

Características reproductoras y procesos demográficos en una población de *Gallotia caesaris* (Lacertidae) de El Hierro (Islas Canarias)

MARCOS GARCÍA-MÁRQUEZ¹, LUIS FELIPE LÓPEZ-JURADO¹ & JOSÉ A. MATEO²

¹. Departamento de Biología. Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, Campus de Tafira. 35016 Las Palmas de Gran Canaria. España.

². Estación Biológica de Doñana, apartado 1056, 41080 Sevilla, España.

Resumen. Numerosas poblaciones y especies insulares de lagartos de gran tamaño se han extinguido tras la introducción de mamíferos predadores en islas. En cambio, las especies de pequeño tamaño se muestran más resistentes frente a la misma perturbación. Para la biología de la conservación, es interesante investigar si esto guarda alguna relación con el modo en que covarían las características reproductoras y demográficas de los lagartos con el tamaño corporal. En una población de *G. caesaris* (especie insular pequeña y abundante) sujeta a predación por cernícalos y gatos cimarrones, la mortalidad se compensa fundamentalmente gracias a que la madurez es temprana y a que las hembras pueden hacer varias puestas por temporada. Los efectos de una disminución en la fecundidad, como consecuencia de una sequía, produjeron un fuerte declive poblacional, a pesar de que el incremento de mortalidad fue pequeño. Los individuos de mayor tamaño presentaron mayor fecundidad y mejores capacidades de supervivencia, pero puesto que en esta especie el tamaño está limitado por un crecimiento asintótico, está débilmente correlacionado con la edad, y que la esperanza de vida es pequeña, la selección natural debe actuar a favor de los individuos que maduran antes.

Palabras clave: demografía; estrategia reproductora; Lacertidae; *Gallotia*; Islas Canarias.

Abstract. Life history traits and demographic processes in a population of *Gallotia caesaris* at El Hierro (Canary Islands). In islands, small sized lizard species are less vulnerable to mammalian predators introduced by man than big sized species. Since this might be related to how the life history traits of the lizards covariate with body size, eco-demographic studies on the small, extinction resistant insular species have value for conservation science. In the small *G. caesaris* from El Hierro island, early maturity (which involves big hatchling size but small adult size) and multiple broods per season compensate for high mortality rates in a population subjected to kestrel and introduced feral cat predation. A severe drought increased slightly the mortality of the adults, but the population density dropped by a factor of three as the result of a reduction in the reproductive performance of the lizards. Bigger size meant enhanced fitness and fecundity but, since size is limited by asymptotic growth, size is poorly correlated with age, and life expectancy is short, natural selection should favour the younger breeders in this species.

Key words: demography; life history; Lacertidae; *Gallotia*; Canary Islands.

INTRODUCCIÓN

Una cuestión fundamental en la biología de la conservación consiste en comprender los mecanismos implicados en las extinciones recientes y modernas, la mayoría de las cuales se deben a alteraciones de los ecosistemas provocadas por el hombre (SOULÉ, 1983). Por ejemplo, durante el holoceno han ocurrido un gran número de extinciones de especies de lagartos, entre las que se cumplen dos regularidades importantes: por un lado, la inmensa mayoría de estas extinciones

han afectado a endemismos insulares tras la introducción de mamíferos predadores en las islas (CASE *et al.*, 1992); y por otra parte, las especies de gran tamaño se han visto mucho más afectadas que las pequeñas (PREGILL, 1985).

Mientras que este patrón de extinciones está claramente vinculado al hecho de que las especies insulares han evolucionado en ausencia de mamíferos predadores, y a que las poblaciones insulares son pequeñas y aisladas, la relación entre el tamaño corporal y la vulnerabilidad frente a predadores introducidos es menos evidente y

ha sido escasamente estudiada. Puesto que en los lagartos el tamaño corporal está correlacionado con muchas características reproductoras y demográficas, como la longevidad, la edad de maduración, la fecundidad y la densidad de población (DUNHAM, 1985; BAUWENS, 1998; STEARNS, 1984), resulta lógico pensar que el papel del tamaño en los patrones de extinción descritos puede guardar relación con modos diferentes de equilibrar la mortalidad y la natalidad en las especies de lagartos de gran tamaño y en las de pequeño tamaño.

La isla de El Hierro ofrece la oportunidad de estudiar un caso particular de este problema. Dos especies de lacértidos habitan en la isla, *Gallotia simonyi*, de gran tamaño y en peligro de extinción, y *Gallotia caesaris*, de pequeño tamaño y muy abundante. Los grandes lagartos eran relativamente abundantes hasta el momento de la conquista europea a finales del S. XV, a pesar de que eran consumidos ocasionalmente por los habitantes aborígenes de la isla. Su declive posterior parece deberse a la introducción de gatos en la isla (ver MATEO *et al.*, LÓPEZ-JURADO *et al.* y GARCÍA-MÁRQUEZ *et al.*, en este volumen).

En este artículo, presentamos una descripción de las características reproductoras y la demografía de una población de *G. caesaris* densa y

sujeta a predación por gatos y rapaces, con el fin de caracterizar cualitativamente el equilibrio establecido entre la natalidad y la mortalidad, y el modo de selección natural en esta especie. Los resultados se comparan con la información disponible acerca de *G. simonyi*, y se discuten en relación con su conservación.

LUGAR DE ESTUDIO Y MÉTODOS

El Hierro es una isla volcánica de mediana extensión y relieve abrupto (269 km²; 1500 m) que ocupa una situación periférica en el archipiélago canario (Figura 1). Su paisaje contiene una gran heterogeneidad microclimática y ecológica debida a la interacción diferencial del relieve de la isla con las masas de aire húmedo arrastradas por los vientos alisios procedentes de nordeste, y a sustratos volcánicos de antigüedad variable, que determinan distintas posibilidades de colonización para la vegetación. El presente estudio fue realizado en La Dehesa, un área que conserva el mejor exponente de bosque termófilo en el archipiélago (FERNÁNDEZ-PELLO, 1989), y que ha sido propuesta como lugar óptimo para la reintroducción de *Gallotia simonyi* (PÉREZ-MELLADO *et al.*, 1997). El microclima de La Dehesa es árido, templado, y estacional, con precipitaciones escasas e irregulares (media anual = 190 mm; c.v. = 29,48%; n = 15 años), el 90% de las cuales

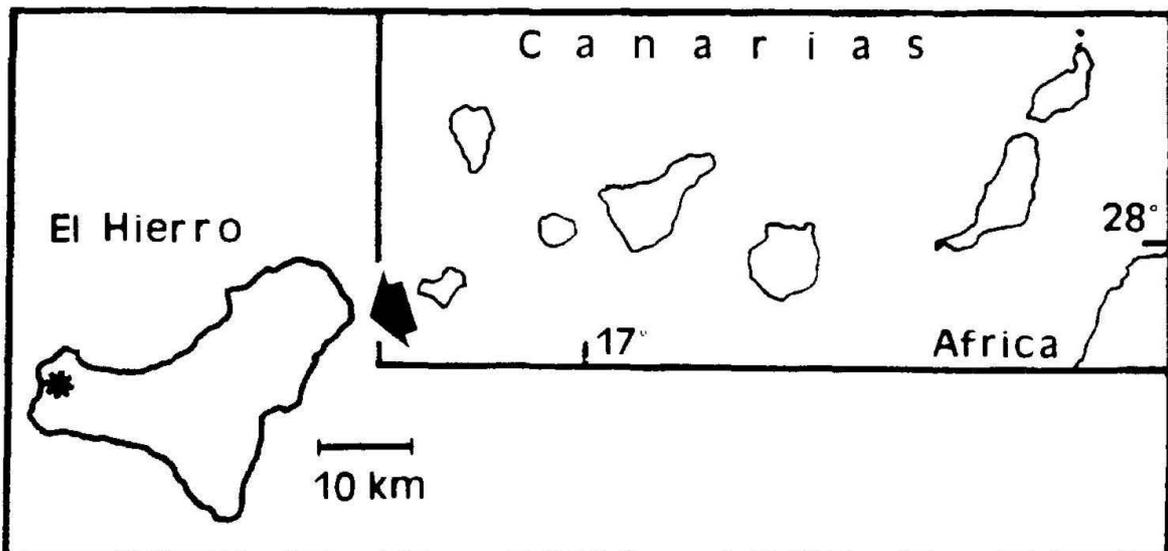


Figura 1: Situación del lugar del estudio.
Figure 1: Study site location.

se recoge desde octubre a marzo. La vegetación está dominada por sabinas (*Juniperus turbinata*) y por especies arbustivas xerófilas (*Senecio kleinia*, *Euphorbia obtusifolia*, *Cistus monspelliensis*, *Rubia fruticosa*, *Echium aculeatum* y otras), muchas de las cuales pierden las hojas durante la estación seca. La comunidad de vertebrados está integrada por reptiles autóctonos (*G. caesaris*, *Chalcides viridamus*, *Tarentola boettgeri*), mamíferos introducidos (roedores, conejos y gatos cimarrones) y varias especies de aves, entre ellas algunas rapaces.

Se estudió la demografía de una población de *Gallotia caesaris* mediante marcaje (amputación de dedos) y recaptura durante los años 1993, 1995 y 1996 en una parcela de 50 x 50 m. en la que se dispuso una red de 61 trampas de caída. Las trampas se cebaron con tomate en los días de muestreo, y los lagartos se recogieron en un plazo de 2 a 4 horas, evitando las horas en las que el sol incidiera verticalmente sobre las trampas. Cada animal se liberó después de ser pesado y medido junto a la trampa en que fue capturado, y las trampas se neutralizaron siempre después de cada muestreo. La densidad de la población se estimó por el método de Jolly-Seber (KREBS, 1989), añadiendo una banda periférica de influencia, de anchura equivalente a la mitad de la distancia entre las trampas, para calcular la superficie muestreada. La estructura de tamaños de la población y la razón de sexos operativa (machos adultos: hembras adultas) se determinaron sobre la muestra de animales marcados o recapturados en cada año, considerando como hembras adultas los lagartos mayores de 60 mm de LCC y sin hemipenes aparentes ante una presión moderada en la base de la cola en ninguna de sus recapturas, y como machos adultos aquellos que mostraron hemipenes evertibles. La disección de algunos ejemplares de colección mostró que otros rasgos fenotípicos, como el diseño de la coloración, el número de filas de escamas ventrales y el desarrollo de los poros femorales, provocan confusiones en ambos sentidos en la interpretación del sexo en esta especie.

Las recapturas ofrecieron datos para estudiar las variaciones en el índice de condición física de los lagartos (ICF), expresado como el cociente del peso observado entre el peso esperado (BRADSHAW, 1970; LELOUP, 1976). El peso esperado se calculó a partir de regresiones entre el peso medio y la LCC media de los individuos, usando una curva para los subadultos y las hembras ($r^2 = 0,80$; $p < 0,001$; $n = 289$) y otra para los machos ($r^2 = 0,71$; $p < 0,001$; $n = 158$), ya que se detectó dimorfismo sexual (ANCOVA para comparar pendientes aplicado a los datos transformados a logaritmo: $F = 8,98$; $p = 0,003$; g.d.l. = 1). Los individuos con la cola rota no fueron tenidos en cuenta en los análisis.

Las tasas de crecimiento individuales en cada periodo de muestreo se calcularon a partir de las dos recapturas más lejanas en el tiempo. Al incluir los datos correspondientes a animales marcados en 1993 y recapturados en 1995, surge una correlación negativa entre la tasa de crecimiento y el tiempo entre recapturas ($r^2 = 0,056$; $p < 0,0001$; $n = 292$) que desaparece eliminando dichos datos ($r^2 = 0,004$; $p = 0,42$; $n = 157$), por lo que consideramos que no podemos ofrecer estimas fiables del crecimiento durante 1994. Las recapturas separadas menos de 30 días fueron también descartadas, puesto que en ningún caso indicaron tasas de crecimiento apreciables.

Con el fin de determinar parámetros reproductores como el número de huevos por puesta, el tamaño de los huevos y el tamaño en la eclosión, durante 1996 algunas hembras con síntomas de gravidez fueron mantenidas provisionalmente en terrarios, y se las liberó de nuevo después de realizar la puesta.

Combinando los datos de densidad y estructura de la población, fecundidad y recapturas, se construyó una curva de supervivencia hipotética basada en los lagartos a los que en 1993 se les estimó una edad aproximada de un año. Se consideró que la densidad de población y la proporción de hembras adultas en 1992 fueron similares a las de 1993, dado que ambos años y los precedentes fueron climatológicamente similares, y se supuso que cada hembra realizó una

sola puesta con un éxito de eclosiones del 100%. El tamaño de la cohorte en 1993, 1995 y 1996 se estimó por el método de Petersen, a partir de la densidad total estimada y del número de individuos recapturados, lo que permitió completar la curva hasta el cuarto año de vida. La LCC media más una desviación típica de los individuos de cada sexo en ese momento (68 mm para las hembras y 75 mm para los machos), se empleó como límite inferior de referencia para seleccionar lagartos con al menos cuatro años en 1993, y se procedió del modo descrito antes para completar la curva. Este enfoque no distingue entre mortalidad y emigración, pero las recapturas indicaron un comportamiento filopátrico en estos lagartos: de los 179 individuos que fueron capturados en al menos 3 ocasiones, 109 cayeron sólo en una trampa, y 54 en dos o en tres trampas, que normalmente eran próximas, mientras que sólo 9 individuos visitaron 5 ó 6 trampas.

RESULTADOS

Densidad y estructura de la población

A lo largo de este estudio se marcaron 423 lagartos. De éstos, 205 fueron recapturados en al menos una ocasión, originando 433 recapturas y un total de 856 capturas. El número máximo de recapturas por individuo fue de ocho.

Las estimas del tamaño de la población mostraron intervalos de confianza muy amplios incluso cuando la frecuencia de recapturas fue alta (Tabla 1). Excluyendo los muestreos iniciales, cuya frecuencia de recapturas fue inferior al 20%, y agrupando las estimas de cada año, los datos indicaron un descenso significativo de la densidad de población a lo largo del estudio (ANOVA de Welch: $F = 19,57$; $p < 0,001$). Las estimas se promediaron entonces para obtener un valor de referencia en cada año: 1285 lagartos/ha en 1993, 755/ha en 1995 y 412/ha en 1996 (Figura 2).

La estructura de la población también cambió apreciablemente durante el estudio (Fig. 3). En 1993 los subadultos menores de 60 mm representaban una fracción importante de la pobla-

ción. El diseño de la coloración de estos individuos, la presencia de cicatriz umbilical patente, y la forma en que se distribuyeron en el histograma, indicaron que muchos de ellos pertenecían a la cohorte nacida en el año anterior. Estos lagartos juveniles fueron muy escasos en 1995 y estuvieron virtualmente ausentes en 1996 (no se detectaron eclosiones en 1995). Aparte de la distinta representación de lagartos juveniles, el tamaño medio de los machos adultos y de las hembras adultas fue significativamente mayor en 1996 que en los años previos (Tabla 2).

La razón de sexos en los adultos mostró un aumento aparente en el número de machos por hembra a lo largo del estudio, pero probablemente la proporción de hembras estimada en el primer año de muestreo está sobrevalorada por machos subadultos cuyo sexo real no pudo ser confirmado posteriormente, debido a que no fue-

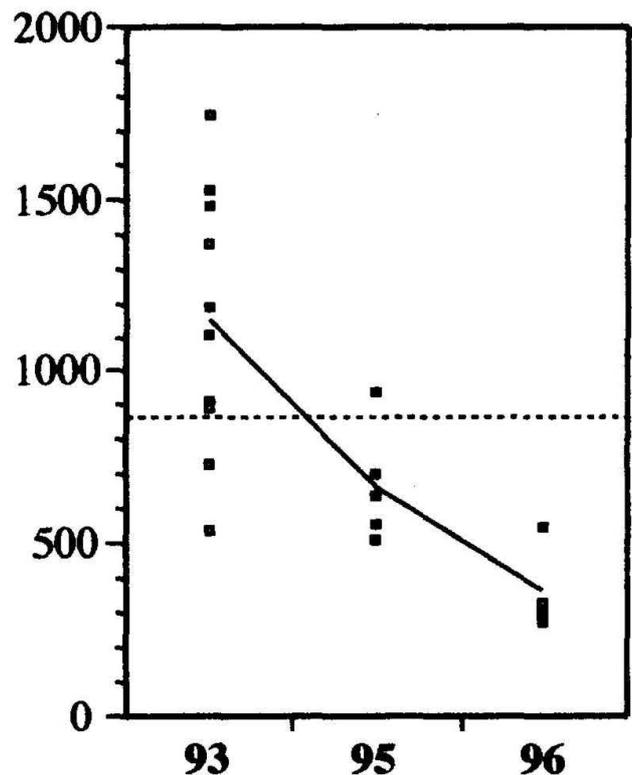


Figura 2: Densidad de población estimada (individuos/hectárea) en cada año de muestreo. El descenso observado es significativo.

Figure 2: Estimated population density (lizards/hectare) in the three years of the study. The observed decrease in the mean estimated density is significant.

Tabla 1: Estimaciones del tamaño de la población estudiada.**Table 1:** Jolly-Seber population size estimates. From left to right: days after first sampling, cumulative number of marked lizards, percent of recaptures, estimated population size and 95% confidence limits.

días tras el muestreo inicial	número acumulado de individuos marcados	recapturas (%)	tamaño poblacional estimado	intervalo de confianza al 95%
0	16	-	-	-
4	37	8,7	232	64-845
6	59	4,4	996	155-7520
7	76	10,5	952	221-3755
9	89	33,3	197	55-596
10	93	27,3	333	125-655
11	109	23,8	498	179-1028
13	131	17,9	631	231-1270
17	154	28,1	555	239-884
26	184	31,0	536	254-750
37	201	58,5	265	142-280
67	238	33,9	432	226-504
114	251	50,0	327	164-417
132	270	44,1	402	205-506
638	270	52,5	-	-
682	289	70,8	235	153-239
706	354	51,1	342	233-349
725	371	75,0	203	137-206
770	390	67,2	258	150-282
816	399	83,0	187	109-216
973	399	100	101	33-236
986	402	81,3	122	58-181
994	404	71,4	202	53-670
1104	411	76,7	111	59-162
1184	423	71,8	-	-

Tabla 2: Tamaño de los lagartos adultos y razón de sexos durante el estudio.**Table 2:** Size (maximum, mean, minimum, s.d., coefficient of variation and sample size) and sex ratio of the adult lizards during the study.

	1993	1995	1996	Test de Kruskal - Wallis comparaciones múltiples			
♂♂	max.	89,0	88,0	88,0	$\chi^2=18,59$; $p < 0,001$		
	media	73,5	73,4	77,7			
	min	60,0	63,0	65,0	Q		
	des. est.	5,4	5,3	5,3	93/95	0,029	$p > 0,5$
	c.v.	0,07	0,07	0,07	93/96	4,06	$p < 0,01$
	N	80	91	37	95/96	3,89	$p < 0,01$
♀♀	max.	77,3	79,0	76,0	$\chi^2=11,36$; $p < 0,01$		
	media	66,7	66,1	69,0			
	min	60,0	60,0	60,0	Q		
	des. est.	3,9	3,9	3,9	93/95	0,894	$p > 0,5$
	c.v.	0,06	0,06	0,06	93/96	2,765	$p < 0,005$
	N	107	109	34	95/96	3,391	$p < 0,02$
razón de sexos	0,75	0,83	1,09				
χ^2 (H_0 : r.s. = 1)	3,615	1,274	0,056				
	$p > 0,05$	$p > 0,25$	$p > 0,75$				

ron recapturados. En cualquier caso, ninguno de los tres años mostró un sesgo significativo en la razón de sexos estimada (Tabla 2), y los valores tampoco fueron significativamente distintos entre sí ($\chi^2 = 1,81$; $p = 0,4$).

Variaciones en el ICF de los lagartos

Al representar el ICF medio de los lagartos en cada sesión de captura, se pusieron de manifiesto fluctuaciones estacionales e interanuales (Figura 4). Estas variaciones fueron significativas en los individuos adultos de ambos sexos (Kruskal- Wallis: ambas $p < 0,001$; g.d.l.= 13) y en los subadultos ($p < 0,001$; g.d.l.= 12), y siguieron un patrón definido: en los años de pluviosidad normal, los lagartos sufrieron una pérdida progresiva de peso durante la estación seca que se recuperó durante las lluvias de la estación húmeda. En cambio, durante la sequía ocurrida en 1995 el peso de los lagartos se mantuvo permanentemente por debajo de los valo-

res esperados. Este patrón indica que el aumento de la productividad del ecosistema durante la estación húmeda es importante para acumular reservas corporales, que son consumidas por los lagartos durante la estación seca en la que se reproducen y desarrollan mayor actividad, mientras que bajo condiciones de aridez extrema los lagartos estuvieron sometidos a un estrés fisiológico manifiesto.

Puesto que el ICF puede reflejar variaciones en el peso debidas a la gestación de los huevos en las hembras (además del estado nutricional o de hidratación de los lagartos), se investigó si existieron diferencias asociadas al sexo, y se encontró un patrón consistente con esta hipótesis. Durante 1993, la amplitud media de las variaciones observadas en el ICF de los lagartos mostró diferencias significativas entre hembras, machos y subadultos ($\chi^2 = 23,33$; $p < 0,001$; g.d.l.= 2), siendo mayor en las hembras que en los machos

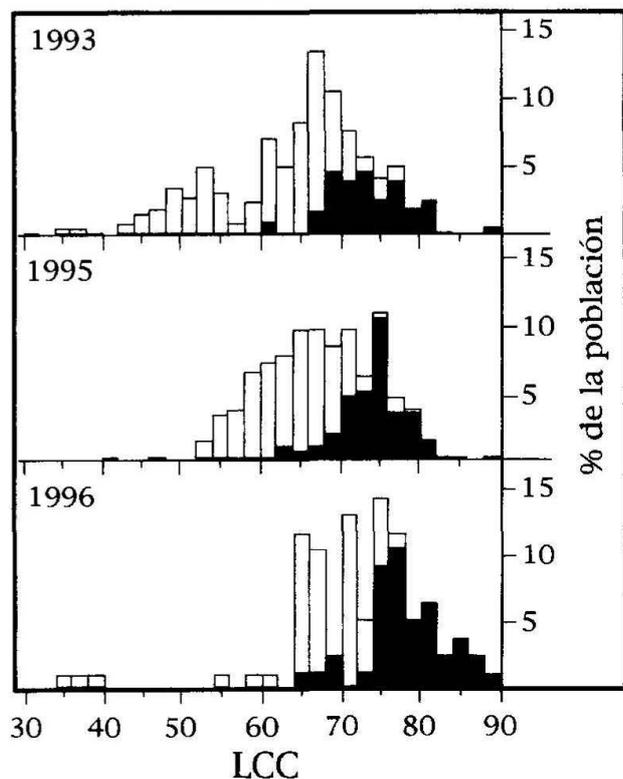


Figura 3: Estructura de tamaños de la población durante la estación seca en los tres años de muestreo. Los individuos menores de 40 mm. son neonatos (subrepresentados en los datos de 1993 y 1996; ausentes durante el muestreo de 1995). Las barras rellenas representan los machos adultos.

Figure 3: Size population structure during the study. SVL on abscisa, percent of size classes on ordinates. Lizards smaller than 40 mm SVL are hatchlings born at the end of the dry season (under-represented in the 1993 and 1996 data, but absent in the population in 1995). Solid bars depict adult males.

($Q = 4,81$; $p < 0,001$) e intermedia en los subadultos (diferencias no significativas). En 1995, año de sequía en el que la reproducción no tuvo lugar, no se encontraron diferencias entre las tres categorías sexuales ($\chi^2 = 2,59$; $p = 0,27$; g.d.l.=2), y en 1996 las hembras volvieron a mostrar una variación media más amplia que la de los machos (U de Mann-Whitney: $Z = 2,08$; $p = 0,04$). Por tanto, el estado nutricional deficiente de los lagartos durante la sequía pareció repercutir en una inhibición de la vitelogénesis (ver más adelante), que se reflejó en valores de ICF similares a los de los machos.

Por otro lado, durante el periodo de estrés acentuado los lagartos de mayor tamaño mos-

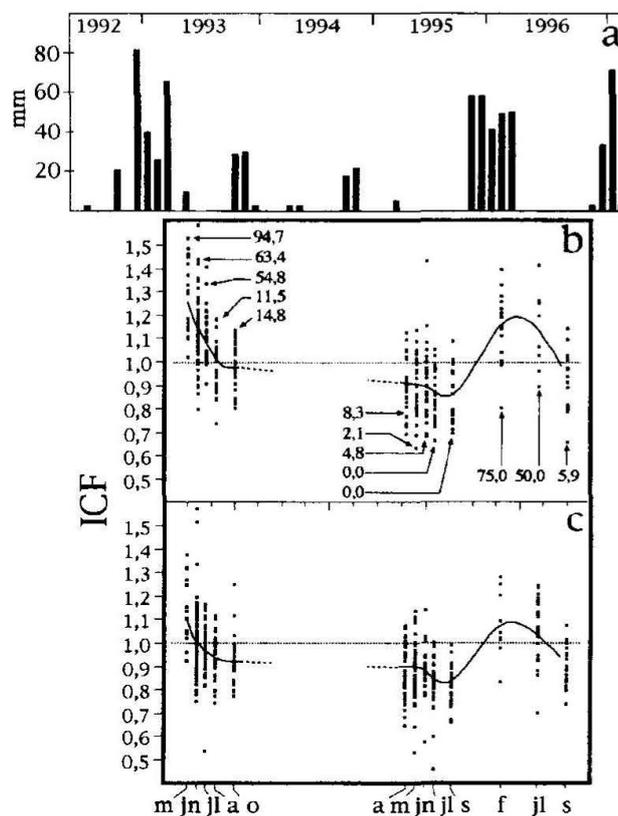


Figura 4. Precipitaciones mensuales (a) y variaciones en el ICF de los lagartos (b: hembras adultas; c: machos y subadultos) durante el estudio. Las líneas suavizadas unen los valores medios. Las cifras con flechas indican porcentajes de hembras posiblemente gestantes.

Figure 4. Monthly rainfall (a) and variations in the body condition index (ICF) of the lizards (b: females; c: males and subadults) during the study. The smoothed lines connect mean values. Numbers with arrows indicate percent of females possibly pregnant.

traron una tendencia a conservar valores más altos de ICF ($r^2 = 0,023$; $p = 0,021$; $n = 229$), lo que indica una mejor capacidad para afrontar la escasez de recursos. De hecho, el examen de los excrementos de los lagartos indicó un consumo excepcionalmente alto de materia vegetal, especialmente de frutos de sabina, cuyo tamaño y dureza limitan físicamente su consumo por los lagartos de menor tamaño.

Patrones de crecimiento

La Figura 5 muestra los historiales de individuos seleccionados en los que el crecimiento fue muy patente durante periodos largos, e incluye en cada sexo el individuo de ma-

yor talla con un seguimiento superior a dos años. Estos datos indican la detención progresiva del crecimiento con el aumento de talla, y la capacidad de los machos para alcanzar mayores tamaños que las hembras.

Tras eliminar los datos correspondientes a recapturas separadas menos de 30 días y los de 1994, el 75% de los casos mostraron tasas de crecimiento inferiores a 0,3 mm cada diez días, y en el 50% no se detectó crecimiento apreciable. De estos lagartos en los que no se detectó crecimiento, el 84,8% fueron adultos con una LCC media de 75,7 mm en los machos y 67,9 mm en las hembras. Además, de los 145 lagartos recapturados en un plazo de al menos 365 días, no mostraron ningún aumento de talla el 24,7% de los adultos y sólo el 6,5% de los subadultos. Esto confirma que el ritmo de crecimiento no es continuo durante toda la vida, sino que se detiene en algún momento tras alcanzar la madurez sexual, lo que se refleja en una relación lineal negativa entre la tasa de crecimiento y la LCC ($r^2 = 0,086$; $p < 0,001$; $n = 157$)

La Figura 6 muestra las tasas medias de crecimiento de los subadultos y los adultos durante los cuatro periodos considerados. Las tasas me-

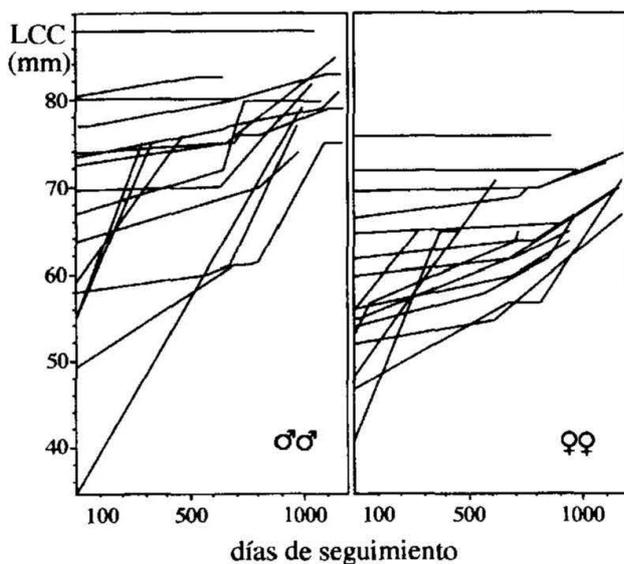


Figura 5: Crecimiento a largo plazo de individuos seleccionados.
Figure 5: Long term growth (SVL/days of monitoring) of selected lizards.

días de crecimiento de los machos adultos y de las hembras adultas no variaron significativamente a pesar de las fluctuaciones ambientales, pero el crecimiento de los subadultos fue significativamente más lento durante la estación seca de 1995 (Tabla 3). Tampoco se detectaron diferencias significativas entre los subadultos, las hembras y los machos durante la estación seca de cada año, mientras que en la estación húmeda de 1995-96 los subadultos crecieron significativamente más rápido que las hembras adultas, y la diferencia entre los subadultos y machos fue próxima al nivel de significación.

Puesto que la tasa de crecimiento depende de la LCC, y que el tamaño medio de los lagartos varió significativamente durante el estudio, se realizaron análisis de covarianza con la LCC como regresor para obtener una visión más precisa de los patrones de crecimiento. En los adultos, los dos sexos mostraron rectas de regresión significativas (Figura 7) sin diferencias entre sus pendientes, aunque con una diferencia débilmen-

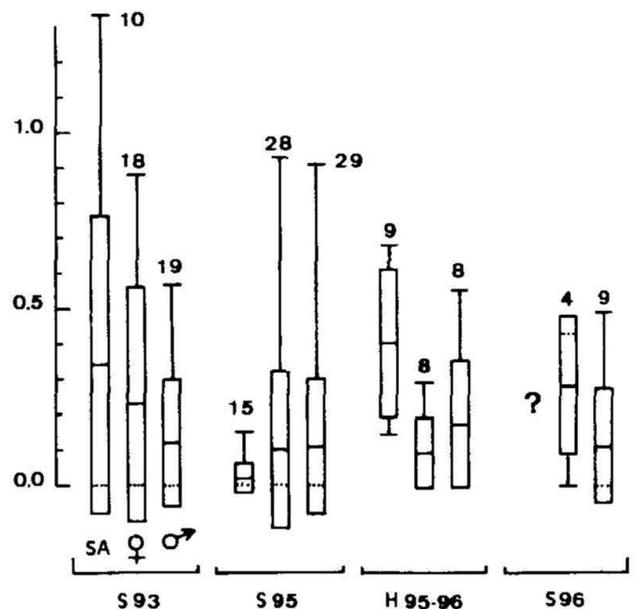


Figura 6. Tasas de crecimiento de los lagartos durante el estudio, expresadas en mm/10 días (recorrido, media \pm 1 des. est., y tamaño de la muestra) S: estación seca; H: estación húmeda.
Figure 6. Growth rates during the study in mm/10 days (range, mean \pm 1sd and sample sizes). S: dry season; H: humid season.

Tabla 3. Comparaciones de las tasas medias de crecimiento entre periodos para cada categoría sexual, y entre categorías sexuales para cada periodo considerado.

Table 3. Mean growth rates comparisons among different seasons for each sexual category, and among sexual categories for each sampling period.

Test de Kruskal - Wallis			
Diferencia entre periodos	χ^2	probabilidad	g.d.l.
subadultos	17,36	p < 0,01	2
hembras	4,36	p = 0,22	3
machos	2,27	p = 0,52	3
comparaciones múltiples (subadultos)			
	Q	probabilidad	
	2,55	p < 0,05	
	1,26	p > 0,50	
	3,85	p < 0,01	
Test de Kruskal - Wallis			
Diferencia entre categorías sexuales	χ^2	probabilidad	g.d.l.
s93	3,81	p = 0,15	2
s95	2,05	p = 0,36	2
h95-96	10,86	p < 0,01	2
s96	1,90	p = 0,17	1
comparaciones múltiples h95-96			
	Q	probabilidad	
machos-hembras	0,85	p > 0,05	
machos-subadultos	2,28	p > 0,05	
hembras-subadultos	3,15	p < 0,01	

te significativa ($p = 0,08$) entre las medias ajustadas, que refleja las menores tallas máximas alcanzadas por las hembras (Tabla 4). Si se comparan los datos de los cuatro periodos de muestreo, agrupando a los subadultos con los adultos, el único que no muestra una recta de regresión significativa es la estación seca de 1995, debido al crecimiento relativamente más lento de los individuos de menor talla (Figura 8). Los otros tres periodos no muestran diferencias significativas en las pendientes de las rectas ni en las medias ajustadas (Tabla 5).

Edad en la primera reproducción

El tamaño mínimo de los machos adultos fue de 60 a 65 mm de LCC. La hembra más pequeña que puso huevos en cautividad medía 61,5 mm, aunque algunas hembras de 60 mm mostraron en el campo pliegues laterales que indicaban que

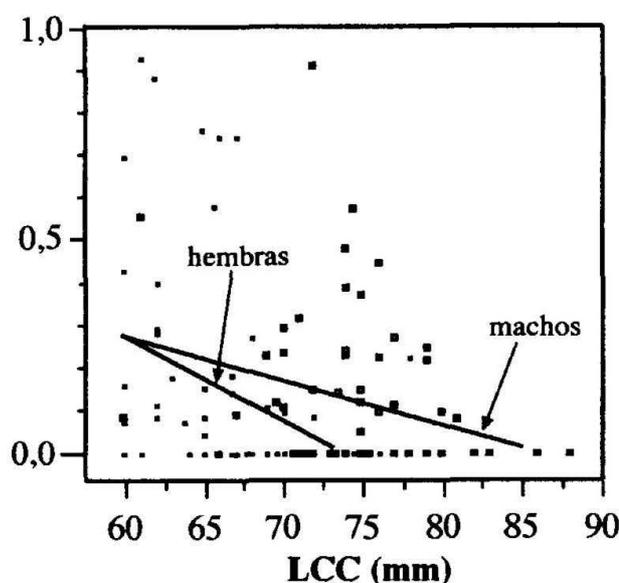


Figura 7. Rectas de regresión entre la tasa de crecimiento (mm/10 días) y la LCC de los adultos de ambos sexos.

Figure 7. Regression lines for growth rate (in mm/10 days) and SVL of the adults of both sexes.

Tabla 4. Análisis de regresión y resultados de un ANCOVA aplicado a las tasas de crecimiento de los machos y hembras adultos, con la LCC como covariable.**Table 4.** Regression analyses and ANCOVA results of the growth rate data of adult males and females, with SVL as covariate.

	hembras	machos	
r^2	0,12	0,09	
F	7,36	6,24	
probabilidad	$p < 0,009$	$p = 0,015$	
medias	0,15	0,12	
n	58	65	
ANCOVA	F	probabilidad	g.d.l.
covariable	14,06	$p < 0,001$	1
pendientes iguales	1,16	$p = 0,28$	1
medias ajustadas			
hembras	0,09		
machos	0,18		
medias ajustadas iguales	3,12	$p = 0,08$	1

Tabla 5. Análisis de regresión y resultados de un ANCOVA aplicado a las tasas estacionales de crecimiento, con la LCC como covariable.**Table 5.** Regression analyses and ANCOVA results of the seasonal growth rates, with SVL as covariate.

	s93	s95	h95-96	s96
r^2	0,14	0,0001	0,47	0,38
F	7,59	0,007	20,77	6,84
probabilidad	$p < 0,01$	$p = 0,93$	$p < 0,001$	$p = 0,023$
medias	0,21	0,19	0,23	0,16
n	47	72	25	13
ANCOVA	F	probabilidad	g.d.l.	
covariable	17,61	$p < 0,001$	1	
pendientes iguales	0,31	$p = 0,73$	2	
medias ajustadas				
s93	0,21			
h95-96	0,19			
s96	0,24			
medias ajustadas iguales	0,25	$p = 0,78$	2	

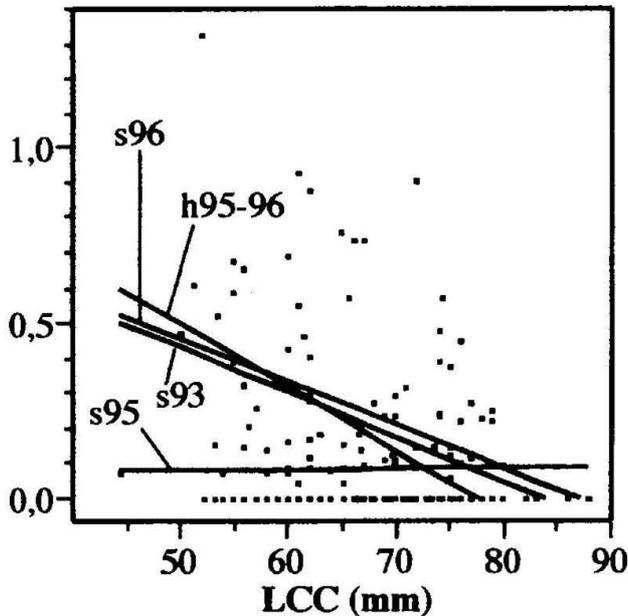


Figura 8. Rectas de regresión entre la tasa de crecimiento (mm/10 días) y la LCC de los lagartos en los cuatro periodos considerados.

Figure 8. Regression lines for growth rate (in mm/10 days) and SVL in each sampling period.

había tenido lugar la liberación de la puesta. Por tanto, ambos sexos pueden alcanzar la madurez sexual aproximadamente con el mismo tamaño.

El reducido número de recapturas de individuos marcados en los primeros días tras la eclosión impidió conocer la edad a la que alcanzaron la madurez. Por otro lado, el crecimiento de los subadultos menores de 60 mm marcados en 1993 (de los que se les supuso que nacieron en 1992), se vio negativamente afectado durante la sequía de 1994-95, y alcanzaron el tamaño mínimo de los adultos entre el tercer y cuarto año calendario. Sin embargo, a las tasas de crecimiento observada en los años de pluviosidad normal (0,037 mm/día, n = 19 subadultos; 0,016 mm/ día, n = 66 adultos; los datos de 1995 se han excluido), muchos de estos lagartos habrían alcanzado ya el tamaño mínimo de los adultos al comienzo de la temporada de reproducción de su segundo año, y todos podrían haber madurado antes del tercer año (Figura 9).

Fecundidad e inversión parental

Se obtuvieron en terrario 15 puestas de otras tantas hembras capturadas en el campo en la estación seca de 1996 (Tabla 6). El tamaño de la

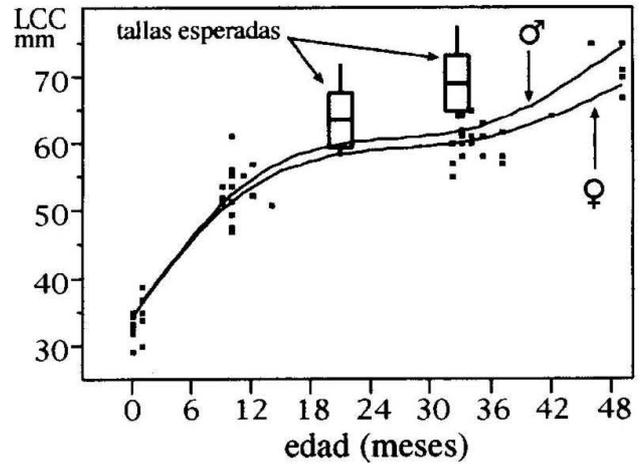


Figura 9. Relación entre el tamaño y la edad, basada en las recapturas de los lagartos con un año de edad estimada en 1993. Obsérvese la ralentización del crecimiento durante la sequía de 1994-95. Se muestran también los tamaños estimados (rango y media \pm 1 des. est.) a la tasa media de crecimiento en los años de pluviosidad normal.

Figure 9. SVL to age (months) relationship, based on the recapture data of the 1993 yearlings. Note the growth slowness during the 1994-95 drought. Expected sizes (range and mean \pm 1 sd) at the mean growth rate of years of normal rainfall are also shown.

puesta estuvo correlacionado positivamente con la LCC de la hembra ($r_s = 0,56$; $p = 0,03$; $n = 15$), y mostró una correlación débilmente significativa con el peso medio de los huevos ($r_s = -0,62$; $p = 0,08$; $n = 9$ puestas). Este aumento del peso de los huevos en las puestas menores estuvo relacionado con una mayor longitud media de los huevos ($r^2 = -0,65$; $p = 0,03$; $n = 9$ puestas) pero no con un aumento de la anchura media ($r^2 = 0,00$; $p > 0,99$). La masa relativa de la puesta no mostró una correlación con la LCC de la hembra ($r^2 = -0,37$; $p = 0,19$; $n = 14$) ni con el tamaño de la puesta ($r_s = 0,21$; $p = 0,46$; $n = 14$).

Las recapturas de éstas y otras hembras fueron insuficientes para determinar si existió más de una puesta por temporada, pero puesto que esta característica es importante en la descripción de la biología reproductiva, se buscaron evidencias indirectas. Como se explica más arriba, las diferencias intersexuales observadas en las variaciones del ICF durante 1993 y 1996, pero no en 1995, indican que en las hembras estas variaciones tuvieron un componente asociado a la gestación de los huevos. En los días precedentes a la liberación de la puesta, catorce de

Tabla 6. Datos de reproducción obtenidos a partir de hembras gestantes trasladadas provisionalmente a terrarios.
Table 6. Reproduction data obtained in vivaria from pregnant wild females: female SVL, clutch size, relative clutch mass, hatchlings SVL and hatchlings mass.

	LCC ♀ (mm)	no. de huevos	MRP (%)	LCC de los neonatos (mm)	peso de los neonatos (g)
max	80,0	4	65,5	35,0	1,3
med	68,2	2,73	43,5	33,3	1,0
min	61,5	1	13,0	29,4	0,6
des. est.	5,4		16,2	1,7	0,2
c. v.	0,08		0,34	0,05	0,21
N	15	15	15	10	10

las hembras que pusieron en los terrarios superaban el 110% del peso esperado para su talla (107,3-152,9%), y todas estuvieron por debajo tras poner los huevos (68,8-109,6%). Tomando este valor del ICF como límite de referencia, el porcentaje de hembras con probabilidad de llevar huevos oviductales (o reservas suficientes para producirlos) fue del 95% al 11% entre mayo y octubre de 1995, inferior al 9% durante los muestreos de 1995, y del 50% y 6% en julio y septiembre respectivamente de 1996 (ver la Figura 4). Esta dilatada duración del periodo con hembras posiblemente gestantes, junto con la presencia de subadultos con tallas entre 42 y 59 mm de LCC en la primavera de 1993, sugieren asincronía en el periodo de puesta, y que por tanto algunas hembras pueden poner más de una vez. Por otro lado, las hembras de *Gallotia caesaris* procedentes de la isla de La Gomera pueden producir en cautividad, alimentadas *ad libitum*, al menos hasta tres puestas consecutivas (LÓPEZ-JURADO *et al.*, 1997). Por tanto, la suma de más de una puesta por temporada en años favorables podría repercutir en una mayor fecundidad, mientras que la mayoría de las hembras parecieron no desarrollar huevos oviductales durante la sequía de 1995.

Cinética demográfica. Supervivencia

Los datos de ambos sexos revelaron patrones de supervivencia similares, con una supervivencia del orden del 40 por mil en el cuarto año, e

inferior al 10 por mil después del séptimo año estimado de vida, y representados en escala semilogarítmica, se ajustaron a rectas de regre-

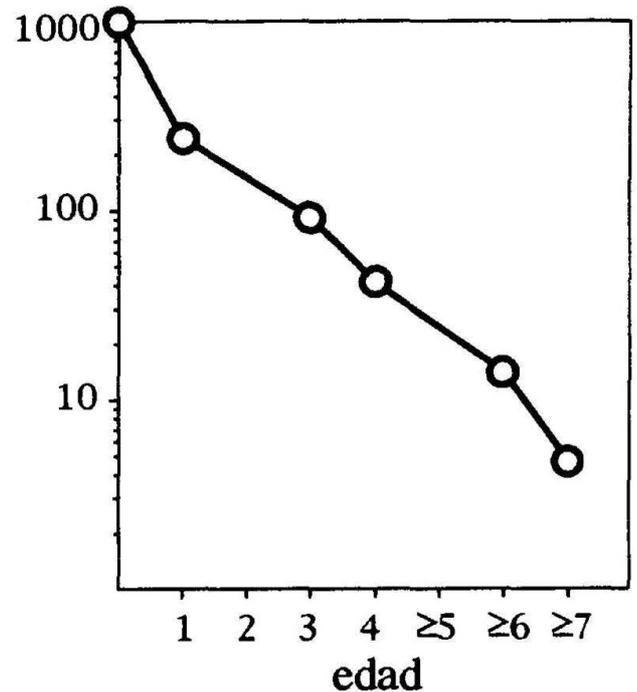


Figura 10. Curva de supervivencia para una cohorte hipotética (número de supervivientes en ordenadas). Ver el texto para más información.

Figure 10. Survivorship curve for a hypothetical cohort. Data of the first four years were derived from the recaptures of the 1993 yearlings, with the initial size of the cohort estimated from density, sex ratio and fecundity data. Survivorship rates beyond the fourth year were deduced from the recaptures of the bigger 1993 lizards (hence, there is a compound of different aged individuals).

sión significativas sin diferencias en las pendientes ($p = 0,24$) ni en las medias ajustadas ($p = 0,32$). Por tanto, los datos de ambos sexos se agruparon en una sólo curva (Figura 10). Esta curva muestra un descenso muy acusado en el primer año (mortalidad infantil elevada), y despues se hace marcadamente diagonal, lo que refleja una tasa de mortalidad aproximadamente constante. No obstante, la tasa de mortalidad estimada presentó valores incrementados en el segundo año de la sequía, independientemente de la edad estimada de los lagartos (Figura 11).

Combinando los datos de supervivencia y fecundidad, se elaboró una tabla de vida hipotética para las hembras de una cohorte (Tabla 7), en la que la fecundidad de cada clase de edad se estimó como el producto de la proporción de hembras con al menos 60 mm de LCC (según la curva esperada de crecimiento de la Figura 9) por la mitad del tamaño medio de la puesta (ésto asume una razón de sexos 1:1 en los huevos). La tasa de renovación así calculada indica que la población estaría lejos de poder automantenerse, incluso aunque todas las hembras produjesen dos puestas por temporada. Esto sugiere un exceso de mortalidad en la población durante el

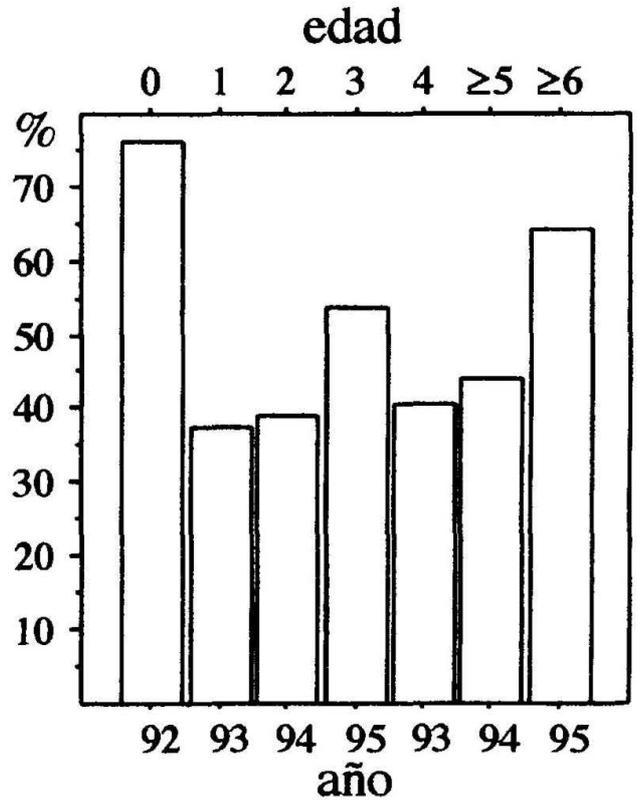


Figura 11. Edad, tasas de mortalidad extrapoladas de la curva de supervivencia de la Figura 10, y año de muestreo al que corresponde cada dato.

Figure 11. Age, mortality rates derived from Figure 10, and sampling year corresponding to each datum. Note increased mortality during the 1995 drought, regardless of age.

Tabla 7. Tabla de vida, asumiendo una sólo puesta al año, para las hembras de una cohorte hipotética cuya supervivencia se ha estimado bajo condiciones de sequía.

Table 7. Life table, assuming one single yearly brood, for the females of a hypothetical cohort whose survivorship was estimated under drought conditions.

edad (x)	supervivencia (l _x)	fecundidad (m _x)	producto (l _x m _x)
0	1,000	0,00	0,00
1	0,238	0,00	0,00
2	0,149	1,11	0,16
3	0,091	1,37	0,12
4	0,042	1,37	0,06
≥ 5	0,025	1,37	0,03
≥ 6	0,014	1,37	0,02
≥ 7	0,005	1,37	0,01
		R _c =	0,41

estudio, probablemente como efecto de la sequía, aunque la mortalidad también ha podido ser sobreestimada en cierta medida. En cualquier caso, es interesante hacer notar que alrededor del 70% del reclutamiento total se debe a la primera y la segunda reproducción.

Factores de mortalidad

En los lagartos, la capacidad de autotomía y regeneración de la cola es presumiblemente una adaptación que aumenta las probabilidades de sobrevivir a encuentros comprometidos con predadores. En algunas especies se ha demostrado una mayor frecuencia de colas regeneradas en aquellas poblaciones expuestas a mayor número de predadores (PIANKA, 1970a), o en aquellas en las que un periodo de actividad más prolongado aumenta las probabilidades de sufrir sus ataques (TINKLE & BALLINGER, 1972). En la población de *G. caesaris* estudiada, la frecuencia de individuos con la cola rota o regenerada en alguna de sus capturas fue del 72%, un valor bastante alto, y fue significativamente menor en los subadultos que en los adultos ($\chi^2 = 52,93$; $p < 0,001$), lo que indica cierta correlación entre la edad y la probabilidad de haber sufrido alguna rotura de la cola. La elevada frecuencia de colas regeneradas podría ser el resultado no sólo de ataques por predadores, sino también de agresiones intrespecíficas, pero sólo doce de los 423 lagartos marcados mostraron otras lesiones como dedos o miembros mutilados. En cambio, en poblaciones de *G. stehlini* de Gran Canaria, especie en la que la agresión intrespecífica es muy acusada, existe también una elevada frecuencia de colas regeneradas, acompañada de frecuentes mutilaciones en las mandíbulas, cabeza y extremidades (D. CEJUDO, coms. pers.). Esto sugiere que la elevada frecuencia observada de colas regeneradas en *G. caesaris* difícilmente se puede atribuir a agresiones entre conoespecíficos, salvo quizás si son de tipo canibalístico, y que por tanto, los encuentros con predadores parecen ser la causa más probable. Los cernícalos (*Falco tinnunculus*) son extremadamente abundantes en El Hierro, y los

lagartos *G. caesaris* aparecen en el 28,3 % de las egagrópilas recogidas en la zona de estudio (CEJUDO *et al.*, en este volumen). Los gatos cimarrones son también frecuentes, y los lagartos constituyen el 34% de sus presas (GARCÍA-MÁRQUEZ *et al.*, en este volumen). Otro predador potencial presente en la zona, aunque menos abundante que el cernícalo, es el ratonero (*Buteo buteo*), pero no disponemos de datos sobre su dieta.

Si bien la predación puede ser un factor de mortalidad importante y relativamente constante, resulta evidente que la escasez de recursos ocurrida durante la sequía produjo no sólo un descenso de la fecundidad, sino también un aumento en la tasa de mortalidad de la población. Puesto que en la isla existen gradientes geográficos y altitudinales de aridez, y que el régimen de precipitaciones es muy irregular, este tipo de sucesos catastróficos no debe ser excepcional, sino que más bien debe afectar a las poblaciones de lagartos con una intensidad variable y una frecuencia aleatoria.

DISCUSIÓN

Características reproductoras y demográficas de *Gallotia caesaris*.

En la población estudiada, los individuos eclosionan aproximadamente con el 47 % de la talla media y el 10 % del peso medio de los adultos, y muchos alcanzan la madurez en su segundo año de vida, tal como indica la información suministrada por la esqueletocronología (CASTANET & BÁEZ, 1991), aunque esto puede variar de acuerdo con las condiciones ambientales. El gran tamaño relativo de los neonatos, y el elevado nivel de actividad que conservan los juveniles durante la estación húmeda, determinan la rápida adquisición del tamaño mínimo para madurar. La tasa de crecimiento de los individuos es muy variable, pero decae proporcionalmente al tamaño alcanzado, de modo que el crecimiento puede cesar al menos uno o dos años antes del final de la vida, y que la relación entre edad y tamaño es muy laxa.

El tamaño de la puesta es reducido en comparación con lacértidos ibéricos y mediterráneos de tallas similares (BRAÑA, 1983; CARRETERO, 1993; CARRETERO *et al.*, 1995; BEJAKOVIC *et al.*, 1996; GALÁN, 1996, CARRETERO & LLORENTE, 1998), pero los huevos son relativamente grandes, repercutiendo en una masa relativa de la puesta sensiblemente mayor que en otros lacértidos (MATEO & CASTANET, 1994; MARCO *et al.*, 1994; BEJAKOVIC *et al.*, 1996).

Los datos de supervivencia basados en las recapturas, y el hecho de que la razón de sexos sea equilibrada, indican que la distribución de la mortalidad a lo largo de la vida afecta de igual modo a ambos sexos. Por tanto, la fuerte inversión de energía que realizan las hembras en la reproducción no parece traducirse en una menor esperanza de vida que en los machos, sino que más bien puede ser la causa de que las hembras alcancen tamaños menores al disponer de menos energía para el crecimiento. La mortalidad es además relativamente independiente de la edad en la vida postinfantil, y parece tener una componente importante debida a factores ambientales, como la predación y las condiciones de aridez en la estación seca, durante la cual la condición física de los individuos decae paulatinamente.

Debido al pequeño tamaño de la puesta, y a que las probabilidades de supervivencia de los individuos son bajas, la estabilidad de las poblaciones de *G. caesaris* probablemente está ligada a la capacidad de las hembras para madurar pronto y para realizar más de una puesta por temporada. De hecho, el efecto negativo de la sequía sobre las tasas de crecimiento (que influye en la edad de maduración) y sobre la fecundidad de los lagartos, fue responsable de una gran parte del descenso observado en la densidad de población y de los cambios en su estructura, ya que el incremento de mortalidad en los adultos fue pequeño.

La relación positiva entre el ICF y el tamaño de los lagartos durante la sequía, la pérdida de capacidad de crecimiento en los individuos de menor tamaño, y el cambio de la estructura de la población hacia tamaños mayores, indican una

mejor capacidad de supervivencia en los individuos grandes frente a las fluctuaciones en la productividad del ecosistema, impuestas por un ambiente árido e impredecible. Además, como en otros lacértidos, las hembras más grandes realizan puestas mayores, y probablemente son también las más capacitadas para realizar varias puestas por temporada (BAUWENS, 1998). Por tanto, puesto que la selección natural es el resultado de combinaciones óptimas entre capacidad de supervivencia y fecundidad, que maximizan la probabilidad de enviar un genotipo a la siguiente generación, se espera que *G. caesaris* esté sujeto a cierta selección a favor de los individuos de mayor tamaño. En los reptiles, el tamaño a una edad determinada depende de dos factores que en la población estudiada muestran una varianza considerable: el tamaño en el momento de la eclosión y la relación entre el tamaño alcanzado y la tasa de crecimiento, lo que ofrece diferentes vías de acción a la selección. Dado que en *G. caesaris* la ralentización del crecimiento limita el tamaño de los adultos, especialmente en las hembras, y que además estos lagartos están sujetos a una probabilidad constante de muerte (la probabilidad de que una hembra se autorremplace se concentra en las primeras ocasiones de reproducirse, y decae exponencialmente a lo largo de la vida), la selección a favor de los genotipos dotados para una maduración más temprana mediante mayor tamaño en la eclosión y crecimiento más rápido, debe ser más intensa que la selección a favor de los genotipos dotados para un mayor tamaño como resultado de una mayor longevidad.

Comparaciones entre *Gallotia caesaris* y *G. simonyi* desde el punto de vista de la conservación

Las características reproductoras de *Gallotia caesaris*, y el modo de selección natural que cabe esperar de ellas, determinan una dinámica poblacional relativamente insensible a variaciones en la esperanza de vida de los individuos, por ejemplo debido a un aumento en la presión de predación, ya que la estabilidad de las poblaciones depende en gran medida de la capacidad reproductora de los individuos en sus primeros

años de vida, y que los lagartos relativamente más viejos contribuyen escasamente al reclutamiento. De esta forma, las poblaciones de *G. caesaris* pueden soportar un elevado grado de explotación, y conservan una densidad elevada a pesar de la predación ejercida por cernícalos y gatos cimarrones introducidos, incluso en las zonas con agricultura intensiva en las que los lagartos están expuestos a pesticidas.

En cambio *Gallotia simonyi* alcanza tamaños muy grandes gracias a un crecimiento continuo durante una vida potencialmente muy larga, (MATEO *et al.*, en este volumen), de forma que el tamaño, y por tanto también la fecundidad de las hembras, están estrechamente correlacionados con la edad. Además, en esta especie la madurez sexual probablemente se alcanza hacia el sexto año de vida o más tarde (ROMERO-BEVIA *et al.*, en este volumen). Estas características son propias de un modo distinto de compensar la mortalidad en las poblaciones, basado en la natalidad originada por individuos grandes, con una fecundidad elevada y un potencial de supervivencia muy alto (PIANKA, 1970b). En este caso, un aumento de mortalidad en la población significa una reducción importante en el reclutamiento, especialmente si afecta a los adultos, de modo que la acción de predadores introducidos puede tener efectos catastróficos.

Las dos especies han coevolucionado en El Hierro junto con una fauna insular típicamente pobre en especies, sin mamíferos terrestres, y con sólo otras dos especies de reptiles. Al menos tres especies de aves de presa eran abundantes hasta hace pocas décadas: cernícalos, ratoneros y milanos, y los lagartos han debido ser uno de sus recursos principales, pero puesto que ninguna de estas tres especies captura habitualmente presas mayores de 200 gramos (ANDREWS, 1990), los individuos grandes de *G. simonyi* deben ser bastante inmunes a ellas. La colonización de la isla por habitantes aborígenes hace unos 2000 años, y la introducción de gatos en la isla (probablemente con la conquista europea a finales del S. XV), significaron una presión de predación añadida, y al menos en el caso de los aborígenes dirigida hacia los lagartos más grandes.

REFERENCIAS

- ANDREWS P. (1990). *Owls, caves and fossils: Predation, preservation and accumulation of small mammal bones in caves, with an analysis of the pleistocene cave faunas from Westbury-sub-Mendip, Somerset, UK*. Chicago University press, Chicago. 231 pp.
- BAUWENS D. (1998). Variation in life history traits in lacertid lizards. En: *The third international symposium on the lacertid lizards of the mediterranean basin*. Cres, Croatia.
- BEJAKOVIC D., ALEKSIC I., CRNOBRNJA-ISAILOVIC J., DZUKIC G. & KALEZIC M. L. (1996). Female reproductive traits in the Common Wall Lizard (*Podarcis muralis*) from the Sakadar Lake region, Montenegro. *Rev. Esp. Herp.*, 10(91-96):
- BRADSHAW S. D. (1970). Seasonal changes in the water and electrolyte metabolism of *Amphibolurus* lizards in the field. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 36:689-718.
- BRAÑA F. (1983). La reproducción en los saurios de Asturias (Reptilia; Squamata): ciclos gonadales, fecundidad y modalidades reproductoras. *Rev. Biol. Univ. Oviedo*, 1(1): 29-50.
- CARRETERO M. A. (1993). *Ecología de los lacértidos en arenales costeros del nordeste ibérico*. Tesis doctoral. Universidad de Barcelona. 459 pp.
- CARRETERO M. A., LLORENTE G. A., SANTOS X. & MONTORI A. (1995). Características reproductoras de una población introducida de *Podarcis pitiusensis*. *Rev. Esp. Herp.*, 9: 93-102.
- CASTANET J. & BÁEZ M. (1991). Adaptation and evolution in *Gallotia* lizards from the Canary Islands: age, growth, maturity and longevity. *Amphibia-Reptilia*, 12:81-102.
- CASE T. J., BOLGER D. T. & RICHMAN A. (1992). Reptilian Extinctions: The Last Ten Thousand Years, pp. 91-125. In FIELDER P. L. & JAIN S. K. (Eds.), *Conservation Biology*. Chapman and Hall, New York and London.

- DUNHAM A. E. & MILES D. B. (1985). Patterns of covariation in life history traits of squamate reptiles: the effects of size and phylogeny reconsidered. *Am. Nat.*, 126(2): 231-257.
- FERNÁNDEZ-PELLO L. (1989). *Los Paisajes naturales de la isla de El Hierro*. Cabildo Insular de El Hierro/Centro de la Cultura Popular Canaria, Santa Cruz de Tenerife. 264 pp.
- GALÁN P. (1996). Selección de los lugares de puesta en una población del lacértido *Podarcis bocagei*. *Rev. Esp. Herp.*, 10: 97-108.
- KREBS C. J. (1989). *Ecological methodology*. Harper & Row, 654 pp.
- LELOUP P. (1976). Méthode simple pour calculer approximativement et comparativement les matières de réserve des serpents vivants. *Acta Zool. et Pathol. Antverpiensia*, 64: 91-93.
- LÓPEZ-JURADO L.F., MATEO J.A. & GUILLAUME C. (1997). El complejo *Gallotia galloti* (Oudart, 1893) (Sauria: Lacertidae) de las Islas Canarias: nuevos datos para la interpretación del proceso evolutivo del grupo. *Rev. Esp. Herp.* 11: 35-46
- MARCO A., PÉREZ-MELLADO V. & GIL-COSTA M. (1994). Reproductive strategy in a montane population of the lizard *Lacerta schreiberi* (Sauria: Lacertidae). *Herpetological Journal*, 4: 49-55.
- MATEO J. A. & CASTANET J. (1994). Reproductive strategies in three Spanish populations of the ocellated lizard, *Lacerta lepida* (Sauria, Lacertidae). *Acta Oecologica*, 15(2): 215-229.
- PÉREZ-MELLADO V., ARANO B., ASTUDILLO G., CEJUDO D., GARCÍA-MÁRQUEZ M., LLORENTE G., MÁRQUEZ R., MATEO J.A., ORRIT N., ROMERO-BEVÍA M. & LÓPEZ-JURADO L.F. (1997). Recovery plan for the giant lizard of El Hierro: project outline and preliminary results, pp. 285-295. In BÖHME W., BISCHOFF W. & ZIEGLER T. (Eds), *Herpetologia Bonnensis*. Societas Europaea Herpetologica, Bonn.
- PIANKA E. R. (1970a). Comparative autecology of the lizard *Cnemidophorus tigris* in different parts of its geographic range. *Ecology*, 51: 703-720.
- PIANKA E. R. (1970b). On r- and K- selection. *Am. Nat.* 104: 592-597.
- PREGILL G. (1986). Body size of insular lizards: a pattern of holocene dwarfism. *Evolution*, 40(5): 997-1008.
- SOULÉ M. E. (1983). What do we really know about extinctions?, pp. 111-124. In SCHONEWALD-COX C. M., CHAMBERS S. M., MACBRYDE B. & THOMAS W. L. (Eds.), *Genetics and conservation: a reference for managing wild animal and plant populations*. The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc., Menlo Park, California.
- STEARNS S. C. (1984). The effects of size and phylogeny on patterns of covariation in the life history traits of lizards and snakes. *Am. Nat.*, 123(1): 56-72.
- TINKLE D. W. & BALLINGER R. E. (1972). *Sceloporus undulatus*: a study of the intraspecific comparative demography of a lizard. *Ecology*, 53(4): 570-584.

