

Estrategias vitales en
Psammodromus algirus:
efecto en velocidad de sprint

**MÁSTER EN CONSERVACIÓN, GESTIÓN Y
RESTAURACIÓN DE LA BIODIVERSIDAD**

UNIVERSIDAD DE GRANADA

MARÍA VIRTUDES RUBIÑO HISPÁN





ÍNDICE

1. RESUMEN	
2. INTRODUCCIÓN	3
2.1. Background	3
2.2. Especie de estudio	9
2.3. Objetivos del estudio	13
2.4. Hipótesis de trabajo	13
3. MATERIAL Y MÉTODOS	15
3.1. Área de estudio	15
3.1.1. Localización	15
3.1.2. Medio físico	15
3.1.3. Caracterización del hábitat de muestreos	16
3.1.4. Estaciones de seguimiento y captura	17
3.2. Condiciones de cautividad	19
3.3. Identificación de individuos	20
3.4. Medidas biométricas	21
3.5. Medición de velocidad de carrera	23
3.5.1. Activación del sistema inmunitario	23
3.6. Nota ética	25
3.7. Análisis de los datos	26
4. RESULTADOS	27
4.1. Efecto de la morfología en la velocidad de sprint	27
4.2. Efecto del sexo en la velocidad de sprint	28
4.3. Efecto de la altitud y el tratamiento en la velocidad de sprint	28
4.4. Efecto de la condición de gravidez en la velocidad de sprint	29
5. DISCUSIÓN	31
5.1. Consecuencias de la morfología y el sexo en la velocidad de sprint	31
5.2. Consecuencias de la altitud y la inmunosupresión en la velocidad de sprint	32
5.3. Compromiso entre reproducción y locomoción en las hembras de <i>Psammodromus algirus</i> en Sierra Nevada	33
6. CONCLUSIONES	34
7. REFERENCIAS	35
8. AGRADECIMIENTOS	44



1. RESUMEN

Dado el carácter ectotermo de los lacértidos, el ascenso en altitud supone una disminución en la disponibilidad térmica, debido al descenso gradual de temperatura. Esto disminuye el tiempo disponible para la realización de sus principales actividades, lo cual acentúa el compromiso existente entre ellas: termorregulación, reproducción, búsqueda de alimento y huida de depredadores, relacionadas estas con la velocidad de carrera. La activación del sistema inmune conlleva un consumo extra de recursos, intensificando este compromiso.

En este estudio, hemos comparado la velocidad de sprint en función del sexo, variables biométricas, activación o no del sistema inmune y estado de gravidez, en una especie de lacértido *Psammodromus algirus*, a lo largo de un gradiente altitudinal en la ladera sur de Sierra Nevada.

Encontramos diferencias significativas en el gradiente altitudinal, pero sin un patrón claro. La masa presentó una correlación significativamente negativa con la velocidad de carrera, mientras que la correlación con la longitud de la extremidad posterior fue positiva. Hallamos en los machos una velocidad de carrera significativamente mayor que en hembras. El tratamiento inmunodepresor redujo significativamente la velocidad de carrera. Mientras las variables morfológicas no tuvieron efecto significativo sobre la velocidad de sprint en las hembras grávidas, estas presentaron velocidades significativamente mayores que las no grávidas y con respecto a la altitud, las hembras procedentes de estaciones bajas corrieron más despacio que las hembras de estaciones medias y altas.



2. INTRODUCCIÓN

2.1. Background

Los sistemas caracterizados por un marcado gradiente altitudinal nos ofrecen un marco idóneo para estudiar cómo influyen sobre los seres vivos los factores ambientales que varían gradualmente con la altitud; estos sistemas a menudo imponen a los organismos que los habitan adaptaciones igualmente graduales. En cierto sentido, reproducen los cambios ambientales que ocurren en los gradientes latitudinales, pero en mucha menos distancia (Stevens 1992), lo cual los convierte en laboratorios naturales para estudiar estos gradientes ambientales con mucha más facilidad logística.

Dentro de un gradiente altitudinal, uno de los factores más relevantes que varía con la altitud es la temperatura ambiental (que disminuye en promedio entre 0.5-0.65°C por cada 100 m de ascenso). Esto afecta en especial a los organismos en los que la temperatura ambiental condiciona más acusadamente su fisiología, como es el caso de los vertebrados ectotermos (Huey 1991; Shine 2002), en comparación con vertebrados endotermos las necesidades energéticas de ectotermos terrestres son muy inferiores a los de endotermos de un tamaño corporal similar (Avery 1982), y el rendimiento está fuertemente asociado con el ambiente térmico donde se encuentre el individuo (Shine 2005).

Tomando los lacértidos como modelo de este tipo de estrategia ectotérmica, las actividades básicas consisten en búsqueda de pareja, huida de depredadores, termorregulación y búsqueda de alimento (Vitt & Pianka 1994). Por lo tanto, sus niveles de actividad están influenciados por los factores térmicos, siendo el tiempo que dedican a cada actividad variable y en algún caso impredecible (Díaz & Carrascal 1993). El ascenso en altitud supone acortar el periodo de actividad anual y circadiana, por ello se aumenta el periodo de hibernación (Busack & Jaksic 1982). Además un ascenso en altitud supone un menor tiempo disponible durante el año y el día para poder termorregular (Nelson & Gregory 2000), un menor tiempo disponible para la búsqueda de alimento (Díaz & Carrascal 1993) y por tanto la capacidad de acumular reservas (Van Damme et al. 1989; Carrascal et al. 1992). La menor acumulación de reservas con las que prepararse para pasar el invierno supone que los animales se enfrenten al periodo de hibernación en peores condiciones (Naya et al. 2008). Todos estos factores pueden influir en la tasa de mortalidad, ya que el menor consumo de



recursos (Avery 1982; Wikelski & Trillmich 1997) puede suponer una disminución en su capacidad inmunitaria (French et al. 2008).

Un bajo consumo de recursos puede incrementar el riesgo de depredación, ya que los reptiles podrían presentar una menor velocidad de escape frente a depredadores (Hertz et al. 1983; Sinervo & Losos 1991). El estado nutricional influye directamente en el estado fisiológico del animal, su estado fisiológico influye en la velocidad de carrera (Shine 2005) y todo influye potencialmente en el *fitness* del organismo (mayor supervivencia frente a predadores); por ello, la velocidad de la carrera en saurios es un rasgo utilizado frecuentemente para medir el *fitness* del individuo (Bonine & Garland 1999). Un mayor *fitness* implica mejora en la habilidad competitiva (Civantos 2000; Downes & Bauwens 2002), en la fecundidad (Sinervo et al. 1992; Downes 2001) y en la supervivencia (Ferguson & Fox 1984; Civantos et al. 1999; Díaz et al. 2005).

La velocidad en la carrera es un rasgo biológico de los reptiles que potencialmente condiciona la posibilidad de escapar de depredadores (López & Martín 2002; Husak & Fox 2006; Perry et al. 2004), además de ser un condicionante positivo en la búsqueda activa de presas (Irschick & Garland 2001; Lailvaux & Irschick 2006), influyendo directamente en la supervivencia del individuo (Martín & López 2001) y/o el éxito reproductivo en muchas especies animales (Peterson & Husak 2006; Husak et al. 2006; Husak & Fox 2006).

La velocidad de carrera está marcada por el dimorfismo sexual (DS) en lacértidos, especialmente factores como la talla (Braña 1996; Cox et al. 2003) y la forma corporal (Forsman & Shine 1995; Braña 1996; Olsson et al. 2002). Con respecto al DS en la forma corporal, las hembras presentan un tronco (porción del cuerpo que no incluye cabeza ni cola) relativamente más largo, lo que les aporta un mayor volumen donde albergar los huevos (Olsson et al. 2002), mientras que los machos presentan una cabeza relativamente mayor y unas extremidades relativamente más largas. Las extremidades posteriores en muchas especies de lacértidos en los que se poseen glándulas epidérmicas holocrinas sobre la superficie ventral del muslo (llamados por ello poros femorales) que exudan una secreción cerosa que se utiliza para la comunicación química (Cole 1966; Halpern 1992; Mason 1992). El número y tamaño de los poros femorales es mayor en machos, y su actividad aumenta durante la temporada de reproducción en respuesta a los crecientes niveles de andrógenos presentes (Cole 1966). Los poros femorales de las hembras son muchos más pequeños que en



machos, aunque desempeñan también el papel de comunicación (Iraeta et al. 2011). La composición química de las secreciones de las glándulas femorales informan de la calidad individual o estado de salud a los posibles parejas (Moreira et al. 2006; Martín & López 2006). Como consecuencia, extremidades más largas permitirán a los individuos tener más y de mayor tamaño estos poros femorales (Cole 1966).

Además, en lacértidos, la longitud de la extremidad posterior se considera un buen predictor individual en velocidad de sprint (Sinervo & Losos 1991; concretamente para *P. algirus* revisión, Martín & Avery 1998). En general, en lacértidos, se han seleccionado extremidades traseras más largas en individuos más veloces (Sinervo & Losos 1991; Bauwens et al. 1995), y está directamente relacionado con un incremento en la velocidad de sprint respecto a la dominancia en machos (Garland et al. 1990; Robson & Miles 2000; Perry et al. 2004). Los machos se consideran más activos que las hembras (Iraeta et al. 2010), y por lo tanto están más expuestos a los depredadores (Rose 1981). Como consecuencia de ello, los machos necesitan ser más veloces para custodiar el territorio, para una búsqueda activa de hembras, y para evitar a los depredadores (Iraeta et al. 2011).

Por tanto, como sistema anti-depredador, la velocidad de carrera contribuye importantemente en el *fitness* individual (Le Galliard et al. 2004; Husak 2006). En lacértidos, la respuesta de escape ante los depredadores más habitual es un sprint. La fuga será un éxito si la presa tiene una mayor velocidad que el depredador, o si es capaz de huir a un refugio donde el depredador no pueda seguirlo (Hertz et al. 1988; Bonine & Garland 1999).

La teoría evolutiva predice que las estrategias vitales han sido seleccionadas de manera que maximicen la eficacia biológica de los organismos, siendo las estrategias vitales los conjuntos de rasgos asociados a la variación en crecimiento corporal, fecundidad y supervivencia a lo largo de la vida; la estrategia vital de un organismo está constreñida por las posibilidades de desarrollo disponibles, y por tanto por su posición filogenética. El principal compromiso que constriñe y moldea las estrategias vitales es el producido entre fecundidad presente y valor reproductivo residual (que a su vez puede dividirse en costes en términos de supervivencia postreproductiva o en términos de fecundidad futura (Soler 2002).

Teniendo en cuenta la teoría de estrategias vitales, cuando ascendemos en altitud la probabilidad de supervivencia hasta el siguiente evento reproductor se ve disminuida por las razones antes aducidas: menor periodo de actividad, menor disponibilidad de energía térmica,



menor acceso a recursos tróficos, etc...(Daly & Wilson 2005). Cuando la probabilidad de supervivencia es baja, la inversión en la reproducción actual es mayor (Charnov & Ernest 2006), disminuyendo la inversión de recursos en otras funciones del organismo (crecimiento corporal; Uller et al. 2006; French et al. 2007; Salvador 1997).

Diversos estudios demuestran que conforme aumenta la temperatura ambiental, incrementa la tasa de supervivencia en reptiles (Moreno-Rueda & Pleguezuelos 2007). Teniendo en cuenta el gradiente de temperatura en altitud, conforme ascendemos la probabilidad de supervivencia hasta el siguiente evento reproductor disminuye. Las cotas bajas proporcionan condiciones climáticas más favorables para desarrollar las actividades vitales en ectotermos, tales como periodos más prolongados para la termorregulación, alimentación, reproducción, etc. Lo cual les permite incrementar la inversión de recursos en otros aspectos, como el sistema inmunitario, o los caracteres sexuales secundarios (López & Martín 2002) etc.

Por lo tanto podemos resumir que la actividad, las tasas de crecimiento (Iraeta et al. 2006), y las tácticas anti-depredatorias como velocidad de la carrera, condicionan las tasas de supervivencia de los reptiles (Iraeta et al. 2008) y pueden estar bajo el efecto del gradiente altitudinal (Iraeta et al. 2011).

El rendimiento del aparato locomotor es un rasgo que requiere una alta inversión energética, suponiendo una importante fracción del total diario en lacértidos (Christian et al. 1997), y por lo tanto resume el resultado de varios procesos fisiológicos (Lailvaux & Irschick 2006). Por ello, el rendimiento fisiológico puede influir indirectamente en la aptitud individual a través de limitaciones directas sobre el comportamiento (Garland & Losos 1994), y a su vez ser un condicionante sobre el comportamiento afectando drásticamente al éxito reproductivo de un individuo (Bennett & Huey 1990; Garland & Losos 1994).

La variación en el rendimiento del aparato locomotor ha sido estudiada en varias especies de lacértidos para determinar si la capacidad fisiológica está relacionada con sus niveles de actividad en la naturaleza; diversos estudios utilizan las carreras como método para valorar la capacidad de locomoción, y esto a su vez utilizarlo como indicativo del rendimiento del lacértido para evaluar otros recursos fisiológicos (Tabla 1).



Factores medidos	Respuesta medida	Referencia
Factores que influyen en la capacidad locomotora <i>Phrynocephalus frontalis</i> .	Mediciones biométricas y capacidad locomotriz (velocidad de sprint).	Li et al. 2011
<i>Trade-off</i> entre reproducción (dominancia entre machos reproductores) y sistema inmunitario, en <i>Lacerta monticola</i> .	<i>Trade-off</i> entre sistema inmunitario y elaboración de rasgos influyentes en la selección sexual	López & Martín 2002
Desarrollo de rasgos influyentes en la selección sexual en machos de <i>Anolis carolinensis</i> .	Fuerza de mordida y enfrentamientos entre individuos.	Lailvaux et al. 2004
<i>Trade-off</i> entre reproducción y sistema inmunitario en hembras de <i>Ctenophora fordi</i> .	Mediciones biométricas y seguimiento de temperatura corporal.	Uller 2006
<i>Trade-off</i> entre reproducción en hembras de <i>Urosaurus ornatus</i> y sistema inmunitario	Análisis de hormonas en sangre. Tamaño de folículos ováricos.	French et al. 2007
Dinámicas de selección natural sobre el desarrollo de rasgos fisiológicos en <i>Urosaurus ornatus</i> .	Mediciones biométricas, capacidad locomotora (velocidad de sprint), y fuerza de mordida.	Irschick & Garland 2007
Comparación de variables corporales y rendimiento del sistema locomotor en <i>Podarcis sicula</i> .	Mediciones biométricas y capacidad locomotora (velocidad de sprint).	Vervust et al. 2008
Influencia del medio urbano como estrés en <i>Urosaurus ornatus</i> .	Análisis clínicos: hormonales, parásitos sanguíneos, e inmunitarios.	French et al. 2008
Relación hormonal, morfológica, e inmunitaria en una población polimórfica de <i>Podarcis melisellensis</i>	Mediciones biométricas, rendimiento (fuerza de mordida), y análisis clínicos (hormonales e inmunitarios).	Huyghe et al. 2009
Morfología de pata trasera y estrategia de caza en <i>Heliobolus lugubris</i> , <i>Meroles</i>	Mediciones biométricas.	McBrayer & Wylie 2009



suborbitalis, *Pedioplanis lineoocellata*,
Pedioplanis namaquensis.

Relación entre morfología y capacidad locomotora en <i>Psammodromus algirus</i> .	Mediciones biométricas (asimetría de extremidades) y capacidad locomotriz (velocidad de sprint).	Martín & López 2001
---	--	---------------------

Tabla 1. Estudios sobre el rendimiento locomotor y/o inmune en lacértidos, para determinar si la capacidad fisiológica está relacionada con los niveles de actividad en la naturaleza.

El sistema inmune es de vital importancia para la supervivencia de los organismos y por lo tanto representa un papel fundamental en la ecología evolutiva de las especies (Sheldon & Verhulst 1996; Lochmiller & Deerenberg 2000; Norris & Evans 2000). Supone un costo importante para un individuo (Lochmiller & Deerenberg 2000), y se ha demostrado que su nivel implica una compensación (*trade-off*), disminuyendo recursos dedicados a otras funciones costosas para el individuo (Sheldon & Verhulst 1996; Norris & Evans 2000; Zuk & Stoehr 2002) y que confieren el *fitness* individual (Sheldon & Verhulst 1996).

El *trade-off* sobre procesos fisiológicos que compiten por recursos limitados del organismo es fundamental en biología (French et al. 2007). Los organismos deben aportar recursos a procesos fisiológicos que aumenten su *fitness*; teniendo en cuenta que estos recursos normalmente son limitados, mantener en un nivel óptimo estos procesos implicará un *trade-off* entre estos (French et al. 2007). Encontramos extensa literatura que nos muestra la existencia de *trade-off* entre inversión en reproducción y sistema inmune (French et al. 2007; Sheldon & Verhulst 1996) u otros recursos (López et al. 2009).

Los vertebrados ectotermos tienen un sistema inmune similar al encontrado en mamíferos y aves; sus respuestas inmunes hacia infecciones pueden diferir en mayor parte por depender de variables ambientales en su tasa metabólica. Por lo tanto, el *trade-off* en estos vertebrados puede mostrar variaciones según el taxón. Además, las correlaciones simples pueden confundir los costos que implica la activación del sistema inmune, debido a que están influenciadas por muchos condicionantes que afectan a la salud de los ejemplares (López & Martín 2002). Sin embargo, una exposición individual a una sustancia que sea identificada por el sistema inmune del animal como un patógeno (un antígeno) crea una respuesta inmune que podemos medir (Uller et al. 2006), y además no es realmente un patógeno, evitando las



consecuencias que la infección con un patógeno real conlleva hacia el animal (López et al. 2009; Bonneaud et al. 2003; Staszewski & Boulinier 2004).

Por otro lado, podemos encontrar otra estrategia *trade-off* en las hembras de lacértidos. Las hembras grávidas deben regular su temperatura corporal en función de su estado de gravidez, para el correcto desarrollo de los huevos, empleando por ello periodos de tiempo más prolongados en la termorregulación y en la búsqueda de un lugar adecuado para depositar la puesta (Shine 2005). Este comportamiento implica una mayor exposición a los depredadores y por lo tanto un mayor riesgo para la supervivencia de los huevos (Shine 1980). Además, las hembras grávidas a igualdad de tamaño corporal, tienen una masa mayor que las no grávidas (Díaz-Unarte 1993), algo que puede entorpecer la locomoción y reducir la velocidad de huída (Shine 1980). Con todo esto las hembras grávidas deben invertir recursos en favorecer la supervivencia de la descendencia (éxito en la reproducción actual) o invertir recursos en locomoción para escapar de los depredadores, favoreciendo así su propia supervivencia (y un potencial éxito de reproducciones futuras, (Shine 1980; Soler 2002).

2.2. Especie de estudio

La lagartija colilarga, *Psammodromus algirus* (L. 1758), es un lacértido de mediana talla (60-80 mm LHC, longitud hocico-cloaca), terrestre, carnívoro y diurno (Salvador 2011). Se encuentra distribuida a lo largo de la región Mediterránea de la Península Ibérica, el sur de Francia y el noroeste de África (Figura 1) (Salvador 2011). De requerimientos en general mesófilos en cuanto a humedad y temperatura, presenta una distribución que abarca un amplio rango altitudinal, estando presente desde el nivel del mar hasta los 2,600 msm (Fernández-Cardenete 2000). Este rasgo la hace idónea para nuestro estudio y permite desarrollar estudios que sería muy difícil realizar en otro marco natural donde el gradiente de altitud (y, por tanto, de condiciones ambientales) fuera menos marcado, y/o con otra especie de distribución y requerimientos más restringidos.

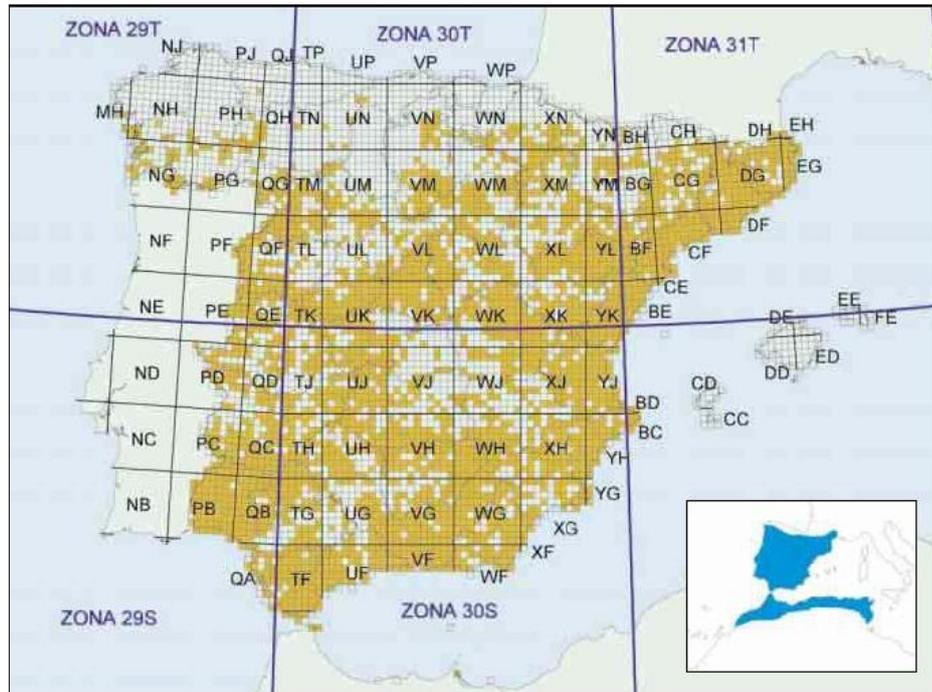


Figura 1. Mapa de distribución *Psammodromus algirus*. Extraído del Atlas y Libro Rojo de anfibios y reptiles de España.

Psammodromus algirus taxonómicamente pertenece a la subfamilia *Gallotiinae*, familia *Lacertidae*, pero hay discrepancias sobre su posición filogenética. Carranza et al. (2006) proponen una división de las poblaciones ibéricas en dos linajes, uno oriental y otro occidental, separados hace unos 3,6 millones de años. Las poblaciones norteafricanas estarían emparentadas con el linaje occidental, de las que se habrían diferenciado hace unos 1.9 millones de años (Salvador 2011). La población que nosotros estudiamos pertenece a un mismo clado (linaje oriental).

Las escamas dorsales son grandes, imbricadas y carenadas. Sin collar diferenciado (Salvador 2011).

Presenta una coloración dorsal marrón parda, con dos bandas claras dorsolaterales, que se desvanecen al final del tronco; en el linaje oriental puede aparecer una tercera banda oscura a lo largo de la línea vertebral (Figura 2B); ventralmente muestra una coloración blanquecina irisada (Salvador 2011). El patrón de líneas longitudinales dorsales podría estar relacionado con facultades crípticas al igual que ocurre en otras especies de reptiles como *Rhinechis scalaris* en la cual el patrón listado (dos bandas longitudinales en el dorso) dificulta la localización por parte de los depredadores (Pleguezuelos et al. 2010). Además, los machos del linaje occidental presentan en la zona gular y lateral de la cabeza una coloración anaranjada



(Figura 2A) durante la época de reproducción (marzo-junio) (Salvador 2011), mientras que los del linaje oriental presentan únicamente una mancha naranja en la comisura bucal (Carretero 2002) (Figura 2B). En ambos linajes, la longitud de las patas y la anchura de la cabeza son normalmente mayores en los machos; la cola es de mayor longitud en machos que en hembras. El número de poros femorales es más alto (y son más prominentes) en machos, y los ocelos laterales son más grandes y más abundantes (2-7 en machos, y 1-3 en hembras) (Salvador 2011). Las hembras presentan un tronco relativamente más alargado que los machos, relacionado con la capacidad de albergar huevos (Olsson et al. 2002).

A



B



Figura 2. A) Macho (Izq.) y hembra (Dcha.) representativos de poblaciones occidentales ibéricas. Imágenes obtenidas de Salvador et al. 2011. B) Macho (Izq.) y hembra (Dcha.) representativos de poblaciones orientales ibéricas. Imágenes extraídas de Salvador 2011.

Psammodromus algirus es un depredador oportunista, consumiendo presas que no sean un recurso restringido, optimizando así la adquisición de energía (Carretero & Llorente 1993) y reduciendo probablemente el tiempo empleado en la alimentación (Díaz & Carrascal 1993). Su estrategia de caza es de forrajeo activo, buscando a sus presas entre la hojarasca; utiliza el



sistema vomeronasal, aunque también la vista y el oído en el suelo o sobre la vegetación. Aunque también puede utilizar la estrategia *sit and wait* (a la espera) para encontrar presas (Salvador 2011). Puede utilizar el oído para localizar los sonidos producidos por ortópteros (Bateman 1995). El espectro de presas consumidas está dominado fundamentalmente por cuatro órdenes: Hymenoptera, Hemiptera, Orthoptera y Araneae (Díaz & Carrascal 1990).

Como animal ectotermo, su temperatura interna depende de la temperatura ambiental, rondando su temperatura óptima 31.4°C (Carretero & Llorente 1995). Para termorregular sigue una estrategia heliotérmica asociada a patrones etológicos (Salvador 2011). Generalmente *P. algirus* se solea sobre el suelo, manteniéndose próxima a los matorrales, y es por ello que la relación de la especie con la vegetación del hábitat sea un alto condicionante (Díaz et al. 2005). Díaz (1992) ha observado que esta lagartija se solea siguiendo la mayor incidencia solar, lo cual mejora su eficiencia en la termorregulación y disminuye los riesgos de depredación.

La abundancia de *P. algirus* se correlaciona con la cobertura de matorrales de más de 50 cm de altura y con la abundancia de alimento, lo que a su vez se correlaciona con la cobertura de vegetación y de hojarasca al nivel del suelo (Díaz & Carrascal 1991; Salvador 2011), así como el sotobosque de cualquier bosque mediterráneo, sea esclerófilo o con coníferas (Carretero 2002). La abundancia de presas marca la estrategia de forrajeo acorde a la disponibilidad de presas como estrategia de maximización de energía y tiempo, acorde al riesgo de depredación, por lo que con abundancia de presas bajas (principios de primavera) consumen más presas pero de mayor tamaño (aumentando el tiempo de forrajeo), mientras que conforme disminuye la abundancia de presas se seleccionan presas de mayor tamaño en menor cantidad (minimizando el tiempo de forrajeo). Se observa así una relación coherente entre la abundancia de presas y el tiempo de forrajeo, y secundariamente, relacionado con el riesgo de depredación (Díaz 1993).

Estatus de Conservación:

- *Categoría mundial*: Preocupación Menor (LC) (IUCN, Mateo-Miras et al, 2009).
- *Categoría en España*: Preocupación Menor (LC)



2.3. Objetivos del estudio

Queremos conocer la variación en velocidad de sprint en laboratorio, de ejemplares de *P. algirus* procedentes de un gradiente altitudinal de 2,300m (300-2500 msm) en el sureste de la Península Ibérica (Sierra Nevada). También realizamos experimentos en condiciones controladas de laboratorio para estudiar cómo afecta el estado del sistema inmune a la velocidad de carrera en individuos de *P. algirus*, en conjunto, y en diferentes poblaciones a lo largo del gradiente. Por último, nos interesa conocer si el estado gravidez en las hembras supone un coste a nivel de supervivencia, relacionado con la capacidad de locomoción y por lo la capacidad de escape de los depredadores.

2.4. Hipótesis de trabajo

Nuestras hipótesis de trabajo son principalmente cinco:

Primero. Un mayor desarrollo en las extremidades delanteras y traseras, y una menor masa (para un SVL homogéneo), incrementarán la velocidad de sprint en los individuos de *Psammmodromus algirus*.

Segundo. Los machos de *P. algirus*, para defender su territorio y aumentar el rendimiento en la búsqueda de hembras, tendrán una mayor velocidad de sprint en comparación con estas.

Tercero. En un gradiente altitudinal, las cotas de mayor altitud ofrecen un tiempo más limitado de actividad y por tanto, una limitación en la disponibilidad de recursos. Individuos en altitudes elevadas invertirán más recursos en actividades como reproducción, mermando la inversión en otros aspectos como la locomoción. Por tanto, cabría esperar que en cotas altas los individuos presentan una velocidad de sprint menor que en cotas bajas.

Cuarto. Si hay un *trade-off* entre el sistema inmunológico y los recursos invertidos para la capacidad de locomoción, predecimos que aquellos individuos con el sistema inmune activado, y por tanto invirtiendo recursos en este, deberían reducir la eficacia de otros aspectos de su biología, como es la capacidad de locomoción. La velocidad de sprint será mayor en individuos sin un tratamiento inmunodepresor (y sin diferencias



para el tratamiento control), respecto a los individuos que pertenecen al tratamiento inmunodepresor.

Quinto. Las hembras grávidas, debido a su condición de sobrecarga, presentarán una menor velocidad de sprint, al mostrar mayor masa y mayor torpeza en movimiento, en comparación con hembras no grávidas.



3. Material y métodos

3.1. Área de Estudio

3.1.1. Localización

Dentro de Sierra Nevada (Sur-Este de España, 2°56'41''2 - 3°38'02''2 de longitud oeste y 36°56'10''0 - 37°12'58''9 de latitud norte), nuestra área de estudio está localizada en su ladera sur. Sierra Nevada constituye un macizo montañoso perteneciente al Sistema Penibético, con una superficie que supera los 2.000 km² y una extensión, de este a oeste, de cerca de 90 km. Dos de sus características más singulares son su situación, pues es la gran cadena de montañas más meridional del continente europeo, y su considerable altitud, (Mulhacén, 3,481m). Originada por el choque tectónico entre las placas Africana y Euroasiática, arrugando en la zona de choque a la placa de Alborán, que ha elevado los materiales hasta alcanzar el mayor rango altitudinal de la Península Ibérica.

3.1.2. Medio Físico

El rango de precipitaciones medias anuales es de 267-753 mm (Fuente: REDIAM, Red de Información Ambiental de la Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía, <http://www.juntadeandalucía.es/medioambiente/site/rediam>). Por encima de 2,000 msm la precipitación es generalmente en forma de nieve durante la temporada invernal, durando la capa de nieve alrededor de 6 meses al año (Noviembre-Mayo). Por debajo de 2,000msm, las precipitaciones suelen acontecer en primavera y otoño, que junto al deshielo en verano, mantienen el suelo relativamente húmedo durante este periodo del año. La estación estival es seca, típico de un clima mediterráneo (Valle et al. 2004). El rango de temperaturas medias anuales es de 3.5-17.6 °C (Fuente: REDIAM, Red de Información Ambiental de la Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía; Figura 3). Desde el punto vista bioclimático, el territorio presenta un termotipo desde Mesomediterráneo a Oromediterráneo, y ombrotipos desde seco a subhúmedo superior. Biogeográficamente, la vegetación del área se encuentra en los distritos Nevadense-Filábrico y Alpujarreño, incluidos en los sectores Nevadense y Alpujarreño-Gadoreense respectivamente, a su vez, pertenecientes a la provincia Bética (Valle et al. 2004).

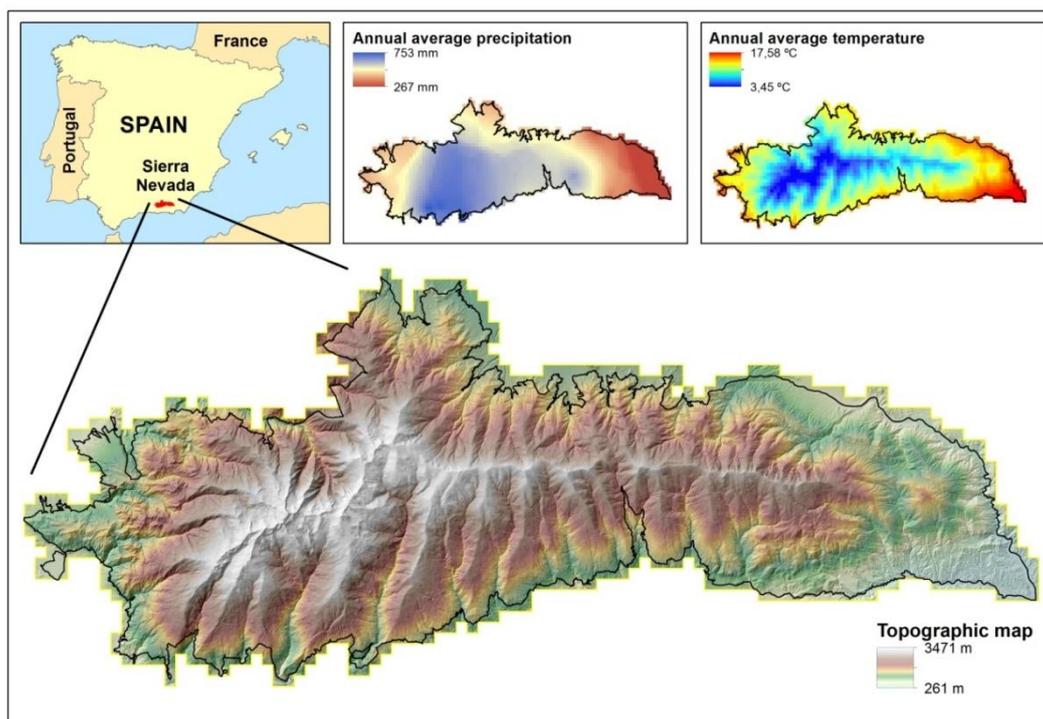


Figura 3. Situación geográfica de Sierra Nevada en la península Ibérica (arriba izquierda), rango de precipitaciones medias anuales (arriba centro), rango de temperaturas medias anuales (arriba derecha), y rango topográfico (abajo) de Sierra Nevada. Elaboración propia. Fuente: REDIAM, Red de Información Ambiental de la Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía (<http://www.juntadeandalucia.es/medioambiente/site/rediam>).

3.1.3. Caracterización del hábitat de muestreos.

El trabajo de campo se realizó durante los periodos de actividad de la especie (marzo-septiembre) en los años 2011 y 2012. Se establecieron seis estaciones de muestreo separadas 500 metros de altitud aproximadamente, situadas a 300, 700, 1200, 1700, 2200 y 2500 msm (Figura 4), todas dentro del rango altitudinal de distribución de la especie (0-2600msm) (Fernández-Cardenete 2000). Las estaciones de muestreo cumplen con los requisitos del hábitat seleccionado por *P. algirus*: arbustos y matorrales entre 40-100 cm de altura, cubierta de vegetación relativamente alta (Díaz & Carrascal 1991): media de la cobertura vegetal entre 53-67%, a excepción de 2200msm, donde alcanza el 82%. La vegetación en las estaciones de muestreo está fuertemente influenciada por el gradiente climático, aunque hemos puesto especial atención en seleccionar áreas con estructuras de vegetación lo más similares posible, teniendo en cuenta las diferencias que existen entre las formaciones vegetales características de diferentes altitudes, que comprenden cuatro de los cinco pisos bioclimáticos definidos para el área de estudio.

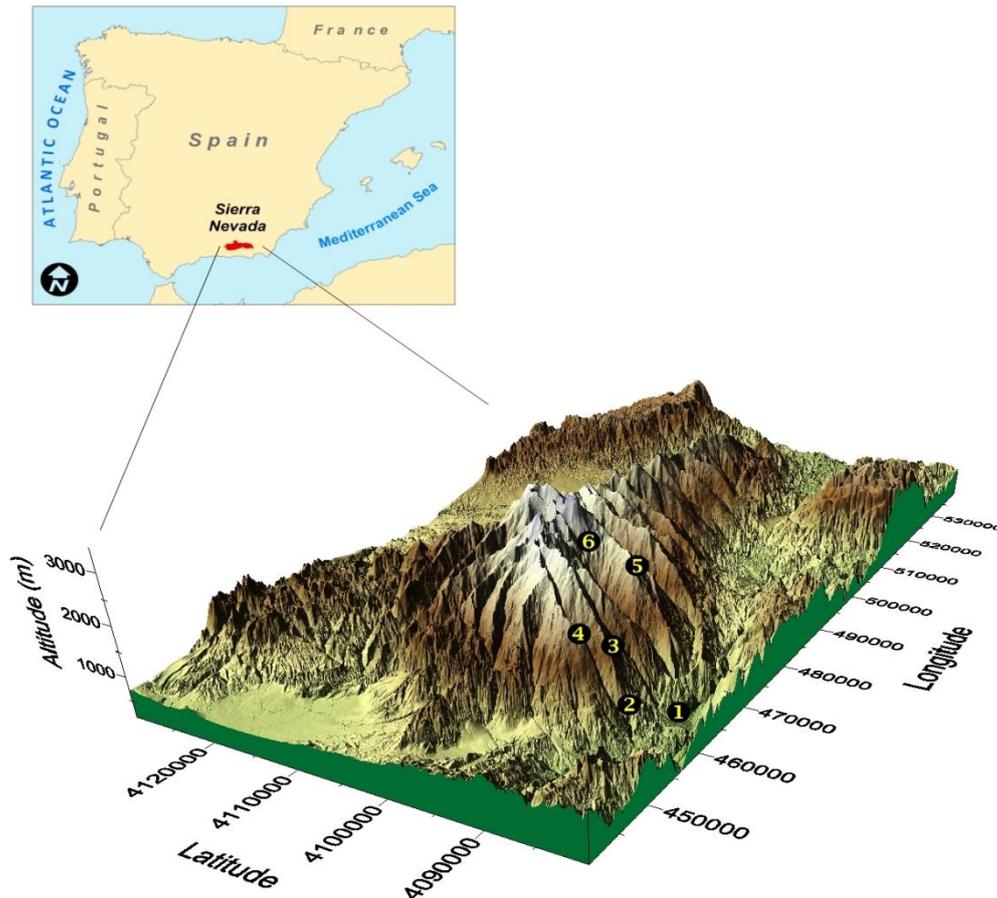


Figura 4. Representación tridimensional de las situación geográfica de las seis estaciones de muestreo (1= 300msm, 2= 700msm, 3= 1200msm, 4= 1700msm, 5= 2200msm y 6= 2500msm). Elaboración propia. Fuente: REDIAM, Red de Información Ambiental de la Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía (<http://www.juntadeandalucia.es/medioambiente/site/rediam>).

3.1.4. Estaciones de seguimiento y captura.

Estación 300: situada a 300 msm (36°53' N, 3°24' O). El clima se caracteriza por veranos calurosos y libres de heladas en invierno. La vegetación potencial pertenece a la serie termomediterránea, bética, algarviense y mauritánica, seca-subhúmeda, basófila de la encina (*Quercus rotundifolia*): *Smilaco mauritanicae-Querceto rotundifoliae*, *S. faciación típica*. Debido a la alteración de la zona, actualmente la vegetación consta de matorral propio de la serie de vegetación anteriormente descrita (*Rosmarinus officinalis*, *Retama sphaerocarpa*, *Genista sp.*, *Artemisia sp.* y *Thymus sp.*), (Valle et al. 2004) es importante también señalar la presencia de cultivos de *Eucalyptus sp.* y frutales.



Estación 700: está situada a 700msm (36° 55'N, 3°26'O). El clima es similar a la estación de 300msm ya que la influencia del río Guadalfeo mantiene las condiciones del termotipo termomediterráneo. La vegetación potencial pertenece a la serie termomediterránea, bética, algarviense y mauritánica, seca-subhúmeda, basófila de la encina (*Quercus rotundifolia*): *Smilaco mauritanicae-Querceto rotundifoliae* S. *Faciación típica*. Debido a la alteración de la zona, actualmente la vegetación consta de matorral propio de la serie de vegetación anteriormente descrita *Cystus sp.*, *Retama sphaerocarpa*, *Rosmarinus officinalis*, *Genista sp.*; etc. (Valle et al. 2004). Encontramos nuevamente alteraciones como plantaciones de *Olea europea*, *Prunus dulcis* y *Ficus carica*.

Estación 1200: está situada a 1200msm (36°56'N, 3°25'O). El clima se compone de veranos calurosos con frecuentes heladas en invierno. La vegetación potencial pertenece a la serie supra-mesomediterránea filábrica y nevadense silicícola de la encina (*Quercus rotundifolia*): *Adenocarpo decorticantis-Querceto rotundifoliae* S. *Faciación mesomediterránea* con *Retama sphaerocarpa*. Fue fundamental para nuestro estudio la presencia de matorral propio de la serie de vegetación anteriormente descrita (Valle et al. 2004).

Estación 1700: está situada a 1700 msm (36°57'N, 3°26'O), el clima se caracteriza por veranos cálidos y heladas frecuentes, con nieve en invierno. La vegetación potencial pertenece a la serie supramediterránea nevadense y malacitano-almijareense silicícola del roble melojo (*Quercus pyrenaica*): *Adenocarpo decorticantis-Querceto pyrenaicae* S. *Faciación típica supramediterránea*. Siendo el melojar de mayor altitud de la península. En las vertientes con más exposición solar aparece la serie supra-mesomediterránea filábrica y nevadense malacitano-almijareense y alpujarreño-gadoreense silicícola de la encina (*Quercus rotundifolia*): *Adenocarpo decorticantis-Querceto rotundifoliae* S. En nuestro estudio fueron relevantes la presencia del matorral propio de la serie de vegetación (*Genista sp.*, *Cystus sp.*, etc.) (Valle et al. 2004).

Estación 2200: está situada a 2200msm (36°58'N, 3°19'O). El clima se caracteriza por veranos cálidos y heladas muy frecuentes con abundantes nevadas en invierno, cubriendo el suelo con una capa de nieve de espesor variable. La vegetación potencial pertenece a la serie oromediterránea filábrico-nevadense silicícola del enebro rastrero (*Juniperus communis subsp. nana*): *Genisto baeticae-Junipereto nanae* S. Para nuestro estudio de de vital importancia la presencia de un matorral dominante (*Genista versicolor*) en los claros que



actualmente forman los cultivos forestales de *Pinus sylvestris subsp. Nevadensis* (Valle et al. 2004).

Estación 2500: está situada a 2500msm (37°01'N, 3°19'O), en torno a algunos manantiales de deshielo y cercana al río Mulhacén. El clima es similar a la de la estación de 2200, pero de condiciones más extremas en invierno. La vegetación potencial pertenece a la serie oromediterránea filábrico-nevadense silicícola del enebro rastrero (*Juniperus communis subsp. nana*): *Genisto baeticae-Junipereto nanae* S. (Valle et al. 2004).



Estación de 700msm.



Estación de 1700msm



Estación de 2200msm.



Estación de 2500msm.

Figura 5. Fisionomía de la vegetación de algunas estaciones de muestreo.

3.2. Condiciones de cautividad

Para planificar el calendario de muestreos, se consideraron los siguientes factores ambientales: temperatura ambiental medias-altas, evitar las horas centrales del día en los meses de verano, posibilidades bajas o nulas de precipitación y/o viento, ya que al tratar con una especie ectoterma son factores de gran importancia en la actividad de los individuos.



Consecuentemente cada estación fue aproximadamente muestreada una vez a la semana, desde abril hasta septiembre en 2011, y abril hasta junio 2012.

Los individuos fueron capturados a mano y transportados el mismo día al laboratorio (a una distancia entre 50-110 km) en bolsas de algodón (con el objeto de minimizar el estrés, en condiciones de oscuridad y con buena ventilación). Una vez en el laboratorio, fueron mantenidas en terrarios de plástico (25×15×15cm) con un sustrato de corteza de pino. Se les suministró comida y agua *ad libitum*, larvas vivas de *Tenebrio molitor*, y gel acuoso enriquecido con vitaminas y minerales. Se colocó un cable calefactor en uno de los extremos del terrario para permitir la termorregulación de los animales, encendido durante las horas centrales del día (12-16 h) simulando los picos de calor en la naturaleza con un rango de temperatura de 30-33°C (Carrascal & Díaz 1989). Los terrarios se encontraban en una habitación iluminada con luz natural, permitiendo los ciclos circadianos naturales de luz.

3.3. Identificación de individuos

Para poder reconocer individualmente a los ejemplares, y debido a la necesidad de aplicar un método que permita el seguimiento anual en posteriores estudios de captura-recaptura, los ejemplares fueron marcados individualmente mediante corte de falanges (*toe clipping*). Esta es una técnica de marcaje muy utilizada en herpetos, animales en los cuales los dedos de sus extremidades no son del todo esenciales para sus actividades diarias (Dodd 1993). Se ha demostrado que esta técnica de marcaje es menos perjudicial en lacértidos que otros métodos de marcaje utilizados en reptiles, como la inoculación de microchips subcutáneos (PIT-tag, *Passive Integrated Transponder*, Langkilde & Shine 2006). El corte de dedos no supone la reducción de la velocidad de sprint en lacértidos terrestres (Huey et al. 1990; Dodd 1993), aun así para minimizar el posible impacto sobre la locomoción del ejemplar, se ha mantenido exento del marcado el cuarto dedo de las extremidades traseras, ya que este sí puede influir en la capacidad de locomoción de la especie (Irschick 2000; Irschick & Meyers 2007).

Se ideó un sistema de marcaje de dedos que permitía diferenciar hasta 99 individuos por estación (Figura 6), (asumimos que los ejemplares no se translocan entre estaciones, al estar las más próximas situadas mucho más lejos de la capacidad de dispersión de esta especie). Consideramos los dedos de las extremidades derechas como unidades y los dedos de las extremidades izquierdas como decenas, empezando a numerar por los pulgares. A su vez,



nunca eran amputados dos dedos en la misma extremidad (*The Australian Society of Herpetologist's (ASH) position on toe clipping*). Los dedos cortados fueron preservados en alcohol de 90° y etiquetados individualmente, para su posterior uso en estudios de esqueletocronología.

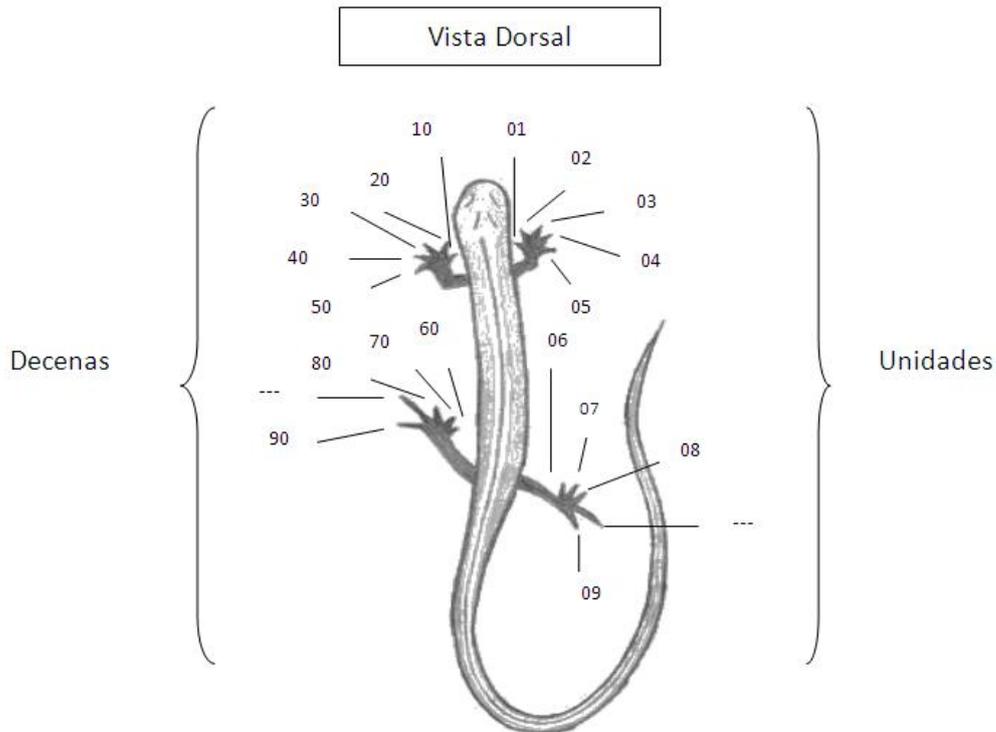


Figura 6. Esquema de la numeración de los dedos en el código empleado para el marcaje. A modo de ejemplo, si quisiéramos marcar el ejemplar 13, cortaríamos el primer dedo de la extremidad delantera izquierda, y el tercer dedo de la extremidad delantera derecha.

3.4. Medidas biométricas

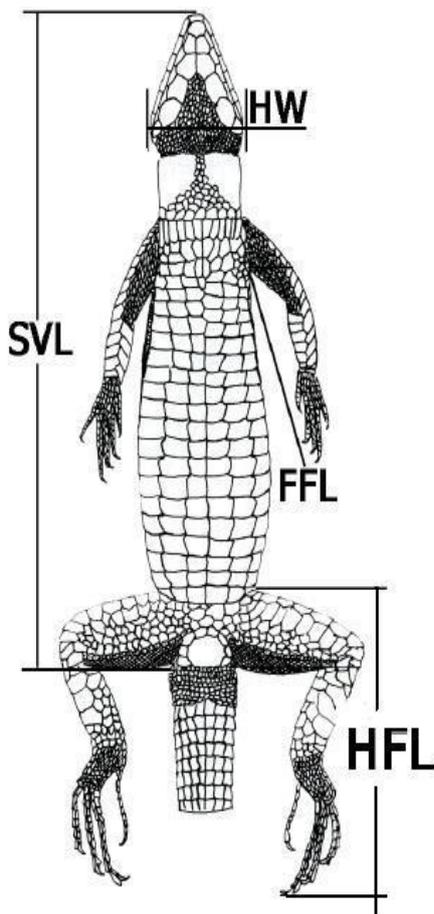
A cada ejemplar se le tomó una serie de medidas biométricas (Figura 7) utilizando un calibre (Mitutoyo, CD-6BS, precisión 0.01mm) y una balanza (Radwag, WTB200 precisión de 0,01g) para la masa (Irschick & Meyers 2007).

Por otro lado, se calcularon dos tipos de índices de condición corporal utilizados en reptiles para poder cuantificar la condición física de cada lagartija siendo por tanto utilizados como indicadores de la supervivencia individual y como predictores de la probabilidad de reproducción de los individuos (Vervust et al. 2008).



- *Body Condition Index* (BCI), índice de condición corporal, partiendo de los valores de masa y la longitud hocico-cloaca (SVL), se calcula como los valores residuales de la ecuación de regresión entre el ln de la masa (g) dividida entre el ln SVL (mm). BCI representa un índice de la cantidad relativa de grasa almacenada, y por lo tanto, una estimación de la condición física individual o el estado nutricional (Bonnet & Naulleau 1994).
- *Factor de condición de Fulton* (K), índice de condición corporal calculado a partir de la masa corporal (kg) dividida entre el cubo de SVL (m). K asume un crecimiento isométrico porque la longitud está elevada a la tercera potencia (Fulton 1904).

A



- **SVL**: longitud hocico-cloaca (*Snout-Vent Length*), medida en mm.
- **Masa**: medida en g.
- **FFL**: longitud extremidad delantera (*Front Foot Length*), desde la inserción de la extremidad hasta la terminación del dedo más largo.
- **HFL**: longitud extremidad trasera (*Hind Foot Length*), desde la inserción de la extremidad hasta la terminación del dedo más largo.
- **HW**: anchura de la cabeza (*Head Width*), medida en el punto más ancho de la cabeza.
- **HL**: longitud de la cabeza (*Head Length*), medida desde la punta del hocico hasta el borde posterior de la escama parietal.
- **TL**: longitud de la cola (*Tail Length*), desde la cloaca hasta la terminación de la cola. Además, era anotado si la cola estaba completa, regenerada (y en qué medida), o incompleta.

Figura 7A. Vista ventral del cuerpo de lagartido modelo. Descripción de algunas de las variables biométricas tomadas a los ejemplares de *Psammodromus algirus*.

B

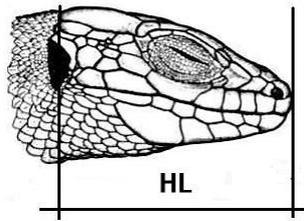


Figura 7B. Muestra de la longitud de la cabeza en un lacértido modelo (Kaliontzopoulou 2010).

3.5. Medición de velocidad de carrera

Como estudios anteriormente citados (Tabla 1), el rendimiento de la locomoción fue examinado con la realización de carreras, contabilizando la velocidad de sprint de los ejemplares. Los ejemplares realizaron las carreras a una temperatura corporal de 32°C, dentro del rango de actividad de la especie, ya que la temperatura corporal influye en la capacidad del aparato locomotor en los lacértidos (Bennett 1980; Hertz et al. 1982). En consecuencia, las comparaciones significativas del rendimiento del aparato locomotor deben llevarse a una temperatura corporal ecológicamente adecuada, y además homogénea para todos los ejemplares.

La velocidad de carrera se evaluó en el laboratorio empleando un circuito lineal de madera de dimensiones 3,2m x 0,20 m x 0,40 m (Sinervo & Licht 1991; López & Martín 2002; Mattingly 2005; Iraeta et al. 2011) con una base de corcho para facilitar la tracción del animal (Melville & Swain 2000; Martín & López 2001; Irschick & Meyers 2007). Se colocó un fondo negro al final del circuito para que cuando se soltara, la lagartija huyera hacia esa dirección en busca de refugio. Los animales se disponían en el circuito detrás de una compuerta, para asegurarnos que empezaban a correr cuando eran estimulados con suaves golpes en el circuito. Se colocaron marcas cada 50cm. Esta distancia está relacionada con la distancia a la cual los animales se dispersan para escapar en condiciones naturales (Melville & Swain 2000; Mattingly 2005). El circuito por tanto estaba dividido en cinco intervalos cada uno de 50cm, para cada ejemplar fue tomado como velocidad de sprint el más rápido (cm/s) del total de intervalos (Husak 2006).

3.5.1. Activación del sistema inmunitario

Se eligió una vía indirecta, los animales fueron expuestos a un antígeno para la activación del sistema inmune (LPS; Lipopolisacárido bacteriano procedente de *Escherichia coli* 055:B5, López & Martín 2002; Uller et al. 2006). El LPS constituye un componente de la



membrana externa de las bacterias Gram negativas, y se utiliza frecuentemente como un inmunógeno para simular una infección in vitro (Kremlev & Palmer 2005). La ubicación del LPS expuesto en la superficie bacteriana hace que sea una molécula ideal para el reconocimiento por el sistema inmune. Estructuralmente el LPS consta de dos partes: un polisacárido variable, antigénicamente activo y un lípido (lípido A). El lípido A es el centro biológicamente activo de la molécula del LPS y es responsable de los efectos tóxicos (Galanos et al, 1973, citado en Freudenberg et al 2001). El LPS ha mostrado tener efecto inmunodepresor en especies de reptiles (do Amaral et al. 2002; Merchant et al. 2007, 2008), y su efecto persiste durante horas (Moret WY & Schmid-Hempel P. 2000). El LPS induce una respuesta inflamatoria no específica por la activación de los linfocitos B y T y por tanto la producción de anticuerpos específicos anti-LPS, pero sin efectos patógenos para los animales (Janeway et al. 2001), aunque el LPS también induce Inmunopatologías como fiebres (Martín et al. 2008).

Para llevar a cabo nuestra experimentación, se crearon dos grupos de tratamiento: Al grupo experimental se les inoculó vía subcutánea en el dorso del cuerpo de la lagartija 0.01ml de LPS (concentración de LPS 0,02mg/0,02 ml de tampón fosfato, Martín et al. 2008). Al grupo control de la manipulación se les inoculó en el mismo sitio 0.01ml de tampón fosfato. Esta solución salina nos permitiría discernir el efecto de la manipulación realizada a los ejemplares inyectándoles una sustancia extraña, ya que el tampón fosfato es una sustancia inocua y no tendría que causarles ninguna modificación en el comportamiento.

Se realizaron dos carreras con cada ejemplar, una sin tratamiento y otra con tratamiento, creando así tres grupos experimentales: a) un grupo control, sin tratamiento (ST), b) un grupo experimental (LPS) y c) un grupo control de la manipulación (TP).

Respecto al estudio de velocidad con hembras grávidas, a estas no se aplicó ningún tratamiento, ya que el LPS podría ser perjudicial para la futura puesta, comparando por tanto velocidad máxima según condición: sin gravidez (hembras del grupo ST anteriormente descrito), comparadas con condición gravidez. Para determinar si la hembra estaba grávida se les hacía una palpación ventral-dorsal, en muchos casos la forma corporal permite distinguirlo a simple vista (además guiándonos por la fenología de la especie).

Todos los ejemplares corrieron a la misma temperatura, 32°C (temperatura óptima de actividad para la especie) para asegurarnos de que la temperatura no era un factor influyente en el experimento (Van Damme 1990). Fueron calentados bajo una bombilla incandescente de



60W, hasta alcanzar la temperatura óptima (medida con un termómetro Hibok 14, precisión 0.1°C, medición cloacal). Se emplearon individuos adultos, para evitar posibles efectos ontogenéticos. Los ejemplares contaban con colas completas, ya que la falta de cola también afecta a la velocidad (Salvador et al. 1997; López & Martín 2002).

Las carreras fueron grabadas con una cámara de fotografía y vídeo Canon EOS 550D, situada sobre el circuito. Las grabaciones fueron analizadas con un software de tratamiento de imágenes y vídeo (*Software Movavi v. 11*), que permitía cuantificar los intervalos de tiempo en ms (Chen et al 2003). Para cada carrera, se midió el intervalo de tiempo entre la posición inicial del hocico de la lagartija y la posición final en cada tramo de 50cm, (duración de escape) (Chen et al 2003; Mattingly 2005). A partir de estos datos, se calculó la velocidad (distancia recorrida dividida por el tiempo tomado), para cada pista (Martín & López 2001). Del total de intervalos se tomo el que representaba la velocidad máxima (sprint) de cada carrera, así como una media de todos los intervalos, para ver en cuales de los 5 tramos eran más rápidas. Queríamos obtener la velocidad de sprint, por lo tanto la velocidad máxima era más adecuada que la media de los intervalos. Las carreras donde el ejemplar no realizó el recorrido correctamente fueron previamente desechadas, y no incluidas en los análisis (Husak et al. 2006).

3.6. Nota ética

Las condiciones de cautiverio de los animales (ubicación de los ejemplares en el laboratorio, dieta, condiciones de humedad y temperatura), así como la manipulación de las lagartijas, se produjeron tratando de provocar el menor estrés posible al animal, y contribuir a su salud y bienestar. Los animales de experimentación no mostraron ningún signo de comportamientos anormales durante las pruebas realizadas, y todas las actividades fueron realizadas acordes a las directrices publicadas para el uso en anfibios y reptiles vivos en investigación (Steven J. 2004). Todos los animales fueron devueltos a su lugar de origen al realizar la experimentación permaneciendo en condiciones de cautividad solamente una semana.

Tanto el marcaje de dedos, como la aplicación del LPS y del tampón fosfato en los individuos, no mostraron ningún efecto adverso en la supervivencia de las lagartijas al menos



durante el periodo de cautividad en el laboratorio, 7-10 días, de acuerdo con la mayoría de estudios que utilizan técnicas parecidas.

3.7. Análisis de los datos

Todos los datos fueron analizados con pruebas paramétricas ya que se cumplían las asunciones: distribución normal y homocedasticidad de los residuos datos, ambas comprobadas en los residuos de los modelos utilizados (Quinn & Keough 2002). Para la comprobación y eliminación de *outliers* se tomó el criterio $Media \pm 2SD$ (Quinn & Keough 2002). Para testar diferencias entre la velocidad de sprint los datos se analizaron aplicando un Modelo Lineal General (GLM) mediante el software estadístico *Statistica* v.7, incluyendo la velocidad de sprint como variable dependiente, variables biométricas como variables explicativas continuas y el sexo, la altitud y el tratamiento como variables explicativas categóricas.



4. Resultados

4.1. Efecto de la morfología en la velocidad de sprint

Para la masa (N=74; Media=7,39±0,30SE) hay una correlación negativa y significativa con la velocidad de sprint ($\beta=-0,91\pm0,18SE$). Mientras que las extremidades traseras (HFL: N=75; Media=36,22±0,39SE) están positivamente correlacionadas con la velocidad de sprint ($\beta=0,30\pm0,15SE$) (Tabla 2).

En cuanto a los índices de condición corporal, existe una correlación negativa y significativa para la velocidad de sprint para ambos índices y ambos sexos, BCI en hembras ($\beta=-0,50\pm0,17SE$), Índice de Fulton en hembras ($\beta=-0,52\pm0,0001SE$), BCI en machos ($\beta=0,03\pm0,04SE$) e Índice de Fulton en machos ($\beta=-0,49\pm0,0001SE$) (Tabla 3).

	df	F	p
Masa (g)	1	25,19	<0,001
SVL (mm)	1	3,23	0,077
FFL (mm)	1	2,85	0,097
HFL (mm)	1	4,20	0,044

Tabla 2. Velocidad de Sprint (cm s^{-1}) en *P. algirus* con respecto a variables morfológicas: Masa, SVL (longitud hocico-cloaca), FFL (extremidad delantera), HFL (extremidad trasera). Se muestran los resultados del GLM, con los grados de libertad (df), el estadístico (F), su *p*-valor.

	df	F	p
<u>Hembras</u>			
BCI	1	8,44	0,007
Fulton	1	9,19	0,005
<u>Machos</u>			
BCI	1	7,78	0,007
Fulton	1	14,81	<0,001

Tabla 3. Índices de condición corporal en *P. algirus*: BCI (índice de condición corporal), y Fulton (factor de condición de Fulton), para ambos sexos. Se muestran los resultados del GLM, con los grados de libertad (df), el estadístico (F) y el *p*-valor.



4.2. Efecto del sexo en la velocidad de sprint.

Las variables anchura de cabeza (HW), y longitud de cabeza (HL), no fueron incluidas en este modelo ya que se ha comprobado que están relacionadas con el estatus social (dominancia) en los machos (Irschick, 2007) y por tanto podían interferir en nuestros resultados. Las variables independientes masa y SVL sí fueron incluidas en el modelo para controlar el efecto del sexo sobre la velocidad de sprint.

Existen diferencias significativas para el sexo y la velocidad de sprint, siendo los machos los que presentan una velocidad de sprint mayor, encontramos también una correlación negativa y significativa para la masa ($\beta=-0,84\pm0,16SE$) y la velocidad de sprint, y una correlación positiva y significativa del SVL y la velocidad de sprint para el ($\beta=0,72\pm0,16SE$) (Tabla 4).

	df	F	p
Masa (g)	1	25,44	0,000003
SVL (mm)	1	19,04	0,000043
Sexo	1	10,23	0,002077

Tabla 4. Velocidad de sprint en *P. algirus* con respecto a variables independientes continuas: Masa y SVL (longitud hocico-cloaca), y variable independiente categórica: sexo. Se muestran los resultados del GLM, con los grados de libertad (df), el estadístico (F), y el *p*-valor.

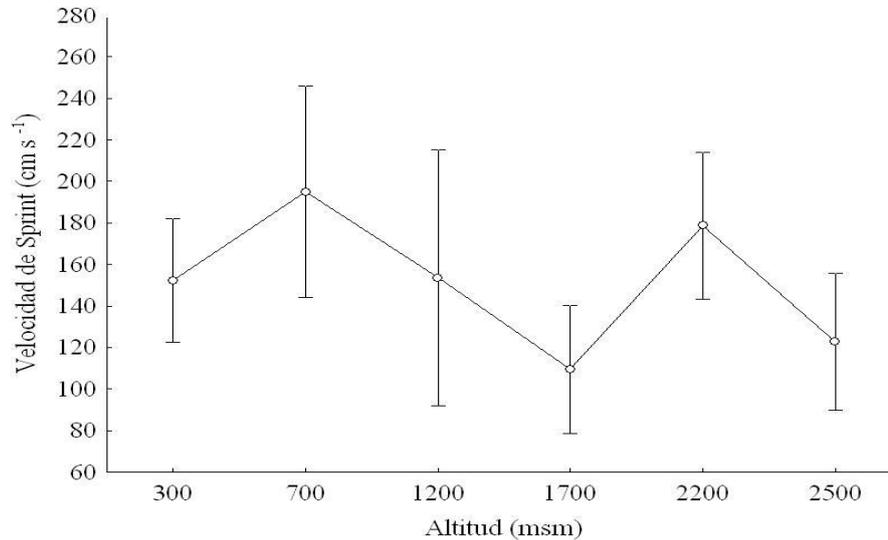
4.3. Efecto de la altitud y el tratamiento en la velocidad de sprint.

Para comprobar si existían diferencias entre la velocidad de sprint (cm s^{-1}) y la manipulación ejercida a los animales hicimos un GLM. Incluyendo las velocidades de sprint obtenidas por los ejemplares sin tratamiento (ST), no se encontraron diferencias significativas (Tabla 5). Por otra parte, encontramos una correlación positiva y significativa en la velocidad de sprint entre altitud y tratamiento, esta correlación no muestra un patrón definido en altitud y por lo tanto carece de sentido biológico, y es por ello que se considera un error estadístico de tipo I.

Encontramos diferencias significativas en la altitud para la velocidad de sprint (Tabla 5), gráficamente no observamos un patrón que nos explique cómo varía la velocidad de sprint en el gradiente altitudinal (Gráfica 1).



En cuanto al tratamiento, hay diferencias significativas en la velocidad de sprint (Tabla 5), siendo los ejemplares pertenecientes al tratamiento LPS (y por lo tanto con el SI activado) los que presentan una menor velocidad de sprint frente a aquellos pertenecientes al tratamiento control TP.



Gráfica 1. Donde observamos el patrón de la velocidad de sprint a lo largo del gradiente altitudinal.

	df	F	p
Masa (g)	1	0,01	0,909
Altitud	5	3,04	0,016
Tratamiento	1	6,37	0,014
Tratamiento *Altitud	5	0,99	0,429

Tabla 5. Resultados de velocidad de sprint en *P. algirus* con respecto a la altitud y tratamiento (LPS o TP). Se muestran los resultados del GLM, con los grados de libertad (df), el estadístico (F) y el *p*-valor.

4.4. Efecto de la condición de gravidez en la velocidad de sprint

Debido a que el total de muestra es mucho menor que en los anteriores análisis (Hembras grávidas N=22; Hembras no grávidas N=31), hemos modificado la variable altitud agrupando dos a dos las estaciones del gradiente altitudinal. A esta nueva variable la nombramos como altitud 2, compuesta por tanto por altitudes bajas (300msm, 700msm), medias (1700msm) y altas (2200msms, 2500msm).



Las hembras grávidas presentan mayor masa (Media=8,43±0,60SE) que las hembras no grávidas (Media=7,02±0,39SE).

Existen diferencias significativas para la altitud 2 y la velocidad de sprint, siendo las hembras de cotas medias y altas las que presentan una mayor velocidad de sprint (Gráfica 2). Además encontramos diferencias significativas para la velocidad de sprint según la condición de gravidez (Tabla 3.6.1), siendo las hembras grávidas las que mayor velocidad de sprint presentan.

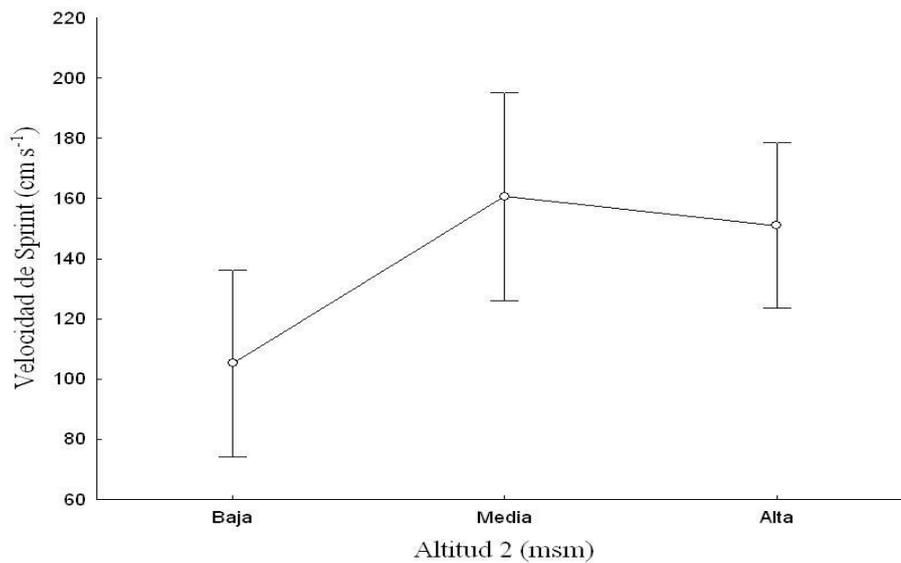


Gráfico 2. Muestra la distribución de la velocidad de sprint (cm s⁻¹) en el gradiente altitudinal (Baja: 300-700msm; Media: 1200-1700msm; Alta: 2200-2500msm) para el conjunto de las hembras.

	df	F	p
Masa (g)	1	2,23	0,142
SVL (mm)	1	0,05	0,817
FFL (mm)	1	0,20	0,655
HFL (mm)	1	0,40	0,529
Altitud 2	2	3,38	0,043
Condición de gravidez (G)	1	5,58	0,023
Altitud 2* Condición de gravidez	2	1,37	0,263

Tabla 6. Velocidad de sprint en *P. algirus* con respecto a variables independientes continuas: Masa y SVL (longitud hocico-cloaca) y variables independientes categóricas: altitud 2 [altitudes agrupadas en bajas (300msm y 700msm), medias (1200 y 1700msm) y altas (2200 y 2500msm)]. Condición de gravidez (G: grávida; NG: no grávida). Se muestran los resultados del GLM, con los grados de libertad (df), el estadístico (F), su *p* valor.



5. DISCUSIÓN

5.1. Consecuencias de la morfología y el sexo en la velocidad de sprint

La velocidad de sprint en *P. algirus* aumentó en relación con la disminución de la masa de los individuos (Lailvaux et al 2004); en cambio, la velocidad de sprint mostró una relación positiva respecto a la longitud de la extremidad trasera (Herrer et al 2002). No hemos encontrado influencia de la longitud de la extremidad delantera en la velocidad (ver también Sinervo & Losos 1991), lo cual esperábamos a priori ya que las patas delanteras realzan la maniobrabilidad en la carrera (Melville & Swain 2000), mientras que el empuje para un aumento en la velocidad lo realizan las extremidades traseras (Herrer et al 2002).

Se observaron diferencias significativas entre sexos, siendo los machos los que presentan una mayor velocidad de sprint, esto podría estar relacionado con el dimorfismo sexual que suele existir en la inversión de recursos para aumentar el *fitness* (Shine 2002). Los machos tienden a ser más activos que las hembras (búsqueda de hembras, defensa del territorio...), por lo que están más expuestos a depredadores (Rose 1981). Los machos más veloces por tanto poseen una ventaja con respecto al riesgo de depredación, un mayor rendimiento en la búsqueda de hembras (Perry et al 2004), y una mayor eficacia en la defensa de su territorio frente a otros machos (Husak 2006).

En ambos sexos se encontró una relación negativa entre la velocidad de carrera y la condición corporal. Esto se explica por la influencia de la masa corporal sobre ambos índices. Para los reptiles en general, la masa nos indica la mayor disposición de cuerpos grasos en el animal, no siendo un buen predictor del total de masa muscular, sino todo lo contrario. Es decir, estos índices de condición corporal no nos muestran eficazmente el estado del tono muscular de *P. algirus*. Estudios en otros reptiles (ej. *Vipera latastei*; Pleguezuelos et al 2007), demuestran que el índice de condición corporal es un buen indicativo sobre el estado reproductor de los individuos y las posibilidades de apareamiento (Shine 2002).

El uso de estos índices es controvertido, siendo utilizados y defendidos por algunos autores (Murray 2002; Ardia 2005; Schulte-Hostedde et al 2005) y sin embargo criticados por otros (Fisher et al 2005; DiBattista et al 2007). En este aspecto, Vervust (2008) llevó a cabo un estudio comparando seis índices de condición corporal (entre los que se encuentran BCI y



el factor de condición de Fulton, empleados en este estudio) y la explicación al rendimiento del aparato locomotor (contabilizando velocidad de sprint y esfuerzo). En *Podarcis sicula*, no hay relación entre la condición corporal y el rendimiento del aparato locomotor, asumiéndose con ello que los índices de condición corporal son mejores predictores de aspectos relacionados con la estrategia reproductora (ej. como indicativos de la predisposición a la reproducción; Vervust 2008).

5.2. Consecuencias de la altitud y la inmunosupresión en la velocidad de sprint

Tras considerar la velocidad de sprint en el gradiente altitudinal que se establece en el área de estudio, se observaron diferencias significativas en altitud para la velocidad de sprint. Sin embargo, el patrón que muestra la velocidad de sprint a lo largo del gradiente altitudinal, carece de explicación biológica, por lo que lo consideramos un error tipo I.

Una vez que controlamos el efecto del gradiente altitudinal, hay una disminución en la velocidad de sprint en aquellos ejemplares, inoculados con LPS, mientras que para individuos inoculados con tampón fosfato se incrementaba la velocidad de sprint. Los individuos pertenecientes al tratamiento control (TP) pueden tener una velocidad de sprint mayor por la experiencia acumulada en el circuito, siendo además un incentivo para constatar que individuos del tratamiento LPS con la misma experiencia previa, presenten aún una velocidad menor por el efecto del tratamiento inmunodepresor y sus consecuencias en la velocidad de sprint.

Por tanto podemos afirmar que un sistema inmunodeprimido afecta al rendimiento en la capacidad de locomoción en ejemplares de *P. algirus*. Por el contrario no podemos afirmar la existencia de un *trade-off* entre los recursos destinados al sistema inmunitario frente a otros recursos destinados a otras funciones relacionadas con la supervivencia de los individuos (velocidad de carrera frente a depredadores; French et al. 2007; Sheldon & Verhulst 1996) u otros recursos (López et al. 2009), ya que no encontramos interacción entre el gradiente altitudinal y el tratamiento. Por lo que un individuo inmunodeprimido ve afectada su velocidad de sprint a cualquier altitud, y no solo a cotas más bajas como pensábamos a priori.



5.3. Compromiso entre reproducción y locomoción en las hembras de *Psammodromus algirus* en Sierra Nevada

Teniendo en cuenta la condición de gravidez de las hembras, las variables morfológicas no tuvieron efecto significativo sobre la velocidad de sprint. Por el contrario, las hembras grávidas presentaron velocidades significativamente mayores que las no grávidas después de controlar con las variables morfológicas (masa, SVL y longitud de extremidades) es opuesto a lo observado en varias especies de escíncidos (*Leiolopisma entrecasteauxii*, *Leiolopisma coventryi*, *Sphenomorphus tympanum* y *Anotis maccoyi*; Shine 1980), donde las hembras grávidas reducen hasta en un 80% su velocidad de locomoción (teniendo en cuenta que los escíncidos están filogenéticamente alejados de los lacértidos). Por otro lado, se ha visto que esto no es algo generalizado, ya que la misma especie (*Lampropholis guichenoti*) puede tener resultados opuestos, aun a pesar de compartir tamaños y características morfológicas similares, entre dos poblaciones cercanas (Qualls & Shine 1997). De hecho si comparamos la velocidad de las hembras grávidas de *P. algirus* en altitud, vemos que las que proceden de localidades de media y elevada altitud corren más que las que proceden de localidades bajas. Incluso que la diferencia entre grávidas y no grávidas se hace mayor conforme subimos en altitud, surgiendo un efecto diferencial de la gravidez en la velocidad de sprint como ocurre en el caso de *L. guichenoti* (Qualls & Shine 1997).

Bajo estas premisas, en las cotas bajas de Sierra Nevada, podría haberse seleccionado hembras que invierten más en reproducción que en recursos para la locomoción, y por ello aparece esta diferencia en la velocidad de sprint. El hecho de que arriba haya más diferencias entre grávidas y no grávidas que en cotas bajas, podría deberse a que la mayor disponibilidad trófica permite a las hembras grávidas destinar recursos energéticos a mejorar la capacidad locomotora, a pesar de la condición de gravidez y con ello aumentar la posibilidad de supervivencia del individuo.



6. CONCLUSIONES

En una población de *Psammodromus algirus* distribuida en un gradiente altitudinal en Sierra Nevada, entre 300-2500msm, hemos encontrado diferencias en cuanto a la velocidad de sprint para diversos factores.

- La velocidad de sprint se encuentra condicionada por la morfología, mostrando una disminución de la velocidad de sprint en relación a la masa corporal de los individuos y una relación positiva respecto a la longitud de la extremidad trasera.
- Los índices de condición corporal (BCI y factor de condición de Fulton), se correlacionan negativamente con la velocidad de sprint. Ello es debido a que estos índices están totalmente influenciados por la masa corporal, y esa masa probablemente esté incrementada por la grasa, no por tejido muscular; los animales con más masa por grasa, corren menos.
- El sexo es determinante de una mayor velocidad de sprint en machos de *P. algirus*, relacionado con el dimorfismo sexual que presenta la especie.
- La altitud no marca una diferencia en velocidad de sprint en *P. algirus*, por lo que el gradiente altitudinal parece no afectar a la especie en este aspecto de su historia natural.
- Un tratamiento inmunodepresor (LPS) afecta a la velocidad de sprint siendo esta menor, no podemos constatar un *trade-off* entre los recursos destinados al sistema inmunitario y aquellos destinados a la velocidad de sprint a lo largo del gradiente altitudinal.
- Las hembras grávidas presentan una velocidad de sprint mayor son que las no grávidas.



7. REFERENCIAS

- Ardia DR. 2005. Tree swallows trade off immune function and reproductive effort differently across their range. *Ecology* 86: 2040–2046
- Avery RA. 1982. Field studies of body temperatures and thermoregulation. En: Gans C, Pough FH, (eds). *Biology of the Reptilia*. Academic Press, New York, 12: 93–166
- Bateman PW. 1995. *Psammodromus algirus* (large *Psammodromus*). *Phonotaxis Herpetological Review* 26: 36-37
- Bauwens D., Garland T., Castilla AM., Van Damme R. 1995. Evolution of sprint speed in lacertid lizards: morphological, physiological and behavioral covariation. *Evolution* 49: 848–863
- Bennett AF. 1980. The thermal dependence of lizard behaviour. *Animal Behaviour* 28: 752-762
- Bennett AF, Huey RB. 1990. Studying the evolution of physiological performance. En: Futuyma D, Antonovics J (eds). *Surveys of evolutionary biology*. Oxford University Press, New York, 7: 251– 284
- Bonneaud C, Mazuc J, Gonzalez G, Haussy C, Chastel O, Faivre B Sorci G. 2003. Assessing the cost of mounting an immune response. *American Naturalist* 161: 367–379
- Bonnet X, Naulleau G. 1994. A body condition index (BCI) in snakes to study reproduction. *Comptes Rendus de l'Acade Sciences, Series III, Sciences de la Vie* 317:34–41
- Bonine KE, Garland TJr. 1999. Sprint performance of phrynosomatid lizards, measured on a high-speed treadmill, correlates with hindlimb length. *Journal of Zoology* 248: 255–265
- Braña F. 1996. Sexual dimorphism in lacertid lizards: male head increase vs female abdomen increase? *Oikos* 75: 511– 523
- Busack SD, & Jaksic FM. 1982. Ecological and historical correlates of Iberian herpetofaunal diversity: an analysis at regional and local levels. *Journal of Biogeography* 9:289-302
- Carranza S, Harris DJ, Arnold EN, Batista V, González de la Vega JP. 2006. Phylogeography of the lacertid lizard, *Psammodromus algirus*, in Iberia and across the Strait of Gibraltar. *Journal of Biogeography* 33: 1279-1288
- Carrascal LM, Díaz JA. 1989. Thermal ecology and spatio-temporal distribution of the Mediterranean lizard *Psammodromus algirus*. *Holarctic Ecology* 12: 137-143
- Carrascal LM, López P, Martín J, Salvador A. 1992. Basking and antipredator behaviour in a high altitude lizard: implications of heat-exchange rate. *Ethology* 92: 143–154



- Carretero MA. 2002. Sources of colour pattern variation in Mediterranean *Psammodromus algirus*. *Netherlands Journal of Zoology* 52: 43-60
- Carretero MA, Llorente GA. 1993. Morfometría en una comunidad de lacértidos mediterráneos y su relación con la ecología. *Historia Animalium* 2: 77-99
- Carretero MA, Llorente GA. 1995. Thermal and temporal patterns of two Mediterranean Lacertidae. En: Llorente GA, Montori A, Santos X, Carretero MA. (eds). *Scientia Herpetologica*. Asociación Herpetológica Española, Barcelona, 213-223
- Charnov EL, Ernest, SK. 2006. The offspring-size/clutch-size trade-off in mammals. *American Naturalist* 167: 578–582
- Chen XJ, Xu XF, & Xiang JI. 2003. Influence of body temperature on food assimilation and locomotor performance in white-striped grass lizards, *Takydromus wolteri* (Lacertidae). *Journal of Thermal Biology* 28: 385–391
- Christian KA, Baudinette RV, Pamula Y. 1997. Energetic costs of activity by lizards in the field. *Functional Ecology* 11: 392–397
- Civantos E. 2000. Home-range ecology, aggressive behaviour, and survival in juvenile lizards, *Psammodromus algirus*. *Canadian Journal of Zoology* 78:1681–1685
- Civantos EA, Salvador A, Veiga JP. 1999. Body size and microhabitat affect winter survival of hatchling *Psammodromus algirus* lizards. *Copeia* 1999: 1112–1117
- Cole CJ. 1966. Femoral glands in lizards: a review. *Herpetologica* 22: 199-206
- Cox RM, Skelly SL, John-Alder HB. 2003. A comparative test of adaptive hypotheses for sexual size dimorphism in lizards. *Evolution* 57: 1653–1669
- Daly M, Wilson M. 2005. Carpe diem: Adaptation and devaluing the future. *The Quarterly Review of Biology* 80: 55-60
- Díaz JA. 1992. Choice of compass directions around shrub patches by the heliothermic lizard *Psammodromus algirus*. *Herpetologica* 48: 293-300
- Díaz JA. 1993. Breeding coloration, mating opportunities, activity, and survival in the lacertid lizard *Psammodromus algirus*. *Canadian Journal of Zoology* 71: 1104–1110
- Díaz JA, Carrascal LM. 1990. Prey size and food selection of *Psammodromus algirus* (Lacertidae) in central Spain. *Journal of Herpetol* 24: 342-347
- Díaz JA, Carrascal LM. 1991. Regional distribution of a Mediterranean lizard: influence of habitat cues and prey abundance. *Journal of Biogeography* 18: 291–297
- Díaz JA, Carrascal LM. 1993. Variation in the effect of profitability on prey size selection by the lacertid lizard *Psammodromus algirus*. *Oecologia* 94: 23-29



- Díaz JA, Pérez-Tris J, Tellería JL, Carbonell R, Santos T. 2005. Reproductive investment of a lacertid lizard in fragmented hábitat. *Conservation Biology* 19(5): 1578–1585
- Díaz-Unarte R. 1993. Variación de características reproductivas en lacertidos (Squamata, Lacertidae) un estudio comparativo. Universidad Autónoma de Madrid, Madrid
- Dibattista JD, Feldheim KA, Gruber SH, Hendry AP. 2007. When bigger is not better: selection against large size, high condition and fast growth in juvenile lemon sharks. *Journal of Evolutionary Biology* 20:201–212
- do Amaral JPS, Marvin GA, Hutchison VH. 2002. The influence of bacterial lipopolysaccharide on the thermoregulation of the box turtle *Terrapene carolina*. *Physiological and Biochemical Zoology* 75: 273–282
- Dodd CK. 1993. The effects of toe-clipping on sprint performance of the lizard *Cnemidophorus sexlineatus*. *Journal of Herpetology* 27: 209-213
- Downes S. 2001. Trading heat and food for safety: costs of predator avoidance in a lizard. *Ecology* 82: 2870–2881
- Downes S, Bauwens D. 2002. An experimental demonstration of direct behavioural interference in two Mediterranean lacertid lizard species. *Animal Behaviour* 63: 1037–1046
- Ferguson GW, Fox SF. 1984. Annual variation of survival advantage of large juvenile side-blotched lizards, *Uta stansburiana*: its causes and evolutionary significance. *Evolution* 38: 342– 349
- Fernández-Cardenete JR, Luzón-Ortega J.M, Pérez-Contreras J, Pleguezuelos JM, Tierno de Figueroa JM. 2000. Nuevos límites altitudinales para seis especies de herpetos de la península Ibérica. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española* 11(1): 20-21
- Fisher R, Leis JM, Clark DL, Wilson SK. 2005. Critical swimming speeds of late-stage coral reef fish larvae: variation within species, among species and between locations. *Marine Biology* 147: 1201–1212
- Forsman A, Shine . 1995. Parallel geographic variation in body shape and reproductive life history within the Australian scincid lizard *Lampropholis delicata*. *Functional Ecology* 9: 818–828
- French SS, Johnston GIH, Moore MC. 2007. Immune activity suppresses reproduction in food-limited female tree lizards *Urosaurus ornatus*. *Functional Ecology* 21: 1115–1122
- French SS, Fokidis HB, Moore MC. 2008. Variation in stress and innate immunity in the tree lizard (*Urosaurus ornatus*) across an urban-rural gradient. *Journal of*



- Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology 178(8): 997-1005
- Freudenberg MA, Merlin T, Gumenscheimera M, Kalis C, Landmann R, Galanos C. 2001. Role of lipopolysaccharide susceptibility in the innate immune response to *Salmonella typhimurium* infection: LPS, a primary target for recognition of Gram-negative bacteria. *Microbes and Infection* 3: 1213–1222
- Fulton TW. 1904. The rate of growth in fishes. *Fish Board of Scotland Annual Report* 22: 141–241
- Garland T Jr, Hankins E, Huey RB. 1990. Locomotor capacity and social dominance in male lizards. *Functional Ecology* 4: 243–250
- Garland TJ, Losos JB. 1994. Ecological morphology of locomotor performance in squamate reptiles. En: Wainwright PC, Reilly SM (eds). *Ecological Morphology: Integrative Organismal Biology*. University of Chicago Press, Chicago, 240–302
- Halpern M. 1992. Nasal chemical senses in reptiles: structure and function. In: Gans C, Crews D (eds) *Biology of the reptilian* University of Chicago Press, Chicago 18: 423–523
- Herrer A, Meyers JJ, Van Hooydonck B. 2002. Relations between microhabitat use and limb shape in phrynosomatid lizards. *Biological Journal of the Linnean Society* 77: 149–163
- Hertz P, Huey RB, Stevenson RD. 1983. Homage to Santa Anita: thermal sensitivity of sprint speed in agamid lizards. *Evolution* 37: 1075-1084
- Hertz E, Huey RB, Nevo E. 1982. Fight versus flight: body temperature influences defensive responses of lizards. *Animal Behaviour* 30: 676–679
- Huey RB. 1991. Physiological consequences of habitat selection. *American Naturalist* 137:91-115
- Huey RB, Dunham AE, Overall KL, Newman RA. 1990. Variation in locomotor performance in demographically known populations of the lizard *Sceloporus merriami*. *Physiological Zoology* 63: 845-872
- Husak JF. 2006. Does speed help you survive? A test with collared lizards of different ages. *Functional Ecology* 20: 174-179
- Husak JF, Fox SF. 2006. Field use of sprint speed by collared lizards (*Crotaphytus collaris*): compensation and sexual selection. *Evolution* 60: 1888-1895
- Husak JF, Lappin KA, Fox SF, Lemos-Espinal JA. 2006. Bite-force performance predicts dominance in male venerable collared lizards (*Crotaphytus antiquus*). *Copeia* 2006(2): 301–6



- Huyghea K, Husakb JF, Zoran Tadić AH, Mooreb IT, Van Dammea R, Vanhooydoncka B. 2009. Relationships between hormones, physiological performance and immunocompetence in a color-polymorphic lizard species, *Podarcismelisellensis*. *Hormones and Behavior* 55(4): 488-494
- Iraeta P, Monasterio C, Salvador A, Díaz JA. 2011. Sexual dimorphism and interpopulation differences in lizard hind limb length: locomotor performance or chemical signalling? *Biological Journal of the Linnean Society* 104: 318-329
- Iraeta P, Monasterio C, Salvador A, Díaz JA. 2006 Mediterranean hatchling lizards grow faster at higher altitude: a reciprocal transplant experiment. *Functional Ecology* 20: 865–872
- Iraeta P, Salvador A, Díaz JA. 2008. A reciprocal transplant study of activity, body size, and winter survivorship in juvenile lizards from two sites at different altitude. *Ecoscience* 15 (3): 298-304
- Iraeta P, Salvador A, Monasterio C, Díaz JA. 2010. Effects of gravidity on the locomotor performance and escape behaviour of two lizard populations: the importance of habitat. *Behaviour*, 147 (1): 133-150
- Irschick DJ. 2000. Effects of behavior and ontogeny on the locomotor performance of a West Indian lizard *Anolis lineatopus*. *Functional Ecology* 14: 438–444
- Irschick DJ, Meyers JJ. 2007. An analysis of the relative roles of plasticity and natural selection in the morphology and performance of a lizard (*Urosaurus ornatus*). *Oecologia* 153: 489–499
- Irschick DJ, Garland T. 2001. Integrating function and ecology in studies of adaptation: investigations of locomotor capacity as a model system. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 32: 367–396
- Janeway CA, Travers P, Walport M, Shlomchik M. 2001. *Immunobiology. The immune system in health and disease*, 5th edn. Garland Publishing, New York
- Kaliontzopoulo A. 2010. PhD tesis: Proximate and evolutionary causes of phenotypic diversification, Barcelona
- Kremlev SG, Palmer C. 2005. Interleukin-10 inhibits endotoxin- induced pro-inflammatory cytokines in microglial cell cultures. *Journal Neuroimmunol* 162: 71–80
- Lailvaux SP, Irschick DJ. 2006. A functional perspective on sexual selection: insights and future prospects. *Animal Behaviour* 72: 263-273
- Lailvaux S, Herrel A, VanHooydonck B, Meyers JJ, Irschick DJ. 2004. Performance capacity, fighting tactics and the evolution of life–stage male morphs in the green anole lizard (*Anolis carolinensis*). *Proceedures of the Royal Society of Lond B* 271(1556): 2501-2508



- Langkilde T, Shine R. 2006. How much stress do re- searchers inflict on their study animals? A case study using a scincid lizard, *Eulamprus heatwolei*. *Journal of Experimental Biology* 209: 1035-1043
- Le Galliard JF, Clobert J, Ferriere R. 2004. Physical performance and Darwinian fitness in lizards. *Nature* 432: 502–505
- Lia C, Lianb X, Bib J, Fanga H, Maulc TL, Jiang Z. 2011. *Journal of Arid Environments* 75(11): 1038-1042
- Lochmiller RL, Deerenberg C. 2000. Trade-offs in evolutionary immunology: just what is the cost of immunity? *Oikos* 88: 87–98
- López P, Martín J. 2002. Locomotor capacity and dominance in male lizards *Lacerta monticola*: a trade-off between survival and reproductive success? *Biological Journal of the Linnean Society* 77(2): 201–209
- López P, Gbirot M, Martín J. 2009. Immune activation affects chemical sexual ornaments of male Iberian wall lizards. *Naturwissenschaften*. 96(1): 65-9
- Martín J, Avery RA. 1998. Effects of tail loss on the movement patterns of the lizard, *Psammodromus algirus*. *Functional Ecology* 12(7): 794–802
- Martín J, López. 2001. Hindlimb asymmetry reduces escape performance in the lizard *Psammodromus algirus*. *Physiology and Biochemical zoology* 74(5): 619-624
- Martín J, López P. 2006. Links between male quality, male chemical signals, and female mate choice in Iberian Rock Lizards. *Functional Ecology* 20(6): 1087–1096
- Martín J, Amo L, López P. 2008. Parasites and health affect multiple sexual signals in male common wall lizards, *Podarcis muralis*. *Naturwissenschaften* 95(4): 293-300
- Mason RT. 1992. Reptilian pheromones. En: Gans C, Crews D (eds) *Biology of the reptilian* University of Chicago Press, Chicago 18: 114–228
- Mateo Miras JA, Cheylan M, Noura S, Joger U, Sá-Sousa P, Pérez-Mellado V, Martínez-Solano I, Sindaco R. 2009. *Psammodromus algirus*. En: *IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2009.1. <www.iucnredlist.org>.
- Mattingly WB. 2005. The choice of arboreal escape paths and its consequences for the locomotor behaviour of four species of *Anolis* lizards *Animal Behaviour* 70: 1239–1250
- McBrayer LD, Wylie JE. 2009. Concordance between locomotor morphology and foraging mode in lacertid lizards. *Zoology* 112(5): 370-378
- Melville J, Swain R. 2000. Evolutionary relationships between morphology, performance and habitat openness in the lizard genus *Niveoscincus* (Scincidae: Lygosominae). *Biological Journal of Linnean Society* 70, 667-683.



- Merchant M, Williams S, Trosclair P, Elsey R, Mills K. 2007. Febrile response to infection in the American alligator (*Alligator mississippiensis*). *Comparative Biochemistry Physiology A*. 148 (4): 921–925
- Merchanta M, Fleurya L, Rutherforda R, Paulissen M. 2008. Effects of bacterial lipopolysaccharide on thermoregulation in green anole lizards (*Anolis carolinensis*). *Veterinary Immunology and Immunopathology* 125(1–2): 176–181
- Moreira PL, López P, Martín J. 2006. Femoral secretions and copulatory plugs convey chemical information about male identity and dominance status in Iberian rock lizards (*Lacerta monticola*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 60: 66–174
- Moreno-Rueda, G., Pleguezuelos, J.M., 2007. Long-term and short-term effects of temperature on snake detectability in the wild: a case study with *Malpolon monspessulanus*. *Herpetological Journal* 17: 204–207
- Murray DL. 2002. Differential body condition and vulnerability to predation in snowshoe hares. *Journal of Animal Ecology* 71: 614–625
- Naya DE, Veloso C, Bozinovic F. 2008. Physiological flexibility in the Andean lizard *Liolaemus bellii*: seasonal changes in energy acquisition, storage and expenditure. *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology* 178(8): 1007–1015
- Nelson KJ, Gregory PT. 2000. Activity patterns of garter snakes, *Thamnophis sirtalis*, in relation to weather conditions at a fish hatchery on Vancouver Island, British Columbia. *Journal of Herpetology* 34(1):32–40
- Norris K, Evans MR. 2000. Ecological immunology: life history trade-offs and immune defense in birds. *Behavioral Ecology* 11: 19–26
- Olsson M, Shine R, Bak-Olsson E. 2002. Locomotor impairment of gravid lizards: is the burden physical or physiological? *Journal of Evolutionary Biology*. 13(2): 263–268
- Qualls FJ, Shine R. 1997. Geographic variation in ‘costs of reproduction’ in the scincid lizard *Lampropholis guichenoti*. *Functional Ecology* 11:757–763
- Quinn GP, Keough MJ. 2002. *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge University Press, Cambridge
- Perry GK, LeVering I, Girard, Garland T Jr. 2004. Locomotor performance and social dominance in male *Anolis cristatellus*. *Animal Behaviour* 67: 37–47
- Peterson CG, Husack JF. 2006. Locomotor performance and sexual selection: individual variation in sprint speed of collared lizards (*Crotaphytus collaris*). *Copeia* 2006(2): 216–224



- Pleguezuelos JM, Fernández-Cardenete JR, Honrubia S, Feriche M, Villafranca C. 2007. Correlates between morphology, diet and foraging mode in the Ladder Snake *Rhinechis scalaris* (Schinz, 1822). *Contributions to Zoology* 76 (3): 179-186
- Pleguezuelos JM, Feriche M, Reguera S, Santos X. 2010. Patterns of tail breakage in the ladder snake (*Rhinechis scalaris*) reflect differential predation pressure according to body size. *Zoology* 113(5): 269-274
- Robson MA, Miles DB. 2000. Locomotor performance and dominance in male Tree Lizards, *Urosaurus ornatus*. *Functional Ecology* 14(3): 338–344
- Rose B. 1981. Factors affecting activity in *Sceloporus virgatus*. *Ecology* 62: 706–716
- Salvador A. 1997. Lagartija colilarga (*Psammodromus algirus*) En: Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Salvador, A., Marco, A. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. Disponible online: <http://www.vertebradosibericos.org/reptiles/bibliografia/psaalgbi.html>
- Salvador, A. 2011. Lagartija colilarga (*Psammodromus algirus*) En: Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Salvador, A., Marco, A. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. Disponible online: <http://www.vertebradosibericos.org/>
- Salvador A, Veiga JP, Martín J, López P. 1997. Testosterone supplementation in subordinate, small male lizards: consequences for aggressiveness, color development, and parasite load. *Behavioral Ecology* 8 (2): 135-139
- Schulte-Hostedde AI, Zinner B, Millar JS, Hickling GJ. 2005. Restitution of mass-size residuals: validating body condition indices. *Ecology* 86: 155–163
- Sheldon BC, Verhulst S. 1996. Ecological immunology: costly parasite defence and trade-offs in evolutionary ecology. *Trends Ecol Evol* 11: 317–321
- Shine R. 1980. "Costs" of reproduction in reptiles. *Oecologia* 46(1): 92-100
- Shine R. 2002. Reconstructing an adaptationist scenario: what selective forces favor the evolution of viviparity in montane reptiles? *American Naturalist* 160:582–93
- Shine R. 2005. Life-history evolution in reptiles. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36:23–46
- Sinervo B, Doughty P, Huey RB, Zamudio K. 1992. Allometric engineering: a causal analysis of natural selection on offspring size. *Science* 285:1927–30
- Sinervo B, Licht P. 1991. Proximate constraints on the evolution of egg size, number, and total clutch mass in lizards. *Science* 252:1300–2



- Sinervo B, Losos JB. 1991. Walking the tight rope: arboreal sprint performance among *Sceloporus occidentalis* lizard populations. *Ecology* 72: 1225–1233
- Soler M. 2002. Evolucion La base de la Biología. Proyecto Sur de Ediciones, Granada, Cap 8:170
- Staszewski V, Boulinier T. 2004. Vaccination: a way to address questions in behavioral and population ecology? *Trends Parasitol* 20: 17–22
- Stevens GC. 1992. The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *The American Naturalist* 140:893-911
- Uller T, Isaksson C, Olsson M. 2006; Immune challenge reduces reproductive output and growth in a lizard. *Functional Ecology*. *British Ecological Society* 20: 873–879
- Valle F, Navarro FB, Jiménez MN, Algarra JA, Arrojo E, Asensi A, Cabello J, Cano E, Cañadas E, Cueto M, Dana E, de Simón E, Díez B, García A, Giménez E, Gómez F, Linares JE, Lorite J, Melendo M, Montoya MC, Mota JF, Peñas J, Salazar C, Torres JA. 2004. Datos botánicos aplicados a la gestión del medio natural andaluz I: Bioclimatología y Biogeografía. Junta de Andalucía., Consejería de Medio Ambiente, Sevilla
- Van Damme, 1990 Evolutionary rigidity of thermal physiology: the case of the cool temperature lizard *Lacerta vivipara*. *Oikos* 57: 61-67
- Van Damme R, Bauwens D, Castilla AM, Verheyen RF. 1989. Altitudinal variation of the thermal biology and running performance in the lizard *Podarcis tiliguerta*. *Oecologia* 80(4): 516-524
- Vervust B, Lailvaux SP, Grbacc I, Van Damme R. 2008 Do morphological condition indices predict locomotor performance in the lizard *Podarcis sicula*?. *Acta oecologica* 34: 244–251
- Vitt LJ, Pianka ER. 1994. *Lizards ecology: Historical and experimental perspectives*. Princeton University Press, Princeton
- Wikelski M, Trillmich F. 1997. Body size and sexual size dimorphism in marine iguanas fluctuate as a result of opposing natural and sexual selection: an island comparison. *Evolution* 51: 922–936
- Zuk M, Stoehr AM. 2002. Immune defense and host life history. *American Naturalist Supplement* 160: 9–22



8. AGRADECIMIENTOS

Tengo la enorme suerte de contar con una familia maravillosa, que siempre me apoya en este y en todos los proyectos que he puesto en marcha. Ahora tengo la oportunidad de reconocer vuestro apoyo y confianza en mí, gracias por estar siempre conmigo en este y en todos los proyectos que emprendo.

He tenido la suerte durante la realización de este máster de conocer a gente “grande”, aquellos que se decantan por una formación en conservación de la biodiversidad, ojalá sea la primera promoción de muchos profesionales aunando fuerzas. Gracias a todos por los momentos buenos, y sobre todo por el apoyo en los malos.

Mis niñas de *Graná*: Araceli, Chio, Bea,...(y tantos y tantas que no cito), dejasteis de ser compañeras de clase para ser parte de mi familia, ya soy casi mas granaina que motrileña, me habéis ayudado y apoyado desde siempre y una vez más en la elaboración del proyecto, aprovecho también esta ocasión para daros las gracias.

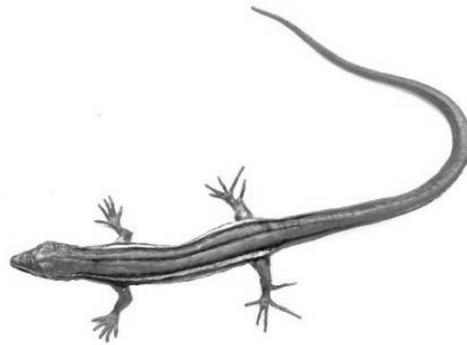
¡Ese gran piso! con mis guiris Cori y Lina, mis españolas Anita y Tere, y Pepa de la Alhambra, que pena separarnos, pero que alegría haber compartido con vosotras tantas experiencias unas muy buenas y otras no tanto (fiestas de *laptop* en el salón), muchísimas gracias por hacerme la vida más fácil y sobre todo más feliz.

Al grupo de animación del hotel Bahía Tropical de Almuñecar, por ser mucho más que compañeros, y aguantar mis quejas (¡quiero dormir!), por ser monotemática (que si lagartijas para un lado, que si la sierra por otro...), y sobre todo por apoyarme con un *Bibi tu proyecto es lo primero*, cambiándome turnos y sobre todo dándome ánimos: Cobi, Andrea, Victor y Fito, es una suerte contar con vosotros, ¡gracias!.

Por último, me gustaría darle las gracias al grupo de investigación de vertebrados de la universidad de Granada. Pleguezuelos, ha sido un lujo contar contigo como tutor, muchas gracias por los comentarios, correcciones y consejos, y sobre todo por el trato personal y el apoyo, eres además de un gran investigador una gran persona, ha sido todo un privilegio. Paco, ha sido un placer haberte conocido como profesional, te auguro una carrera profesional deslumbrante, mucho ánimo con la tesis. Gregorio, muchas gracias por las correcciones y las mil dudas en estadística, por la paciencia y por haberme tratado como a una más del grupo.



Me gustaría por último reconocer la ayuda recibida a Senda, ha sido además de una amiga, una tutora inmejorable, se ha desvivido en ayudarme, me ha dado ánimos, perdido su tiempo libre ayudándome en correcciones, estadística...(cuantos fines de semana, noches...). Hemos pasado una temporada de campo con días extraordinarios (otros no tanto, aunque de esos también hemos aprendido). Además de ser una buena persona vas a ser una buena investigadora. Espero que aunque haya sido breve hayas podido disfrutar como yo de la elaboración del proyecto, muchísima suerte con tu tesis estás haciendo un trabajo de una gran calidad, y eso dará sus frutos, Australia esta cada vez más cerca...



MÁSTER EN CONSERVACIÓN, GESTIÓN Y RESTAURACIÓN DE LA BIODIVERSIDAD

UNIVERSIDAD DE GRANADA

TRABAJO FIN DE MÁSTER

ESTRATEGIAS VITALES EN

Psammodromus algirus:

EFECTO EN VELOCIDAD

DE

SPRINT

MARÍA VIRTUDES RUBIÑO HISPÁN

DIRECTORES DEL TRABAJO:

- JUAN MANUEL PLEGUEZUELOS
GÓMEZ
- SENDA REGUERA PANIZO
- FRANCISCO ZAMORA CAMACHO

