecen a la misma subespecie nominal, *Podarcis pityusensis pityusensis* que las lagartijas de Ibiza (Pérez-Mellado, 2009). De este modo, las lagartijas de Sal Rossa pueden servirnos de control, ya que tenemos la certeza de que nunca han tenido contacto con ofidios alóctonos.

7.2. MATERIAL Y MÉTODOS

Para el experimento de discriminación olfativa se capturaron 30 machos adultos procedentes de la isla de Ibiza en dos lotes separados de 15 machos adultos cada uno (ver más abajo), todos ellos de la zona de Sant Joan de Llabritja en la cual se ha detectado una mayor densidad de serpientes introducidas. Así mismo, se capturaron otros 15 machos adultos en el islote de Sal Rossa. Las capturas y los experimentos de discriminación se llevaron a cabo en el mes de junio de 2013. Se capturaron, en la

misma área de estudio, los individuos de las dos especies de serpientes presentes en la zona, *H. hippocrepis* y *R. scalaris*. El protocolo experimental fue similar al empleado en el resto de capítulos de esta memoria (ver capítulo 2), con algunas modificaciones respecto a los experimentos llevados a cabo con salamanquesas (Dial y Schwenk, 1996; Downes y Shine, 1998; Webb et al., 2009) y con otras especies de lacértidos (Thoen et al., 1986; Van Damme et al., 1995; Van Damme y Quick, 2001). Se utilizaron cuatro terrarios: uno sin olor, que usamos como primer control, uno como segundo control (o control de la manipulación) con olor pungente, pero sin significado biológico, en el cual se situaba un ambientador artificial de los habitualmente empleados en coches, otro con olor de *Hemorrhoids hippocrepis* y otro con el olor de *Rhinechis scalaris*. Cada lagartija fue sometida una vez a cada tratamiento, siguiendo un orden aleatorio de permutaciones, por lo que el número total de pruebas realizadas fue de 60 (15 lagartijas x 4 tratamientos) en el caso de Sal Rossa y 45 para cada experimento con las lagartijas de Ibiza. Por lo tanto, en el caso de las lagartijas procedentes de Ibiza, el experimento se llevó a cabo en dos tandas diferentes. Con un primer grupo de 15 machos adultos se probaron los tres tratamientos de: control sin olor, control pungente y olor de *H. hippocrepis* y en un segundo grupo de 15 machos adultos se probaron los tres tratamientos de control sin olor, control pungente y olor de *R. scalaris*. Cada ejemplar fue sometido a una prueba al día, durante su horario habitual de actividad en Ibiza y Sal Rossa. La habitación experimental tenía una temperatura constante de alrededor de 30°C, dentro del rango de temperaturas preferido por *Podarcis pityusensis* (Ortega et al., en preparación). Los experimentos se llevaron a cabo en las instalaciones de sa Casilla, pertenecientes al Ayuntamiento de Sant Joan de Llabritja (Ibiza) y habilitadas como centro de investigación en campo. Todos los individuos fueron devueltos a sus lugares de captura al finalizar los experimentos. Para más detalles sobre el mantenimiento y el

protocolo, ver capítulo 2. Únicamente hemos incluido en el análisis aquellas pautas de conducta exhibidas por los individuos durante las pruebas, de modo que algunas de las pautas de conducta descritas en el capítulo 2 no sido consideradas en este estudio concreto.

7.3. RESULTADOS

La prueba de Friedman (Tabla 7.1), nos indica que las lagartijas de las Pitiusas de la isla der Ibiza detectan claramente la presencia del olor de la culebra de herradura, con resultados estadísticamente significativos en once de las 16 variables consideradas. Las pruebas a posteriori de Friedman correspondientes al tratamiento con olor de culebra de herradura se diferencian significativamente en todos los casos de los dos controles sin olor y pungente (Tabla 7.2). Por ejemplo, el número de movimientos es significativamente inferior en las lagartijas de terrarios experimentales con olor de culebra de herradura (Figura 7.1). Otras conductas, como el movimiento en *Slow* o el ondular la cola, únicamente han aparecido en lagartijas sometidas al olor de la culebra de herradura (Figura 7.2 y Figura 7.3).

Por el contrario, *P. pityusensis* no reconoce las señales químicas procedentes de la culebra de escalera, a tenor de los resultados obtenidos en dichos experimentos (Tabla 7.3), en los cuales únicamente obtuvimos diferencias estadísticamente significativas en el caso de la Latencia TF. Por ejemplo, los movimientos de lagartijas en los tres tratamientos fueron similares (Figura 7.4).

En el caso de las lagartijas de las Pitiusas procedentes del islote de Sal Rossa, en ningún caso hemos obtenido diferencias significativas entre los cuatro tratamientos, con

olores de ambas especies de serpientes y los dos controles sin olor y pungente (Tabla 7.4).

Tabla 7.5. Prueba de Friedman para medidas repetidas en *Podarcis pityusensis* de la Isla de Ibiza, empleando a la culebra de herradura, *Hemorrhoids hippocrepis* como olor de la especie depredadora (en negrita se señalan las conductas en las cuales se observaron diferencias estadísticamente significativas entre los tratamientos)

Variables	χ^2 Friedman (gl=2)	P
Latencia mov	5.322	0.06988
Mov	20.4407	3.642 x 10⁻⁵
Q	22.8136	1.112 x 10⁻⁵
Slow	30	3.059 x 10⁻⁷
Latencia TF	6.4068	0.04062
TF	4.3793	0.112
Morro	17.5172	0.0001571
Arrastra	19.9661	4.618 x 10⁻⁵
Araña	15.4483	0.000442
Tiembla	8	0.01832
Cabeza	3	0.2231
Cola	20	4.54 x 10⁻⁵
Hs	4	0.1353
Tmov	24.1017	5.84 x 10⁻⁶
Tslow	30	3.059 x 10⁻⁷
Tparada	4.7931	0.09103

Tabla 7.6. Comparaciones pareadas entre tratamientos en *Podarcis pityusensis* de la isla de Ibiza (valor crítico= 13.11237 para $\alpha < 0.05$. En negrita se señalan las comparaciones pareadas con diferencias estadísticamente significativas)

VARIABLES	CONTROL- HIPPOCREPIS	CONTROL- PUNGENTE	HIPPOCREPIS- PUNGENTE
Mov	16.5	7.5	24.0
Q	18.5	6.5	25.0
Slow	22.5	0.0	22.5
Latencia TF	9.0	4.5	13.5
Morro	19	1	20
Arrastra	17.0	6.5	23.5
Araña	20	4	16
Cola	15	0	15
Tmov	19.5	6.0	25.5
Tslow	22.5	0.0	22.5

Las lagartijas de Sal Rossa tienen tasas de movimiento similares en los cuatro tratamientos experimentales (Figura 7.5). Lo mismo sucede en el resto de variables registradas, aunque en el caso de la locomoción en *Slow* se observó la misma con más frecuencia en el terrario con olor de culebra de herradura, pero sin que se obtuvieran diferencias estadísticamente significativas entre ninguno de los tratamientos (Tabla 7.4).

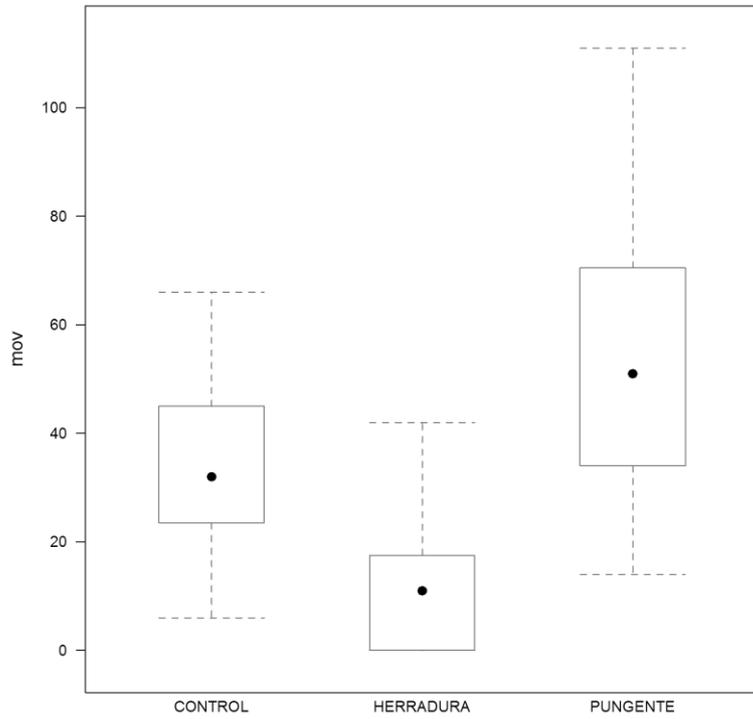


Fig. 7.1. Movimiento de *P. pityusensis* de la isla de Ibiza en terrarios experimentales sin olor, con olor pungente y con olor de culebra de herradura

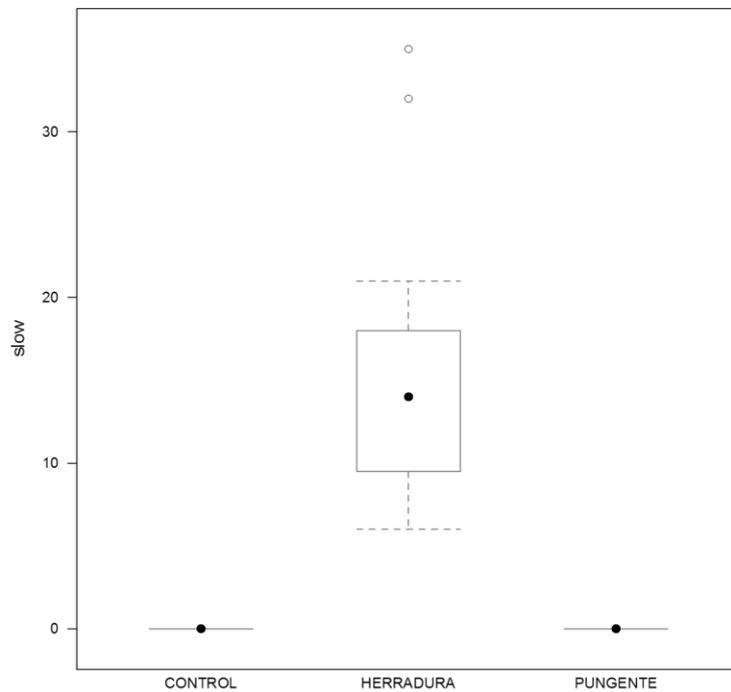


Fig. 7.5. Movimiento en *Slow* en *P. pityusensis* de la isla de Ibiza con los tratamientos control sin olor, pungente y culebra de herradura

Tabla 7.7. Prueba de Friedman para medidas repetidas en *Podarcis pityusensis* de la Isla de Ibiza, empleando a la culebra de escalera, *Rhinechis scalaris* como olor de la especie depredadora (en negrita se señalan las conductas en las cuales se observaron diferencias estadísticamente significativas entre los tratamientos)

Variables	χ^2 Friedman (gl=2)	P
Latencia mov	3.4915	0.1745
Mov	2.678	0.2621
Q	0.8475	0.6546
Slow	4	0.1353
Latencia TF	7.7627	0.02062
TF	3.7627	0.1524
Morro	3.7586	0.1527
Arrastra	0.5333	0.7659
Araña	0.7119	0.7005
Cabeza	2.7636	0.2511
Cola	4	0.1353
Tmov	0.9333	0.6271
Tslow	4	0.1353
Tparada	0.9333	0.6271

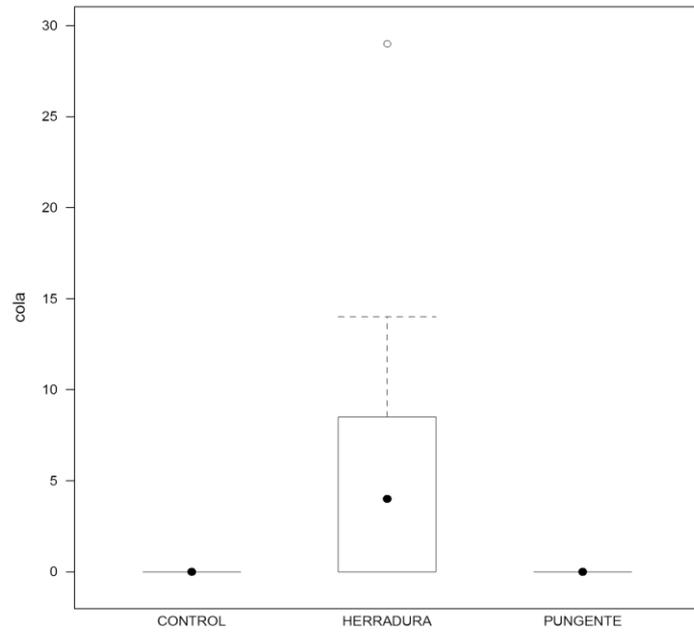


Fig. 7.3. Número de ondulaciones de cola en *Podaricus pityusensis* de Ibiza con los tratamientos, Control sin olor, pungente y culebra de Herradura.

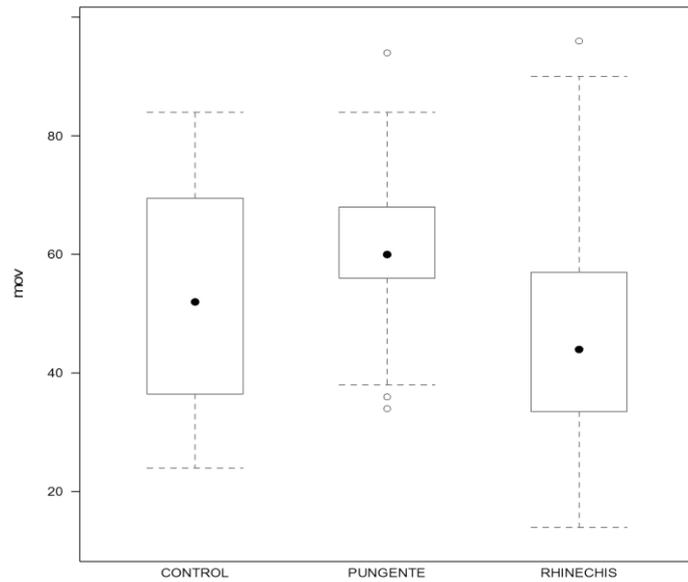


Fig. 7.4. Número de movimientos realizados por *P. pityusensis* con los tratamientos con control sin olor, pungente y culebra de Escalera

Tabla 7.8. Prueba de Friedman para medidas repetidas en *Podarcis pityusensis* de la Isla de Sal Rossa, empleando a las culebras de escalera, *Rhinechis scalaris* y de herradura, *Hemorrhois hippocrepis*, como olores de las especies depredadoras (en negrita se señalan las conductas en las cuales se observaron diferencias estadísticamente significativas entre los tratamientos)

Variables	χ^2 Friedman (gl=3)	P
Latencia mov	6.7953	0.07869
Mov	3.88	0.2747
Q	3.7192	0.2934
Slow	2.5472	0.4668
Latencia TF	0.76	0.859
TF	6.7852	0.07907
Morro	5.4527	0.1415
Arrastra	6.6	0.0858
Araña	0.1007	0.9918
Cabeza	6.1479	0.1046
Cola	2	0.5724
Tmov	6.3423	0.09609
Tslow	2.7222	0.4365
Tparada	5.8591	0.1187

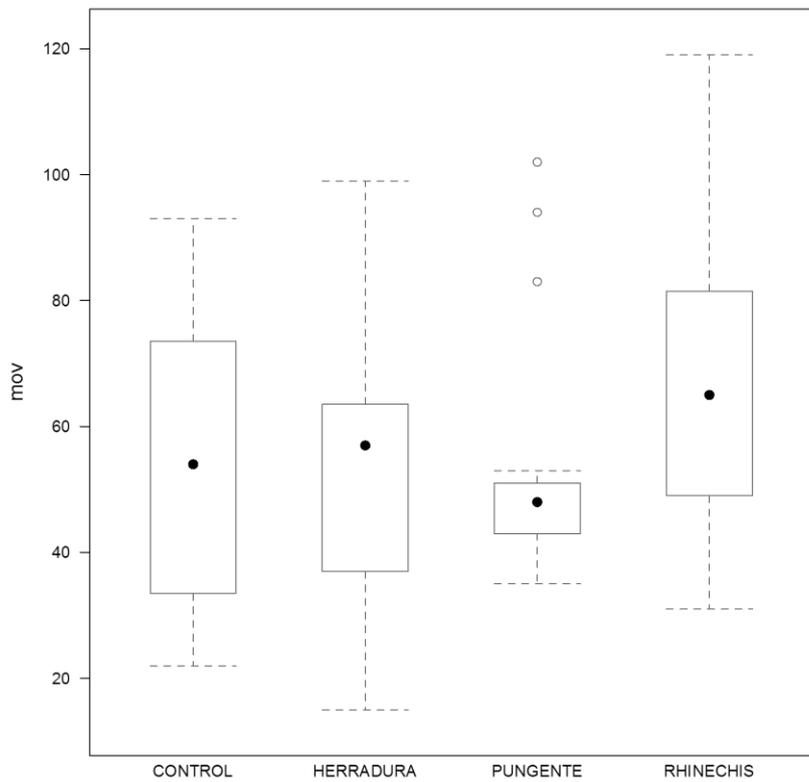


Fig. 7.5. Movimiento durante las pruebas en terrarios experimentales de *P. pityusensis* de la isla de Sal Rossa

7.4. DISCUSIÓN

Los resultados indican que las lagartijas de las Pitiusas que habitan en la isla de Ibiza son capaces de reconocer las señales químicas procedentes de la culebra introducida más abundante, *H. hippocrepis*. Por el contrario, no reconocen las señales químicas de *R. scalaris*, especie mucho menos frecuente. De hecho, los informes actuales parecen indicar que la culebra de herradura está ejerciendo una presión de depredación sobre *P. pityusensis*, mientras que no se tiene constancia de que suceda lo mismo en el caso de la culebra de escalera. De cualquier modo, quizás el resultado más sorprendente corresponde al islote de Sal Rossa. En el mismo habitan lagartijas que, supuestamente, nunca han tenido un contacto directo con las dos culebras terrestres, ya que la introducción de éstas es sumamente reciente y, obviamente, posterior al

aislamiento de Sal Rossa respecto a la costa de Ibiza. Las lagartijas de Sal Rossa no reconocen las señales químicas de ninguna de las dos serpientes introducidas. Este resultado implicaría que el reconocimiento de *H. hippocrepis* por parte de las lagartijas de la isla de Ibiza sería la consecuencia de su contacto reciente con la misma y no el resurgir de capacidades sensoriales presentes en la especie. Por lo tanto, en *P. pityusensis* de la isla de Ibiza parece haberse verificado un proceso de aprendizaje extremadamente rápido, que permite, a los pocos años de la introducción de *H. hippocrepis*, su reconocimiento por una especie potencialmente peligrosa. Se abren aquí múltiples hipótesis explicativas. Por un lado, la rapidez del proceso podría implicar que la presión de depredación ejercida por la culebra de herradura es muy intensa, lo que ha conllevado el rápido aprendizaje del peligro que supone para las lagartijas. Si así fuera, nos hallaríamos ante un serio problema de conservación para la lagartija de las Pitiusas, si bien quizás mitigado por el reconocimiento de su rápida respuesta adaptativa a la presencia de las serpientes. Es obvio que hablar aquí de adaptación es prematuro y especulativo. Para probar esta hipótesis deberíamos llevar a cabo experimentos de discriminación olfativa con individuos neonatos de *P. pityusensis*, que permitieran establecer si el reconocimiento es o no genéticamente adquirido. Además, sería deseable ampliar los experimentos de discriminación incluyendo otras poblaciones de islotes costeros y lagartijas procedentes de Formentera, donde también se ha detectado la presencia de *H. hippocrepis*.

Se abre así un interesante panorama de futuros estudios, de la mayor importancia para la conservación de una de las dos lagartijas endémicas de Baleares.

Capítulo 8

Discusión general

Los resultados indican que la respuesta antidepredadora es extraordinariamente variable en los lacértidos. En la misma pueden influir, tanto factores derivados de la historia evolutiva de cada población, como variables ambientales actuales. Una de las primeras estrategias preventivas de las presas para hacer frente al riesgo de depredación es la selección de hábitats seguros. De esta forma, los animales pueden optimizar sus requerimientos mientras minimizan el riesgo de depredación. Muchas especies valoran el riesgo mediante la distancia a un refugio que ofrezca protección frente a los depredadores (Lima, 1993). Una respuesta generalizada de las presas ante un incremento en el riesgo de depredación es la disminución de la actividad para evitar los encuentros con los depredadores o para evitar el ataque de depredadores que puedan localizar a las presas por su movimiento. Sin embargo, cuando el movimiento es necesario, debido a requerimientos alimenticios o reproductivos, los animales deben modificar sus patrones de locomoción para disminuir su vulnerabilidad a ser capturados mientras se desplazan en situaciones de alto riesgo de depredación (McAdam y Kramer, 1998). Otra serie de estrategias antidepredadoras preventivas serían la modificación de la actividad y los patrones de locomoción (McAdam y Kramer, 1998), como por ejemplo la adquisición de movimientos lentos y pausados. Por esa razón, en nuestro estudio hemos abordado las diferencias observadas entre los tratamientos en conductas como la locomoción de huida, la adquisición de movimientos lentos (*Slow*) e, inicialmente, la inmovilidad, como indicadores de que una señal química ha sido detectada.

Además, cuando la presa encuentra al depredador, en vez de huir de forma inmediata puede optar por emitir algún tipo de señal dirigida al depredador. Estas señales pueden intentar intimidar al depredador o indicar que la presa es venenosa, como en el caso de las presas aposemáticas, pero en algunos casos sirven,

aparentemente, para demostrar al depredador la buena condición física de la presa y su habilidad para escapar. Este último tipo de señales que son costosas y honestas (Zahavi, 1977; Grafen, 1990), funcionan cuando el depredador decide continuar o abandonar el ataque como resultado únicamente de la información transmitida por la señal emitida por la presa (Woodland et al., 1980). El movimiento de las patas anteriores (variable Hs) observado en las lagartijas podría entrar de lleno en esta categoría y su aparición en las pruebas con tratamiento de olor de serpiente depredadora así parece demostrarlo.

Una de las variables más empleadas para estudiar la respuesta ante señales químicas de potenciales depredadores es la tasa de protrusiones linguales (TF, ver, por ejemplo, Thoen et al., 1986, Downes, 2002 y referencias incluidas). Aparentemente, el número de TFs por unidad de tiempo sería significativamente mayor en los tratamientos con olores de serpientes depredadoras. De hecho, en muchos casos esta es la única variable tomada en consideración (Downes, 2002). Sin embargo, nuestros resultados indican que el número de TF varía de un modo impredecible y, al menos en los experimentos de la presente tesis, no parece reflejar un mayor reconocimiento de las señales químicas procedentes de serpientes depredadoras. Es más, en muchas ocasiones ha sido la única variable sin resultados estadísticamente significativos entre los tratamientos, cuando el resto de variables sí mostraban dichas diferencias. La tradición, unida a la evidente utilidad de esta variable en otros estudios de discriminación olfativa de conespecíficos o de alimentos, parecen ser las razones para el uso continuo de esta variable. Sin embargo, ya desde los primeros estudios de detección de señales químicas procedentes de serpientes, se puso de manifiesto que la tasa de TFs no era fiable si no iba unida a la aparición de diferencias en otras variables. Así, Thoen et al. (1986) señalaban que se observó una elevada tasa de TFs en los tratamientos con señales químicas de la culebra de collar, *Natrix natrix*, que se empleaba como uno de los

controles pungentes en el experimento de estos autores. Del mismo modo, Van Damme y Quick (2001) estudiaron la capacidad de tres especies de lacértidos: *Archeolacerta bedriagae*, *Podarcis tiliguerta* y *Podarcis siculus* para detectar las señales químicas de una serpiente sauriófaga, *Hemorrhois viridiflavus*. También se evaluó esta capacidad frente a una especie no sauriófaga, *Natrix maura*. En el caso de *A. bedriagae* no encontraron diferencias significativas en los TFs realizados en la prueba con *Natrix maura* y la prueba con *C. viridiflavus*. Las otras dos especies, *P. tiliguerta* y *P. siculus*, no mostraron diferencias entre la prueba con *Natrix maura* y las pruebas de control y con colonia. Así, en un mismo estudio la tasa de TFs resulta significativamente definitiva para dos especies, pero irrelevante para otra. De hecho, Van Damme y Quick (2001) extraen sus conclusiones finales empleando también la aparición de otras conductas como la ondulación de la cola o la tasa de movimiento en los terrarios experimentales.

Por todo ello, nuestra conclusión es que el uso de TF y, obviamente, de la Latencia TF, debe llevarse a cabo con suma precaución y no permite, por sí solo, una interpretación clara de los resultados en los experimentos de discriminación de depredadores. Como Labra y Niemeyer (2004) señalan, es preferible basar las conclusiones de los trabajos sobre discriminación olfativa de depredadores en otras variables conductuales (ver una discusión más amplia en el capítulo 5 correspondiente a *I. galani*).

Incluso dentro del género *Iberolacerta*, se han hallado respuestas diferentes en cada especie respecto a las señales químicas de las serpientes depredadoras. En el caso de *I. galani*, los resultados indican que la lagartija leonesa reconoce plenamente, tanto a *C. austriaca* como a *V. seoanei* como especies depredadoras. Ignoramos que este reconocimiento equivalente es el resultado de un riesgo similar de depredación por parte

de ambas serpientes, a se debe a que la lagartija leonesa no responde diferencialmente a riesgos y dietas diferentes de sus potenciales depredadores, al igual que en el caso de *Podarcis muralis* estudiada por Amo et al. (2004).

Por el contrario, en el caso de *I. cyreni*, los experimentos llevados a cabo parecen indicar que la lagartija carpetana es capaz de reconocer las señales químicas de los dos ofidios terrestres más frecuentes en su hábitat, la víbora hocicuda y la culebra lisa europea. Sin embargo, dicho reconocimiento es diferente, de modo que resulta más intenso en el caso de *C. austriaca*. Vemos pues que en dos especies del mismo género, *I. galani* e *I. cyreni*, pueden aparecer sutiles diferencias en la intensidad de la respuesta ante los depredadores.

Por su parte, *I. aurelioi* es probablemente la especie estudiada que se halla en unas condiciones de mayor aislamiento. Su relación depredador-presa con la víbora áspid es prácticamente biunívoca, de modo que quizás la lagartija pallaresa es la única presa de *V. aspis* y viceversa. En esta situación, es comprensible que halláramos un intenso reconocimiento de las señales químicas del depredador por parte de la lagartija.

Por último, la situación en el caso de las lagartijas de Baleares resulta aún más variada. Por un lado, la lagartija balear, extinguida de las dos islas principales de Mallorca y Menorca (Pérez-Mellado, 2009) y sólo presente en islotes costeros, incluyendo el archipiélago de Cabrera, no parece detectar las señales químicas de las serpientes introducidas en Menorca. Este resultado resulta aún más llamativo en el caso de la isla de Colom, donde *P. lilfordi* convive con la culebra de escalera. De cualquier modo, este resultado demuestra que, con toda probabilidad, la lagartija balear no convivió durante su historia evolutiva con serpientes sauriófagas, o bien que, si tal convivencia existió, *P. lilfordi* ha perdido su capacidad de discriminación olfativa de ofidios depredadores. Sea cual sea la razón, este hecho conlleva que la lagartija balear

es, con toda probabilidad, extremadamente vulnerable a la introducción de ofidios sauriófagos. La notable excepción de la isla de Colom se debe, casi con seguridad, a que *R. scalaris* no depreda habitualmente sobre lagartijas (ver capítulo 6).

En cuanto a las dos especies alóctonas de lacértidos de Menorca. Por un lado resulta a primera vista sorprendente que la lagartija de Marruecos no reconozca a la culebra de cogulla, a pesar de que existen evidencias de que se trata de un depredador de la misma. Quizás el hecho de vivir en un hábitat rupícola de paredes prácticamente verticales, supone una defensa efectiva contra las serpientes y minimiza las probabilidades de encuentro con las mismas. Esta explicación sería relativamente aceptable para la población menorquina de *S. perspicillata*, de introducción relativamente reciente en la isla (Pérez-Mellado, 2005), pero se debilita notablemente cuando tomamos en consideración que *S. perspicillata* habita en el Norte de África en simpatria con *M. mauritanicus* que, probablemente es depredadora habitual de las lagartijas de Marruecos.

Finalmente, se ha demostrado que la lagartija de las Pitiusas reconoce de modo efectivo las señales químicas procedentes de la culebra de herradura, la más abundante de las tres especies recientemente introducidas en las Pitiusas. Sin embargo, la culebra de escalera no es reconocida como un depredador. De este modo, es probable que este reconocimiento diferencial sea un fiel reflejo de la importancia diferente de las dos especies de ofidios como depredadores de *P. pityusensis*.

Una última consideración es necesaria a la hora de interpretar los resultados. Es bien sabido que las presas tendrían una obvia ventaja selectiva si fueran capaces de establecer de modo fiable el riesgo **local** de depredación, ajustando la intensidad de su respuesta antidepredadora para que fuese acorde con el riesgo actual (Chivers et al., 2001; Brown y Laland, 2003). Así, a lo largo de su vida, las presas tienden a modificar

sus respuestas al riesgo de depredación, de forma que tales cambios pueden atribuirse a procesos de aprendizaje. La presión de depredación puede cambiar en una población de año a año, de estación en estación e incluso a cada momento y todo ello en función de una miríada de factores (Brown y Chivers, 2005). De este modo, aquellas presas que adopten la simple estrategia de evitación de la **totalidad de los potenciales depredadores** no estarán asumiendo el compromiso más óptimo entre la evitación de la depredación y otras actividades directamente relacionadas con su aptitud biológica (Lima y Dill, 1990).

Por el contrario, aquellas presas que sean capaces de tomar decisiones de evitación de la depredación de acuerdo con sus **experiencias recientes**, esto es, de acuerdo con sus procesos de aprendizaje, tendrían una clara ventaja selectiva. En otras palabras, los individuos que sean capaces de modificar sus pautas de conducta de acuerdo con la información aprendida, tendrán un mayor grado de flexibilidad en su respuesta a la depredación potencial (Brown y Laland, 2003).

Los ecosistemas insulares tienen, como una de sus características principales, el carácter impredecible de sus condiciones ambientales. Es más, especialmente en islas no oceánicas, cercanas a los continentes, este carácter impredecible incluye la frecuente llegada de competidores y depredadores alóctonos. Por el contrario, en las poblaciones continentales y en ambientes caracterizados por la elevada presión de depredación, podemos predecir que el riesgo de depredación tendrá una escasa variabilidad. Por lo tanto, la respuesta a un nuevo depredador se puede elicitar como respuesta generalizada de "reconocimiento innato" de **cualquier depredador potencial** (Breden et al., 1987; Riechert, 2005). De este modo, la respuesta a un nuevo depredador puede elicitar como evitación o respuesta, no porque el estímulo se haya reconocido como procedente de un depredador real, sino porque se trata de un estímulo novedoso. Tal respuesta se

califica frecuentemente de **neofobia** (Brown y Chivers, 2005). La neofobia puede ser adaptativa si la presión de depredación es un elevada, la diversidad de las especies es baja o ambas situaciones confluyen. Este podría ser el caso en los ecosistemas empobrecidos de alta montaña, donde existe una reducida biodiversidad y sólo unos pocos depredadores ejercen una elevada presión de depredación sobre unas pocas presas. En este sentido, es muy probable que las intensas respuestas antidepredadoras observadas en las lagartijas serranas del género *Iberolacerta* respecto a sus escasos depredadores terrestres sean respuestas generalizadas de tipo neofóbico. Sin embargo, hemos de resaltar el caso de *I. cyreni* que, aparentemente, es capaz de modular su respuesta antidepredadora en función de la especie presente, víbora hocicuda o culebra lisa europea.

Pero también es obvio que muchas especies carecen de la capacidad innata de reconocer a sus depredadores. Deben aprender dicho reconocimiento. Existen numerosos experimentos, especialmente en especies acuáticas, que demuestran que el reconocimiento de un depredador puede transmitirse de modo extremadamente rápido entre los individuos de una población (Brown et al., 1997). De modo que el aprendizaje social podría tener un papel relevante, especialmente en poblaciones de elevada densidad de presas. Desde nuestro punto de vista, éste podría ser el caso en la lagartija de las Pitiusas que habría aprendido a gran velocidad, en unos pocos años desde las primeras introducciones, a reconocer las señales químicas (y probablemente también las visuales) procedentes de los nuevos ofidios introducidos en Ibiza.

Así, las lagartijas de la isla de Ibiza habrían aprendido de modo extremadamente rápido a evitar a sus nuevos depredadores. Esta hipótesis es más parsimoniosa que la alternativa según la cual, la lagartija de las Pitiusas respondería de un modo intenso a un nuevo depredador introducido como consecuencia de un mecanismo de neofobia. O

dicho de otro modo, de evitación "innata" de cualquier depredador potencial. Si ése fuera el caso, no tendríamos una explicación plausible para los resultados obtenidos con las lagartijas de Sal Rossa, que no reconocen a dichos depredadores alóctonos.



Fig. 8.1. Juvenil de *Iberolacerta galani* en el Lago de La Baña donde se puede apreciar la fuerte coloración azulada de la cola.

Capítulo 9

Conclusiones

1. Las variables empleadas en los experimentos de reconocimiento se pueden incluir en tres grupos: las relacionadas con la inmovilidad, las relacionadas con la huida y las que tienen una función antidepredadora directa, como la ondulación de la cola y el movimiento de las extremidades anteriores. En general, el reconocimiento de las señales químicas procedentes de una especie depredadora ha implicado la existencia de diferencias estadísticamente significativas en la práctica totalidad de variables de los tres grupos. De este modo, el establecimiento de que una determinada especie es capaz de reconocer las señales químicas procedentes de un depredador ha podido realizarse sin ambigüedades.
2. En muchos casos, las variables de conductas antidepredadoras más específicas como la ondulación de la cola y el movimiento de las extremidades anteriores sólo se han elicitado ante la presencia de señales químicas del depredador.
3. El número de protrusiones linguales (TF) y su latencia, si bien ha sido dos de las variables más empleadas en trabajos anteriores de discriminación olfativa de depredadores, en nuestro caso han rendido muy pobres resultados y en la mayoría de los casos no hemos encontrado diferencias estadísticamente significativas entre el número de TFs elicitado por los estímulos químicos de los controles y el número elicitado por las señales químicas de los depredadores. Es recomendable el empleo prudente de dicha variable, siempre en conjunción con el resto de variables y conductas observables en los experimentos.

4. La lagartija leonesa, *Iberolacerta galani* posee una plena capacidad para el reconocimiento de las señales químicas procedentes de las dos especies de ofidios depredadores presentes en su área de distribución, la culebra lisa europea, *Coronella austriaca* y la víbora de Seoane, *Vipera seoanei*.

5. La lagartija pallaresa, *Iberolacerta aurelioi*, se halla en una situación de relación depredador-presa biunívoca con la víbora áspid, *Vipera aspis*. Esta estrecha relación se traduce en un intenso reconocimiento de las señales químicas procedentes de la serpiente por parte de la lagartija.

6. La lagartija carpetana, *Iberolacerta cyreni*, reconoce de forma efectiva las señales químicas procedentes de dos ofidios depredadores del Sistema Central, la víbora hocicuda, *Vipera latastei* y la culebra lisa europea, *Coronella austriaca*. En esta especie parece existir una sutil discriminación entre los dos depredadores, de modo que la presa reconocería a la culebra lisa europea como un depredador más frecuente que la víbora hocicuda.

7. La lagartija de Marruecos, aparentemente, no reconoce las señales químicas de los ofidios presentes en Menorca, aunque uno de ellos, la culebra de cogulla, se ha registrado como depredador de la especie.

8. La lagartija balear habitante de los islotes de Aire, Binicodrell y Colom no reconoce las señales químicas de los dos ofidios terrestres de Menorca. Probablemente porque esta especie nunca estuvo en contacto con dichas serpientes. La excepción la constituye la población de *Podarcis lilfordi* de la isla de Colom, que convive con la culebra de escalera, pero que tampoco reconoce a dicha especie como un depredador potencial.

9. Los individuos de lagartija de las Pitiusas, *Podarcis pityusensis*, procedentes de la isla de Ibiza reconocen las señales químicas procedentes de la culebra de herradura, *Hemorrhois hippocrepis*, recientemente introducida en Ibiza. Sin embargo, no reaccionan ante las señales químicas de la culebra de escalera, *Rhinechis scalaris*, notablemente menos abundante y que, probablemente, no ejerce una presión depredadora sobre *Podarcis pityusensis*.

10. Las lagartijas ibicencas procedentes del islote de Sal Rossa no reconocen a ninguna de las dos especies más frecuentes de ofidios terrestres introducidos en Ibiza y Formentera. Este hecho permite concluir que el reconocimiento de la culebra de herradura por parte de la lagartija de las Pitiusas se apoya sobre un proceso de aprendizaje extremadamente rápido que se ha verificado en los aproximadamente diez años transcurridos desde las primeras introducciones involuntarias de ofidios detectadas en las islas.

Capítulo 10

Referencias

- Amat, F., Pérez-Mellado, V., Hernández-Estévez, J. A., García Díez, T. (2008). Dietary strategy of a Pyrenean lizard, *Iberolacerta aurelioi*, living in a poor resources alpine environment. *Amphibia-Reptilia*, 29, 329-336.
- Amo, L., López, P., Martín, J. (2004). Chemosensory recognition and behavioral responses of wall lizards, *Podarcis muralis*, to scents of snakes that pose different risks of predation. *Copeia*, 2004, 691-696.
- Amo, L., López, P., Martín, J. (2006). Can wall lizards combine chemical and visual cues to discriminate predatory from non-predatory snakes inside refuges? *Ethology*, 112, 478-484.
- Aparicio, A., García-Cacho, L. (1998). *Geología del Sistema Central Español*. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid.
- Apfelbach, R., Blanchard, C. D., Blanchard, R. I., Hayes, R. A., McGregor, I. S. (2005). The effects of predator odors in mammalian prey species. A review of field and laboratory studies. *Neuroscience and Biobehavioural Reviews*, 29, 1123-1144.
- Arnold, E. N. (1984). Evolutionary aspects of tail shedding in lizards and their relatives. *Journal of Natural History*, 18, 127-169.
- Arnold, E. N. (1988). Caudal autotomy as a defense. En: *Biology of Reptilia, Vol. 16. Ecology B: Defense and Life History*. Pp. 35-273. Gans, C., Huey, R. B. (Eds.). Alan R. Liss, New York.
- Arnold, E. N., Oviden, D. (2002). *A Field Guide to the Reptiles and Amphibians of Britain and Europe*. Harper Collins Pub, London.

- Arnold, E. N., Arribas, O., Carranza, S. (2007). Systematics of the Palearctic and Oriental lizard tribe Lacertini (Squamata: Lacertidae: Lacertinae), with descriptions of eight new genera. *Zootaxa*, 1430, 1-86.
- Arribas, O. (1994). Una nueva especie de lagartija de los Pirineos Orientales: *Lacerta* (*Archaeolacerta*) *aurelioi* sp. nov. (*Reptilia: Lacertidae*). *Bollettino Museo regionale di Scienze naturali Torino*, 12, 327-351.
- Arribas, O. (1997). *Morfología, filogenia y biogeografía de las lagartijas de alta montaña de los Pirineos*. Tesis doctoral. Universidad Autónoma de Barcelona.
- Arribas, O. (1999). Taxonomic revision of the Iberian “Archaeolacertae” II: Diagnosis, morphology and geographic variation of ‘*Lacerta*’ *aurelioi* Arribas, 1994. *Herpetozoa*, 11, 155-180.
- Arribas, O. (2000). *Podarcis hispanica* (Lagartija ibérica), altitud excepcional en la Cordillera Pirenaica. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 11, 67-68.
- Arribas, O. (2004). *Lacerta aurelioi* Arribas, 1994. Lagartija pallaresa. En: *Atlas y Libro Rojo de los Anfibios y Reptiles de España*. Pp. 218-219. Pleguezuelos, J. M., Márquez, R., Lizana, M. (Eds.). Dirección General de Conservación de la Naturaleza - Asociación Herpetológica Española, Madrid.
- Arribas, O. (2010). Activity, microhabitat selection and thermal behavior of the Pyrenean Rock Lizards *Iberolacerta aranica* (Arribas, 1993), *I. aurelioi* (Arribas, 1994) and *I. bonnali* (Lantz, 1927). *Herpetozoa*, 23, 3-23.
- Arribas, O., Carranza, S. (2004). Morphological and genetic evidence of the full species status of *Iberolacerta martinezricai* (Arribas, 1996). *Zootaxa*, 634, 1-24.

- Arribas, O., Carranza, S., Odierna, G. (2006). Description of a new endemic species of mountain lizard from Northwestern Spain: *Iberolacerta galani* sp. nov. (Squamata: Lacertidae). *Zootaxa* 1240, 1-55.
- Barbadillo, L. J., Bauwens, D., Barahona, F., Sánchez-Herraiz, M. J. (1995). Sexual differences in caudal morphology and its relation to tail autotomy in lacertid lizards. *Journal of Zoology*, 236, 83-93.
- Bea, A. (1998). *Vipera aspis* (Linnaeus, 1758). En: *Fauna Ibérica. Vol. 10, Reptiles*. Pp. 469-480. Salvador, A. (Coord.). Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid.
- Bea, A., Braña, F. (1998). *Vipera latatei* Lataste, 1879. En: *Fauna Ibérica. Vol. 10, Reptiles*. Pp. 489-497. Salvador, A. (Coord.). Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid.
- Bea, A., Braña, F., Baron, J. P., Saint-Girons, H. (1992). Régimes et cycles alimentaires des Vipères Européennes (Reptilia, Viperidae). *Année Biologique*, 31, 25-44.
- Bernis, F. (1968). La culebra de las islas Columbretes: *Vipera latastei*. *Boletín de la Real Academia Española de Historia Natural. (Biol.)*, 66, 115-133.
- Boulenger, G. A. (1905). A contribution to our knowledge of the varieties of the wall-lizard (*Lacerta muralis*). *Transactions of the Zoological Society of London*, 17, 351-436
- Braña, F. (1998a). *Vipera seoanei* Lataste, 1879. En: *Fauna Ibérica Vol. 10, Reptiles*. Pp. 489-497. Salvador, A. (Ed.). Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid.
- Braña, F. (1998b). *Natrix maura* (Linnaeus, 1758). En: *Fauna Ibérica Vol. 10, Reptiles*, 440-454. Salvador, A. (ed). Madrid: Consejo Superior de Investigaciones Científicas.

- Braña, F. (2002). *Vipera seoanei*. En: *Atlas y Libro Rojo de los Anfibios y Reptiles de España*. Pp. 301-302. Pleguezuelos, J. M., Márquez, R., Lizana, M. (Eds.). Dirección General de Conservación de la Naturaleza - Asociación Herpetológica Española, Madrid.
- Braña, F., Bea, A. (1997) *Vipera seoanei*. En: *Distribución y Biogeografía De Los Anfibios y Reptiles En España y Portuga*. Pp. 291-293. Pleguezuelos, J. M. (Ed.). Asociación Herpetológica Española, Granada.
- Braña, F., Bea, A., Saint-Girons, H. (1988). Composición de la dieta y ciclos de alimentación en *Vipera seoanei* Lataste, 1879. Variaciones en relación con la edad y el ciclo reproductor. *Munibe*, 40, 19-27.
- Breden, F., Scott, M. and Michel, E. (1987). Genetic differentiation for anti-predator behavior in the Trinidadian guppy, *Poecilia reticulata*. *Animal Behaviour*, 35, 618-620.
- Brito, J. C. (2003). Seasonal and daily activity patterns of *Vipera latastei* in northern Portugal. *Amphibia-Reptilia*, 24, 497-508.
- Brodie, E. D. Jr. (1977). Salamander anti-predator postures. *Copeia*, 1977, 523-535.
- Brown, G. E., Chivers, D. P., Smith, R. J. F. (1997). Differential learning rates of chemical versus visual cues of a northern pike by fathead minnows in a natural habitat. *Environmental Biology of Fishes*, 49, 89-96.
- Brown G. E., Chivers D. (2005). Learning as an Adaptive Response to Predation. En: *Ecology of predator-prey interactions*. Pp. 34-54. Barbosa, P., Castellanos (Eds.). Oxford University Press, Oxford.
- Brown, C., Laland, K. (2003). Social learning in fishes: a review. *Fish and Fisheries*. 4, 280-288.

- Burghardt, G. M. (1971). Chemical-cue preferences of new born snakes: influence of prenatal maternal experience. *Science*, 171, 921-923.
- Carranza, S., Arnold, E. N., Pleguezuelos, J. M. (2006). Phylogeny, biogeography, and evolution of two Mediterranean snakes, *Malpolon monspessulanus* and *Hemorrhois hippocrepis* (Squamata, Colubridae), using mtDNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 40, 532-546.
- Castilla, A .M., Gosá, A., Galán, P., Pérez-Mellado, V. (1999). Green tails in lizards of the genus *Podarcis*: do they influence the intensity of predation? *Herpetologica*, 55, 530-537.
- Chivers, D. P., Mirza, R. S., Bryer, P. J., Kiesecker, J. M. (2001). Threat-sensitive predator avoidance by slimy sculpins: understanding the importance of visual versus chemical information. *Canadian Journal of Zoology*, 79, 867-873.
- Chivers, D. P., Wildy, E. L., Kiesecker, J. M., Blaustein, A. R. (2001). Avoidance response of juvenile pacific tree frogs to chemical cues of introduced predatory bullfrogs. *Journal of Chemical Ecology*, 27, 1667-1676.
- Cirer, M. A. (1981). *La lagartija ibicenca y su círculo de razas. Estudio introductorio*. Conselleria d'Ecologia i Medi Ambient. Consell Insular d'Eivissa i Formentera.
- Cirer, A. M. (1987). New taxonomic proposition for *Podarcis pityusensis* Boscá, 1883. En: *Proceedings of the 4th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica, Nijmegen 1987*. Pp. 95-102. Van Gelder, J. J., Strijbosch, H., Bergers, P. J. M. (Eds.). Faculty of Sciences, Nijmegen Colom, G. (1991). *Las Ciencias Naturales en las Islas Baleares. Historia de sus progresos*. Palma: Direcció General de Cultura. Conselleria de Cultura, Educació i Esports. Govern de les Illes Balears.

- Cooper Jr., W. E. (1990). Chemical detection of predators by a lizard, the broadheaded skink (*Eumeces laticeps*). *Journal of Experimental Zoology* 256, 162-167.
- Cooper Jr., W. E. (1994). Chemical discrimination by tongue-flicking in lizards: a review with hypotheses on its origin and its ecological and phylogenetic relationships. *Journal of Chemical Ecology* 20, 439-487.
- Cooper, W. E. (1994). Chemical discrimination by tongue-flicking in lizards: a review with hypotheses on its origin and its ecological and phylogenetic relationships. *Journal of Chemical Ecology*, 20, 439-487.
- Cooper, W. E. (1998). Evaluation of swab and related tests as bioassay for assessing responses by Squamate reptiles to chemical stimuli. *Journal of Chemical Ecology*, 24, 841-866.
- Cooper, W. E. (2000). An adaptive difference in the relationship between foraging mode and responses to prey chemicals in two congeneric scincid lizards. *Ethology*, 106, 193-206.
- Cooper, W. E., Burghardt, G. M. (1990). A comparative analysis of scoring methods for chemical discrimination of prey by squamate reptiles. *Journal of Chemical Ecology*, 16, 45-65.
- Cooper, W. E., Martín, J., López, P. (2003). Simultaneous risks and differences among individual predators affect refuge use by a lizard, *Lacerta monticola*. *Behaviour*, 140, 27-41.
- Cooper, W. E., Pérez-Mellado, V., Vitt, L. J., Budzynski, B. (2003). Cologne as a pungency control in tests of lizard chemical discriminations: effects of concentration, brand, and simultaneous and sequential presentation. *Journal of Ethology* 21, 101-106.

- Cooper, W. E., van Wyk, J. (1994). Absence of prey chemical discrimination by tongue-flicking in an ambush-foraging lizard having actively foraging ancestors. *Ethology*, 97, 317-328.
- Crawley, M. J. (2007). *The R book*. Chichester, UK: John Wiley & Sons Ltd.
- Crochet, P. A., Chaline, O., Surget-Groba, Y., Debain, C., Cheylan, M. (2004). Speciation in mountains: phylogeography and phylogeny of the rock lizards genus *Iberolacerta* (Reptilia: Lacertidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 30, 860-866.
- Cupp, P. V., Jr. 1994. Salamanders avoid chemical cues from predators. *Animal Behaviour*, 48, 232-235.
- Detrait, J., Bea, A., Saint-Girons, H., Choumet, V. (1990). Les variations géographiques du venin de *Vipera seoanei* Lataste (1879). *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 115, 277-285.
- Dial, B. E., Fitzpatrick, L. C. (1983). Lizard tail autotomy: function and energetics of post autotomy tail movement in *Scincella lateralis*. *Science*, 219, 391-393.
- Dial, B. E., Schwenk, K. (1996). Olfaction and predator detection in *Coleonyx brevis* (Squamata: Eublepharidae), with comments on the functional significance of buccal pulsing in geckos. *Journal of Experimental Zoology*, 276, 415-424.
- Dial, B. E., Weldon, P., Curtis, B. (1989). Chemosensory identification of snake predators (*Phyllorhynchus decurtatus*) by banded geckos (*Coleonyx variegatus*). *Journal of Herpetology*, 23, 224-229.
- Downes, S. J. (2002). Does responsiveness to predator scents affect lizard survivorship? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 52, 38-42.

- Downes, S., Shine, R. (1998). Sedentary snakes and gullible geckos: predator-prey coevolution in nocturnal rock-dwelling reptiles. *Animal Behaviour*, 55, 1373-1385.
- Downes, S., Adams, M. (2001). Geographic variation in anti-snake behaviour: evolution of chemically-mediated defense tactics in a gecko. *Evolution*, 55, 175-205.
- Duguy, R. (1972). Notes sur la biologie de *Vipera aspis* L. dan les Pyrénées. *La Terre et la Vie*, 1, 98-117
- Endler, J.A. (1986). Defense against predators. En: *Predator-Prey relationships. Perspectives and Approaches from the study of Lower Vertebrates*. Pp. 109-134. Feder, M. E., Lauder, G.V. (Eds.). The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Flowers, M. A., Graves, B. M. (1997). Juvenile toads avoid chemical cues from snake predators. *Animal Behaviour*, 53, 641-646.
- Galán, P. (1988). Segregación ecológica en una comunidad de ofidios. *Doñana, Acta Vertebrata*, 15, 59-78.
- Galán, P. (1988). Segregación ecológica en una comunidad de ofidios. *Doñana, Acta Vertebrata* 15, 59-78.
- Galán, P. (1998). *Coronella austriaca* Laurenti, 1768. En: *Fauna Ibérica. Vol 10, Reptiles*. Pp. 364-375. Salvador, A. (Coord.), Ramos, M. A. et al. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
- García-París, M., Martín, C., Dorda, J., Esteban, M., (1989). *Los anfibios y Reptiles de Madrid*. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Madrid.
- Garrigues, T., Dauga, C., Ferquel, E., Choumet, V., Failloux, A. B. (2005). Molecular phylogeny of *Vipera* Laurenti, 1768 and the related genera *Macrovipera* (Reuss,

- 1927) and *Daboia* (Gray, 1842), with comments about neurotoxic *Vipera aspis aspis* populations. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 35, 35-47.
- Gillingham, J. C., Rowe, J., Weins, M. A. (1990). Chemosensory orientation and earth worm location by foraging Eastern gartersnakes, *Thamnophis s. sirtalis*. Pp. 522–532. En: *Chemical Signals in Vertebrates*. D. W. MacDonald, D. Müller-Schwarze, S. E. Natynczuk (Eds.). Oxford University Press, Oxford.
- Giraudoux, P. (2012). pgirmess: Data analysis in ecology. R package version 1.5.6.
- Goddard, P. (1984). Morphology, growth, food habits and population characteristics of the Smooth snake *Coronella austriaca* in Southern Britain. *Journal of Zoology*, 204, 241-257.
- Gosá, A. (2002). *Vipera aspis*. En: *Atlas y Libro Rojo de los Anfibios y Reptiles de España*. Pp. 295-297. Pleguezuelos, J. M., Márquez, R., Lizana, M. (Eds.). Dirección General de Conservación de la Naturaleza – Asociación Herpetológica Española. Madrid.
- Grafen, A. (1990). Biological signals as handicaps. *Journal of Thermal Biology*, 144, 517-546.
- Graves, B. M., Halpern, M. (1988). Neonate plains gartersnakes (*Thamnophis radix*) are attracted to conspecifics skin extracts. *Journal of Comparative Psychology*, 102, 251-253.
- Graves, B. M., Halpern, M., Friesen, J. L. (1991). Snake aggregation pheromones: source and chemosensory mediation in western ribbonsnakes (*Thamnophis proximus*). *Journal of comparative Psychology*, 105, 140-144.

- Greene, H. W. (1988). Antipredator mechanisms in reptiles. En: *Biology of Reptilia, Vol. 16. Ecology B: Defense and Life History*. Pp. 1-152. Gans, C., Huey R. B. (Eds.). Alan R. Liss, New York.
- Hailey, A., Davies, P. M. C. (1986). Diet and foraging behaviour of *Natrix maura*. *Herpetological Journal*, 1, 53-61.
- Halpern, M. (1987). The organization and function of the vomeronasal system. *Annual Review of Neuroscience*, 10, 325-362.
- Halpern, M. (1992). Nasal chemical senses in reptiles: structure and function. En: *Biology of the Reptilia, Vol. 18, Physiology E. Hormones, Brain, and Behavior*. Pp. 423-523. Gans, C., Crews, D. (Eds.). The University of Chicago Press, Chicago.
- Helfman, G. S. (1989). Threat-sensitive predator avoidance in damselfish-trumpetfish interactions. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 24, 47-58.
- Hirvonen, H., Ranta, E., Piironen, J., Laurila, A., Peuhkuri, N. (2000). Behavioral responses of naive Arctic charr to chemical cues from salmonid and non-salmonid fish. *Oikos*, 88, 191-199.
- Kats, L. B., Dill, L. M. (1998). The scent of death: chemosensory assessment of predation risk by prey animals. *Ecoscience*, 5, 361-394.
- Kotsackis, T. (1981). Le lucertole (Iacertidaer, Squamata) del Pliocene, Pleistocene e Olocene delle Baleari. *Boletín de la Sociedad de Historia Natural de Balears*, 25, 135-150.
- Labra, A., Niemeyer, H. M. (2004). Variability in the assessment of snake predation risk by *Liolaemus* lizards. *Ethology*, 110, 649-662.
- Lenk, P., Joger, U., Wink, M. (2001). Phylogenetic relationships among European ratsnakes of the genus *Elaphe* Fitzinger Basec on mitochondrial DNA. *Amphibia-Reptilia*, 22, 329-339.

- Lima, S. L., Dill, L. M. (1990). Behavioural decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, 68, 619-640.
- Lima, S.L. (1993). Ecological and evolutionary perspectives on escape from predatory attack. *Wilson Bulletin*, 105: 1-47.
- Lima, S.L. (1998). Stress and decision making under the risk of predation: recent developments from behavioral, reproductive, and ecological perspectives. *Adv. Stud. Behav.* 27: 215-290.
- Livet, F., Bons, J. (1981). Le peuplement héripetologique d'un massif du Haut-Languedoc. II. Influence de quelques facteurs sur la répartition des reptiles. *La Terre et al Vie*, 36, 603-620.
- Lizana, M., Ciudad, M. J., Pérez Mellado, V. (1988). Distribución altitudinal de la herpetofauna en el Macizo Central de la Sierra de Gredos. *Revista Española de Herpetología*, 3, 55-67.
- Luiselli, L. M., Agrimi, U. (1991). Composition and variation of the diet of *Vipera aspis francisciredi* in relation to age and reproductive stage. *Amphibia-Reptilia*, 12, 137-144
- Mallow, D., Ludwig, D., Nilson, G. (2003). *True Vipers. Natural History and Toxinology of Old World Vipers*. Krieger Publishing Company, Malabar, Florida.
- Martín, J. (1992). *Consecuencias Ecológicas de la Pérdida de la Cola en la Lagartija Serrana, Lacerta monticola*. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid.
- Martín, J., Salvador, A. (1993). Tail loss and foraging tactics of Iberian rock-lizards, *Lacerta monticola*. *Oikos*, 66, 318-324.

- Martín, J., Salvador, A. (1997). Microhabitat selection by the Iberian rock-lizard *Lacerta monticola*: effects on density and spatial distribution of individuals. *Biological Conservation*, 79, 303-307.
- Martín, J., López, P. (2003). Ontogenetic variation in antipredatory behavior of Iberian-rock lizards (*Lacerta monticola*): effects of body size dependent thermal exchange rates and costs of refuge use. *Canadian Journal of Zoology*, 81, 1131-1137.
- Martín, J., López, P., Polo, V. (2009). Temporal patterns of predation risk affect antipredator behaviour allocation by Iberian rock lizards. *Animal Behaviour*, 77, 1261-1266.
- Martín, J., Luque-Larena, J. J., López, P. (2009). When to run from an ambush predator: balancing crypsis benefits with costs of fleeing in lizards. *Animal Behaviour*, 78, 1011-1018.
- Mason R. T., Parker M. R. (2010). Social behavior and pheromonal communication in reptiles. *Journal of Comparative Physiology A*, 196, 729-749.
- Mathis, A., Vincent, F. (2000). Differential use of visual and chemical cues in predator recognition and threat sensitive predator-avoidance responses by larval newts (*Notophthalmus viridescens*). *Canadian Journal of Zoology*, 78, 1646-1652.
- Mayer, W., Arribas, O. (1996). Allozyme differentiation and relationship among the Iberian-Pyrenean Mountain Lizards (Squamata: Sauria: Lacertidae). *Herpetozoa*, 9, 57-61.
- Mayer, W., Arribas, O. (2003). Phylogenetic relationships of the European lacertid genera *Archaeolacerta* and *Iberolacerta* and their relationships to some other 'Archaeolacertae' (sensu lato) from Near East, derived from mitochondrial DNA

- sequences. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 41, 157-161.
- McAdam, A.G., Kramer, D.L. (1998). Vigilance as a benefit of intermittent locomotion in small mammals. *Animal Behaviour*, 55, 109-117.
- McCain, C.M. (2010). Global analysis of reptile elevational diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19, 541-553.
- McCarthy, T. M., Fisher, W. A. (2000). Multiplepredator-avoidance behaviours of the fresh water snail *Physella heterostrophapomila*: responses vary with risk. *Freshwater Biology*, 44, 387-397.
- Mejías, R. y Amengual, J. (2000). *Llibre vermell dels vertebrats de les Balears*. Palma. Conselleria de Medi Ambient (Documents Tècnics de Conservació, 8).
- Melendro, J., Gisbert, J., (1976). Contribución al estudio de *Lacerta monticola* en la Sierra de Gredos (Ávila, España). *Doñana, Acta Vertebrata*, 3, 89-92.
- Minton, S. A. (1976). Serological relationships among some congeneric north-american and eurasian colubrid snakes. *Copeia*, 1976, 672-678.
- Monney, J. C. (1990). Régime alimentaire de *Vipera aspis* L. (Ophidia, Viperidae) dans les préalpes bernoises (Ouest de la Suisse). *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 53, 40-49
- Monney, J. C. (1993). Predation of lizards and frogs by adult vipers, *Vipera aspis*, in the Bernese Prealpine region (West Switzerland). *Amphibia-Reptilia*, 14, 93-95.

- Montori, A., Llorente, G. A., Alonso-Zarazaga, M. A., Arribas, O., Ayllón, E., Bosch, J., Carranza, S., Carretero, M. A., Galán, P., García-París, M., Harris, D. J., Lluch, J., Márquez, R., Mateo, J. A., Navarro, P., Ortíz, M., Pérez-Mellado, V., Pleguezuelos, J. M., Roca, V., Santos, X., Tejedo, M. (2005). *Lista patrón actualizada de la herpetofauna española. Conclusiones de nomenclatura y taxonomía para las especies de anfibios y reptiles de España*. AHE, Barcelona.
- Mori, A. (1990). Tail vibration of the Japanese grass lizard *Takydromus tachydromoides* as a tactic against a snake predator. *Journal of Ethology*, 8, 81-88.
- Mori, A. y Hasegawa, M. (1999). Geographic differences in behavioural responses of hatchling lizards (*Eumeces okadae*) to snake-predator chemicals. *Japanese Journal of Herpetology*, 18, 45-56.
- Naulleau, G. (1964). Premières observations sur le comportement de chasse et de capture chez les vipères et les couleuvres. *La Terre et la Vie*, 1, 54-76.
- Nieto-Feliner, G. (1985). Estudio crítico de la flora orófila del suroeste de León: Montes Aquilianos, Sierra del Teleno y Sierra de la Cabrera. Monografías del Real Jardín Botánico. CSIC. *Ruizia*, 2, 1-239.
- Oliver, J.A. y Álvarez, C. (2010). Rèptils i amfibis introduïts a les Balears. *Seminari sobre espècies introduïtes i invasores a les Illes Balears*. Pp. 53-58. En: Álvarez, C. (Ed.). Conselleria de Medi Ambient i Mobilitat, Palma.
- Oliver, J. A., Escandell, J., Alvarez, C. (2008). Introduccions de col.lúbrids mediterranis a Mallorca i Pitiüses: En: V *Jornades de Medi Ambient de les Illes Balears. Ponències i Resums*. Pp. 153-154. Pons, G. X. (Ed.). Sociedad de Historia Natural de Balears, Palma de Mallorca.
- Ortega, Z., Pérez-Mellado, V., Garrido, M., Guerra, C., Villa-García, A., Alonso-Fernández, T. (2014). Seasonal effects in thermal biology of *Podarcis lilfordi*

- (Squamata, Lacertidae) consistently depend on habitat traits. *Journal of Thermal Biology*, 39, 32-39.
- Palacios, F., Salvador, A. (1974). Primeros datos sobre la reproducción de *Lacerta monticola* en Iberia. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural. (Biol.)*, 72, 243-244.
- Pape, T., Arribas, O. (1999). *Sarcophaga protuberans* Pandelle. An Old World predator of lizard eggs (Diptera: Sarcophagidae; Reptilia: Lacertidae). *Studia Dipterologica*, 6, 73-87.
- Parellada, X., Santos, X. (2002). Caudal luring in free-ranging adult *Vipera latasti*. *Amphibia-Reptilia*, 23, 343-347.
- Patterson, J. W., Davies, P. M. C. (1982). Predatory Behavior and Temperature Relations in the Snake *Natrix maura*. *Copeia*, 1982, 472-474.
- Perera, A. (2005). *Autoecología de Lacerta perspicillata: efectos de la insularidad en un lacértido continental*. Tesis Doctoral. Universidad de Salamanca.
- Perera, A., Pérez-Mellado, V., Carretero, M. A., Harris, D. J. (2006). Variation between populations in the diet of the Mediterranean lizard *Lacerta perspicillata*. *Herpetological Journal*, 16, 107-113.
- Pérez-Mellado, V. (1982). Datos sobre *Lacerta monticola* Boulenger, 1905 (Sauria: Lacertidae) en el oeste del Sistema Central. *Doñana, Acta Vertebrata*, 9, 107-129.
- Pérez-Mellado, V., Salvador, A. (1988). The balearic lizard: *Podarcis lilfordi* (Gunther, 1874) (Sauria, lacertidae) of Menorca. *Arquivos do Museu Bocage, Nova Série*, 1, 127-195
- Pérez-Mellado, V. (1989). Estudio ecológico de la lagartija balear. *Revista de Menorca*, 86, 159-171.

- Pérez-Mellado, V. (1997). *Lacerta monticola* Boulenger, 1905. En: *Distribución y biogeografía de los anfibios y reptiles en España y Portugal*. Pp. 225-227. Pleguezuelos, J. M. (Ed.). Monografías de Herpetología, Asociación Española de Herpetología, Universidad de Granada, Granada.
- Pérez-Mellado, V. (1998a). *Lacerta monticola* Boulenger, 1905. En: *Fauna Ibérica. Vol. 10. Reptiles*. Pp. 207-215. Salvador, A. (Coord.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
- Pérez-Mellado, V. (1998b). *Podarcis lilfordi* (Günther, 1974). En: *Fauna Ibérica. Vol. 10. Reptiles*. Pp. 272-282. Salvador, A. (Coord.), Ramos, M. A. et al. (Eds.). Museo nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
- Pérez-Mellado, V. (2002). *Lacerta monticola* Boulenger, 1905. Lagartija serrana. En: *Atlas y Libro Rojo de los Anfibios y Reptiles de España*. Pp. 228-230. Pleguezuelos, J. M., Márquez, R., Lizana, M. (Eds.). Dirección General de Conservación de la Naturaleza-Asociación Herpetológica Española, Madrid.
- Pérez-Mellado, V. (2005). *Amfibis i Rèptils. Enciclopèdia de Menorca. V: Vertebrats (volum 2). Amfibis i Rèptils*. Pp. 117-295. Obra cultural de Menorca. Maó.
- Pérez-Mellado, V. (2009). *Les sargantanes de les Balears*. Edicions Documenta Balear SL., Palma de Mallorca.
- Pérez-Mellado, V., Gil, M. J., Guerrero, F., Ciudad, M. J., Lizana, M. (1987). Feeding habits of *Lacerta monticola* Boulenger 1905 in the Sierra de Gredos (Central Spain). Pp. 73. En: Van Gelder, J. J., Strijbosch, H., Bergers, P. J. M. (Eds.). *Proceedings of the 4th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica*. Nijmegen, Holanda.

- Pérez-Mellado, V., Gil, M. J., Guerrero, F., Pollo, C., Rodríguez-Merino, E., Marco, A., Lizana, M. (1988). Uso del espacio y del tiempo en *Lacerta monticola* de la Sierra de Gredos. *Graellsia*, 44, 65-80.
- Pérez-Mellado, V., Corti, C. (1993). Dietary adaptation and herbivory in lacertid lizards of the genus *Podarcis* from western Mediterranean islands (Reptilia: Sauria). *Bonner Zoologische Beiträge*, 44, 193-220.
- Pérez-Mellado, V., Corti, C., Lo Cascio, P. (1997). Tail autotomy and extinction in Mediterranean lizards. A preliminary study of continental and insular populations. *Journal of Zoology*, 243, 533-541.
- Pleguezuelos, J. M. (1998). *Elaphe scalaris*. En: *Fauna Ibérica, Vol. 10, Reptiles*. Pp. 390-407. Salvador, A. (Coord). Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Madrid.
- Pleguezuelos, J. M., Moreno, M. (1989). Alimentación primaveral de *Natrix maura* (Linné, 1758) (Ophidia, Colubridae) en el SE. de la Península Ibérica. *Revista Española de Herpetología*, 3, 221-236.
- Pleguezuelos J. M., Honrubia, S. (1997). La Culebra de escalera. En: *Distribución y Biogeografía de los anfibios y reptiles de España y Portugal*. Pleguezuelos, J. M., Martínez-Rica, J. P. (Eds.). *Monografías de la Revista Española de Herpetología*, 3, 264-266.
- Pleguezuelos, J. M., Feriche, M. (2003). *Anfibios y reptiles*. Los Libros de la Estrella nº 18. Granada, Guías de la Naturaleza. Diputación de Granada, Granada.
- Pleguezuelos, J. M., Feriche, M. (2004). *Coluber hippocrepis* Linnaeus, 1758. Culebra de herradura. En: *Atlas y libro rojo de los anfibios y reptiles de España*. Pp. 266-268.

- Pleguezuelos, J. M., Márquez, R., Lizana, M. (Eds.). Dirección General de Conservación de la Naturaleza, Asociación Herpetológica Española, Madrid
- Pottier, G., Arlot, P., Dohogner, R., Vacher, J. P. (2001). Nouvelles données sur la distribution de la Vipère de Seoane *Vipera seoanei* Lataste, 1879 (Ophidia, Viperidae) en France. *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, 99, 37-44.
- Proschowsky, A. (1930). Reproduction du *Rhinechis scalaris*. *Bulletin de la Société Nationale d'Acclimatation de France*, 77(2). 28.
- R Development Core Team (2013). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Riechert, S .E. (2005). Patterns of Inheritance of Foraging Traits in Predators. En: *Ecology of predator-prey interactions*. Pp. 55-75. Barbosa, P., Castellanos (Eds.). Oxford University Press, Oxford.
- Roth, T. C., Cox, J. C., Lima, S. L. (2008). Can foraging birds assess predation risk by scent? *Animal Behaviour*, 76, 2021-2027.
- Rugiero, L., Capula, M., Filippi, E., Luiselli, L. (1995). Food habits of mediterranean populations of the smooth snake (*Coronella austriaca*). *Herpetological Journal*, 5, 316-318.
- Saint-Girons, H. (1971). Les vipères d'Europe occidentale. En: *La grande Encyclopédie de la Nature. Les Reptiles, vol XI*. Pp. 609-636. Bordas. Paris.
- Saint-Girons, H. (1975). Observations préliminaires sur la thermorégulation des vipères d'Europe. *Vie et Milieu*, 25, 137-168.
- Saint-Girons, H. (1983). Régime et rations alimentaires des serpents. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 108, 431-437.

- Saint-Girons, H., Duguay, R. (1976). Écologie et position systématique de *Vipera seoanei* Lataste, 1879. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 101, 325-339.
- Saint-Girons, H., Bea, A., Braña, F. (1986). La distribución de los diferentes fenotipos de *Vipera seoanei* Lataste, 1879, en la región de los Picos de Europa (Norte de la Península Ibérica). *Munibe*, 38, 121-128.
- Saint-Girons, H., Detrait, J. (1992). Étude électrophoretique des venins de Viperinae du Genera *Vipera*: Variations des proteinogrammes et implications phylogenetiques. *Bulletin de la Société zoologique de France*, 117, 399-412.
- Salvador, A. (1984). A taxonomic study of the Eivissa wall lizard, *Podarcis pityusensis* Boscá 1883. *Biogeography and Ecology of the Pityusic Islands*. Pp. 393-427. En: Kuhbier, H., Alcover, J. A., Guerau d'Arellano Tur, C. (Eds.). Dr. W. Junk, The Hague.
- Salvador, A., Pleguezuelos, J. M. (2002). *Reptiles españoles. Identificación, historia natural y distribución*. Canseco Ed., Talavera de la Reina.
- Santos, X., Llorente G. A. (1998). Sexual and size-related differences in the diet of the snake *Natrix maura* from the Ebro Delta, Spain. *Herpetological Journal*, 8, 161-165.
- Santos, X., Vilardebo, E., Casals, F., Llorente, G. A., Vinyoles, D., De Sostoa, A. (2006). Wide food availability favours intraspecific trophic segregation in predators: the case of a water snake in a Mediterranean river. *Animal Biology* 56, 299-309.
- Santos, X., Llorente, G. A., Pleguezuelos, J. M., Brito, J. C., Fahd, S., Parellada, X. (2007). Variation in the diet of the Lataste's viper *Vipera latastei* in the Iberian Peninsula: seasonal, sexual and size-related effects. *Animal Biology*, 57, 49-61.

- Schätti, B. (1982). Bemerkungen zur ökologie, verbreitung und intraspezifischen variation der vipernatter, *Natrix maura* (Linné, 1758) (Reptilia, Serpentes). *Revue Suisse de Zoologie*, 89, 521-542.
- Schleich, H. H., Kastle, W., Kabisch, K. (1996). *Amphibians and Reptiles of North Africa*. Koeltz Scientific Publishers, Koenigstein.
- Schwenk, K. (1995). Of tongues and noses: chemoreception in lizards and snakes. *Trends in Ecology and Evolution* 10, 7-12.
- Semlitsch, R. D., Gavasso, S. (1992). Behavioural responses of *Bufo bufo* and *Bufo calamita* tadpoles to chemical cues of vertebrate and invertebrate predators. *Ethology, Ecology and Evolution*, 4, 165-173.
- Sherbrooke, W. C. (2008). Antipredator responses by Texas horned lizards to two snake taxa with different foraging and subjugation strategies. *Journal of Herpetology*, 42, 145-152.
- Sih, A. (1987). Predators and prey lifestyles: an evolutionary and ecological overview. En: *Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities*. Pp: 203-224. Kerfoot, W. C., Sih, A. (Eds.). Univ Press of New England, Hanover.
- Stapley, J. (2003). Differential avoidance of snake odours by a lizard: evidence for prioritised avoidance based on risk. *Ethology*, 109, 785-796.
- Toen, C., Bauwens, D., Verheyen, R. F. (1986). Chemoreceptive and behavioural responses of the common lizard *Lacerta vivipara* to snake chemical deposits. *Animal Behaviour*, 34, 1805-1813.
- Ursenbacher, S., Conelli, A., Golay, P., Monney, J. C., Zuffi, M. A. L., Thiery, G., Durand, T., Fugamalli, L. (2006). Phylogeography of the asp viper (*Vipera aspis*)

- inferred from mitochondrial DNA sequence data: Evidence for multiple Mediterranean refugial areas. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 38, 546-552.
- Valverde, J. A. (1967). Estructura de una comunidad de vertebrados terrestres. Monografías de la Estación Biológica de Doñana, 1, 1-218. CSIC, Madrid.
- Van Damme, R., Castilla, A. M. (1996). Chemosensory predator recognition in the lizard *Podarcis hispanica*: effects of predation pressure relaxation. *Journal of Chemical Ecology*, 22, 13-22.
- Van Damme, R., Quick, K. (2001). Use of predator chemical cues by three species of lacertid lizards (*Lacerta bedriagae*, *Podarcis tiliguerta*, and *Podarcis sicula*). *Journal of Herpetology*, 35, 27-36.
- Van Damme, R., Bauwens, D., Thoen, C., Vanderstighelen, D., Verheyen, R. F. (1995). Responses of naive lizards to predator chemical cues. *Journal of Herpetology*, 29, 38-43.
- Van Damme, R., Bauwens, D., Vanderstighelen, D., Verheyen, R. F. (1990). Responses of the lizard *Lacerta vivipara* to predator chemical cues: the effect of temperature. *Animal Behaviour*, 40, 298-305.
- Verbeek, B. (1972). Ethologische Untersuchungen an einiger europäischen Eidechsen. *Bonner Zoologische Beiträge*, 23, 122-151.
- Vermeij, G. J. (1994). The evolutionary interaction among species: selection, escalation, and coevolution. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 25, 219-236.
- Wade, E. (2001). Review of the False Smooth snake genus *Macroprotodon* (Serpentes, Colubridae) in Algeria with a description of a new species. *Bulletin of Natural History Museum of London (Zool)*, 67, 85-107

- Webb, J. K., Du, W. G., Pike, D. A., Shine, R. (2009). Chemical cues from both dangerous and nondangerous snakes elicit antipredator behaviours from a nocturnal lizard. *Animal Behaviour*, 77, 1471-1478.
- Weldon, P. J. (1990). Responses by vertebrates to chemicals from predators. En: *Chemical Signals in Vertebrates*. Pp. 500-521. MacDonald, D. W., Müller-Schwarze, D., Natynczuk, S. E. (Eds.). Oxford University Press, Oxford.
- Woodland, D. J., Jaafar, Z. y Knight, M. L. (1980). The 'pursuit deterrent' function of alarm signals. *American Naturalist*, 115, 748-753.
- Ydenberg, R. C., Dill, L. M. (1986). The economics of fleeing from predators. *Advances in the Study of Behaviour*, 16, 229-249.
- Zahavi, A. (1977). Reliability of communication systems and the evolution of altruism. En: *Evolutionary ecology*. Pp: 253-259. B. Stonehouse y C. M. Perrins (Eds.). MacMillan, London.
- Zuffi, M. A. L. (2002). A critique of the systematic position of the asp viper subspecies *Vipera aspis aspis* (Linnaeus, 1758), *Vipera aspis atra* Meisner, 1820, *Vipera aspis francisciredi* Laurenti, 1768, *Vipera aspis hugyi* Schinz, 1833 and *Vipera aspis zinnikeri* Kramer, 1958. *Amphibia-Reptilia*, 23, 191-213.

