

Alimentación de *Psammodromus hispanicus* en un arenal costero del noreste ibérico

MIGUEL A. CARRETERO Y GUSTAVO A. LLORENTE

Departament Biologia Animal (Vertebrats), Facultat de Biologia,
Universitat de Barcelona.
Avingda. Diagonal, 645. 08028 BARCELONA.

Resumen: Se analiza la ecología trófica de la lagartija cenicienta en un arenal de la costa de Barcelona basándose en la composición de los estómagos de 215 ejemplares.

Araneae, Heteroptera, Coleoptera y Formicidae son los principales taxones consumidos dentro de una dieta muy eurífaga. La distribución de las tallas depredadas indica un fuerte oportunismo alimentario. La más importante corresponde a los 3-4 mm. La variación interespecífica es reducida. Sin embargo, se ha detectado una mayor diversidad taxonómica y número de presas en las hembras así como un menor tamaño de las presas de los juveniles.

Comparando las diferentes poblaciones estudiadas, la diversidad trófica de la especie tiende a ser más elevada en las zonas en que *Ps. hispanicus* no convive con otros lacértidos.

Palabras clave: Dieta, uso del recurso, diversidad, Lacertidae, arenales costeros.

Abstract: Feeding of *Psammodromus hispanicus* in a coastal sandy area from northeastern

Iberia: The diet composition of *Psammodromus hispanicus* was studied in a coastal sand area of NE Spain. 215 stomach contents were analyzed.

The diet can be considered as euryphagous. The main prey groups were Araneae, Heteroptera, Coleoptera and Formicidae. The prey size distribution tends to an opportunistic pattern. The 3-4 mm. class is the most frequently consumed one. Interspecific variations are small. However, female stomachs show a higher diversity and contain more preys than the other groups. Moreover, juveniles ate smaller preys than the adults.

A comparison of diet composition among different populations of *Ps. hispanicus* reveals that trophic diversity tends to be highest in those areas where it is the only lacertid lizard present.

Key words: Diet, resource use, diversity, Lacertidae, sand areas.

INTRODUCCION

La lagartija cenicienta (*Psammodromus hispanicus* FITZINGER, 1826) es un pequeño lacértido que se distribuye por la Península Ibérica, salvo la franja cantábrica y Pirineos (BARBADILLO, 1987), y por el SE de Francia (FRETEY, 1987). Aparece en zonas mediterráneas de garriga o más abiertas, donde típicamente está asociada a vegetación en mosaico formada por plantas densas de escasa altura separadas por tramos desnudos (ARNOLD, 1987; CARRASCAL *et al.*, 1989). En el NE ibérico las mayores poblaciones están localizadas en la costa, especialmente en arenales costeros como

es el caso de este estudio. Según la delimitación clásica dichas poblaciones corresponderían a la subespecie occidental *Psammodromus hispanicus edwardsianus* (DUGES, 1829).

El estudio de la alimentación de esta especie ha sido abordado con anterioridad dentro de algunos trabajos de ámbito muy amplio y específicamente sólo en dos localidades de la provincia de Salamanca, ambas de continentalidad acusada (ver referencias más adelante). Es propósito del presente estudio el profundizar en el análisis de la dieta de la especie en una zona de climatología moderada, así como determinar los factores de segregación trófica intraespecífica (si existen) y, mediante comparación con

otras poblaciones, caracterizar e interpretar las posibles variaciones interpoblacionales en la alimentación.

MATERIAL Y METODOS

El presente trabajo se ha realizado en El Prat de Llobregat, localidad costera situada en el delta del río Llobregat al sur de Barcelona (UTM 31TDF2370). El clima puede definirse como mediterráneo litoral (PANAREDA y NUET, 1973), caracterizado por temperaturas moderadamente cálidas, reducida amplitud térmica diaria/anual y un considerable periodo de sequía estival. La precipitación anual es de 598 mm. y la temperatura media anual de 16.5° (medias de 30 años).

La zona estudiada corresponde a una franja de arenal costero de unos 50 x 1000 m. entre el marjal (actualmente casi desaparecido por la presión humana), las lagunas de El Remolar y La Ricarda, y la línea de costa.

La salinidad, unida al tipo de suelo (arenas silíceas muy finas) induce el predominio de la vegetación psammo-halófila y la ausencia de cobertura arbórea. La vegetación original estaría constituida por las comunidades encuadradas en el Orden Ammophiletalia (véanse BOLOS, 1973; FOLCH, 1981; FOLCH *et al.* 1984, LASCURAIN, 1988). Sin embargo, la acción periódica de maquinaria allanadora impide la formación de verdaderas dunas. La vegetación queda entonces reducida a especies anuales y de porte herbáceo predominando *Echinophora spinosa*. Esta planta forma masas tupidas y espinosas de unos 20 cm. de altura, separadas por arena desnuda, que constituyen el principal refugio de *Psammodromus hispanicus*. La cobertura vegetal es de un 25% aproximadamente. Otros refugios potenciales son los ejemplares de *Agave americana* plantados en la línea divisoria de la playa y los residuos sólidos de origen antrópico.

Esta estructura del hábitat determina que *Psammodromus hispanicus* sea prácticamente el único lacértido presente en la zona. Tan sólo aparecen esporádicamente ejemplares erráticos de otras especies, provenientes de zonas interiores de mayor cobertura (*Psammodromus algirus*) o de construcciones humanas (*Podarcis hispanica*). El único ofidio hallado es *Malpolon monspessulanus*, probable depredador, como

también lo serían, entre las aves, láridos, córvidos, algún pequeño paseriforme y *Falco tinnunculus*. A ellos que cabe añadir algún roedor (*Mus musculus*).

La población de lagartija cenicienta se ha dividido en dos clases: juveniles y adultos. No existen subadultos ya que la madurez sexual se produce, en todos los casos, durante la primera primavera de vida (CARRETERO y LLORENTE, 1991). Las tallas mínimas de adulto encontradas son de 37.05 mm. para los machos y 38.70 mm. para las hembras. Los juveniles se hallan en el periodo comprendido entre julio (primeros nacimientos) y febrero del año siguiente. En la localidad estudiada, pueden ser observados ejemplares a lo largo de todo el año incluyendo los días de invierno suficientemente soleados.

Se capturaron a mano un total de 215 ejemplares de *Psammodromus hispanicus* durante los años 1986 y 1987 en muestreos mensuales a las horas de máxima actividad. En el laboratorio, se midió su longitud cabeza-cuerpo (LCC) mediante calibre de acero (precisión 0.05 mm.). A continuación, fueron convenientemente etiquetados, inyectados con etanol de 70° y almacenados en dicho conservante. Dicho material se ha empleado no sólo en el estudio de la alimentación sino también de la biometría y la reproducción (CARRETERO y LLORENTE, 1991). El tramo estomacal fue el único analizado al considerarse que es el que más fiel y uniformemente representa la dieta real en estos animales (SEVA, 1982). Para el conteo de las presas se siguió el criterio de números mínimos por contenido estomacal (VERICAD y ESCARRÉ, 1976).

La separación de presas se efectuó siguiendo el criterio de unidad taxonómica operacional OTU (operational taxonomic unit, SNEATH y SOKAL, 1973) que aquí se aproxima al nivel de Orden con algunas excepciones (ver tablas y figuras correspondientes).

Las longitudes de las presas se tomaron mediante escala milimétrica o calibre (precisión 0.05 mm.) expresándose las medidas en milímetros. Posteriormente se agruparon en categorías de 1 mm. de intervalo.

En el análisis estadístico de los resultados se sigue la metodología de JOVER (1989) en la descripción de la dieta y en el cálculo e interpretación de las diversidades tróficas.

Tabla 1. Composición taxonómica de la dieta global de *Psammodromus hispanicus* en El Prat de Llobregat. %P = Porcentaje de presencia. %N = Porcentaje de abundancia numérica. IP = Índice probabilístico (λ de RUIZ y JOVER, 1983). IU = Índice de uso (JOVER, 1989; RUIZ y JOVER, en prensa).

Table 1. Taxonomic composition of the total diet of *Psammodromus hispanicus* in El Prat de Llobregat. %P = Percentage of occurrence. %N = Percentage of abundance. IP = Probabilistic index (λ of RUIZ & JOVER, 1983). IU = Use index (JOVER, 1989; RUIZ & JOVER, in press).

OTU	%P	%N	IP	IU
1 Stylommatophora	0.47	0.19	0.16	0.00
2 Isopoda	10.43	4.18	4.33	3.23
3 Pseudoscorpiones	5.21	1.21	0.68	0.79
4 Opiliones	6.16	1.49	1.77	1.09
5 Araneae	48.82	15.61	16.85	19.87
6 Acari	1.90	0.47	0.49	0.18
7 Lithobiomorpha	0.95	0.19	0.07	0.04
8 Iulomorpha	0.00	0.00	0.00	0.00
9 Collembola	0.00	0.00	0.00	0.00
10 Microcoryphia	5.69	1.30	0.90	0.88
11 Dictyoptera	7.11	1.58	1.69	1.23
12 Orthoptera	18.01	4.18	5.27	4.32
13 Dermaptera	0.95	0.19	0.28	0.04
14 Neuroptera larvae	3.32	0.65	0.37	0.38
15 Lepidoptera larvae	31.75	7.90	8.39	9.54
16 Lepidoptera imagi	6.64	1.49	1.72	1.13
17 Diptera larvae	2.84	0.84	0.58	0.34
18 Diptera imagi	22.27	6.41	6.10	6.72
19 Coleoptera larvae	13.74	3.35	1.86	3.20
20 Coleoptera imagi	36.49	10.69	11.47	12.41
21 Hymenoptera (no F.)	16.59	5.58	5.52	3.70
22 Formicidae	24.64	13.20	12.34	12.22
23 Homoptera	15.64	4.55	3.43	3.84
24 Heteroptera	34.12	14.22	14.29	14.77
25 Ova insecta	1.42	0.47	0.46	0.11
26 Insecta indet.	0.47	0.09	1.00	0.00
27 Squamata	0.00	0.00	0.00	0.00

Como descriptores de la dieta se emplean el porcentaje de presencia (%P), el porcentaje de abundancia numérica (%N), el índice probabilístico (IP) o λ segunda (RUIZ y JOVER, 1981) y el índice de uso del recurso (IUR) (JOVER, 1989; JOVER y RUIZ, en prensa). Este último valora la importancia de un recurso combinando en una sola cifra (estandarizada en un porcentaje) los tres componentes de la dieta: a) La proporción en que un recurso contribuye a la dieta total del colectivo. b) La proporción de individuos del colectivo que consumen el recurso. c) La mayor o menor homogeneidad en el consumo de dicho recurso.

En particular el apartado c) no suele ser considerado normalmente en los estudios de alimentación.

El índice de diversidad empleado es el de Margalef o de Brillouin aplicado a la dieta, si-

guiendo los criterios de PIELOU (1966, 1975) y HURTUBIA (1973). Con este índice, se calculan la diversidad individual media, la diversidad poblacional por una estima "jack-knife" (JOVER, 1989) y la diversidad acumulada total que se da únicamente para comparación con metodologías anteriores (RUIZ y JOVER, 1981).

Para la comparación de diversidades poblacionales (no así de las individuales) no resulta adecuado el empleo de análisis de la varianza a causa de su no aditividad por lo que se emplean tests T con la adecuada corrección según la desigualdad de Bonferroni.

El solapamiento de dietas entre grupos se calcula mediante el índice de SCHOENER (1968). Este índice ha demostrado ser más adecuado que el de PIANKA (1973) para estimar solapamientos reales intermedios (LINTON *et al.*, 1981).

Tabla 2. Diversidades individual, poblacional (estima "jack-knife") y acumulada total (Hn) para las categorías taxonómicas de la dieta de *Ps. hispanicus* (El Prat de Llobregat). N = número de estómagos.

Table 2. Individual, population ("jack-knife" estimation) and total accumulated (Hn) diversities for the taxonomic categories of the diet of *Ps. hispanicus* (El Prat de Llobregat). N = number of stomachs.

CLASE	DIVERSIDAD INDIVIDUAL			DIVERSIDAD POBLACIONAL		
	N	Media	Varianza	Estimación	Error std.	Hn
total	211	0.8434	0.2527	3.7616	0.0539	3.67
machos	83	0.7326	0.2329	3.7964	0.0882	3.59
hembras	60	0.9946	0.2606	3.7648	0.0813	3.56
juveniles	68	0.8452	0.2419	3.6019	0.0871	3.41

RESULTADOS

De los 215 estómagos analizados, 4 aparecieron vacíos. Los 211 estómagos llenos se reparten como sigue: 83 machos adultos, 60 hembras adultas y 68 juveniles. Por otra parte, 33 corresponden al invierno, 33 a la primavera, 68 al verano y 77 al otoño.

Se determinaron 1065 presas en total, 369 en machos, 331 en hembras, y 365 en juveniles, con medias de 4.61, 5.88 y 5.05 presas/estómago respectivamente. La media global es de 5.13. Sólo la diferencia entre machos y hembras resultó significativa (Test de Kruskal-Wallis, $H = 6.894$, 2 g.d.l., $p < 0.01$ y test a posteriori de Dunn, $p < 0.05$).

- Análisis taxonómico. Uso de los recursos.

La dieta es, en todos los casos, de origen animal. Fibras vegetales se hallan de forma anecdótica en 8 estómagos. En casi todos, aparecen granos de arena entre 0.15 y 1.50 mm. que se ingieren probablemente con las presas. El resto se compone de artrópodos si se exceptúan 2 gasterópodos pulmonados.

Los resultados del índice de uso taxonómico global y por clases se hallan expresados en la figura 1. En la tabla 1 se dan los valores de todos los descriptores. *Psammodromus hispanicus* aparece como un predador ecléctico ya que los porcentajes se hallan muy equilibrados: ninguna OTU supera el 20% del uso y existen 14 superiores al 1%. No obstante, hay que resaltar el consumo alto de araneidos (19.9%), seguido de heterópteros (12.4%), coleópteros (12.4%) y formícidos (12.2%).

Las diferencias intraespecíficas son poco marcadas (figura 1). Dentro de unos mismos patrones, la dieta de los machos adultos se caracteriza respecto al resto, por la mayor importan-

cia de los ortópteros y las larvas de lepidóptero, presas de gran tamaño. La hembras consumen en cambio, un mayor número de hormigas, y los juveniles destacan por la casi total ausencia de ortópteros, compensada por una mayor importancia de hormigas y heterópteros.

A lo largo del año, la composición taxonómica de la dieta tiene sin embargo una variación notable (figura 2). Dentro de las presas importantes referenciadas cabe diferenciar dos tipos:

1. Presas estacionales: las que aparecen únicamente en ciertas épocas del año. Tal es el caso de los heterópteros y los formícidos que son mayoritariamente consumidos en verano y otoño, permaneciendo casi ausentes de la dieta el resto del año.

2. Presas "garantía" (CARRETERO, 1989): las que mantienen su importancia todo el año pudiendo incluso aumentarla en los meses desfavorables. Así ocurre con la presa mayoritaria, los araneidos, y con los coleópteros. Estos últimos tienden a ser más depredados en invierno.

- Análisis taxonómico. Diversidad.

En la tabla 2 aparecen los cálculos de diversidad totales y por clases. Todas ellas pueden considerarse muy elevadas tanto a nivel individual como poblacional. Individualmente los estómagos de las hembras arrojan una mayor diversidad que los de los machos (ANOVA 1 vía, $F = 4.90$, $p < 0.01$; test a posteriori de Duncan, $p < 0.05$). Ahora bien, teniendo en cuenta cada colectivo, los juveniles tienen menor diversidad poblacional que las otras dos clases (tests T, $p < 0.05$, considerando la desigualdad de Bonferroni).

La variación estacional de las diversidades es escasa como aparece en la figura 3. Tan sólo se ha detectado una menor diversidad individual en invierno, respecto a primavera y otoño

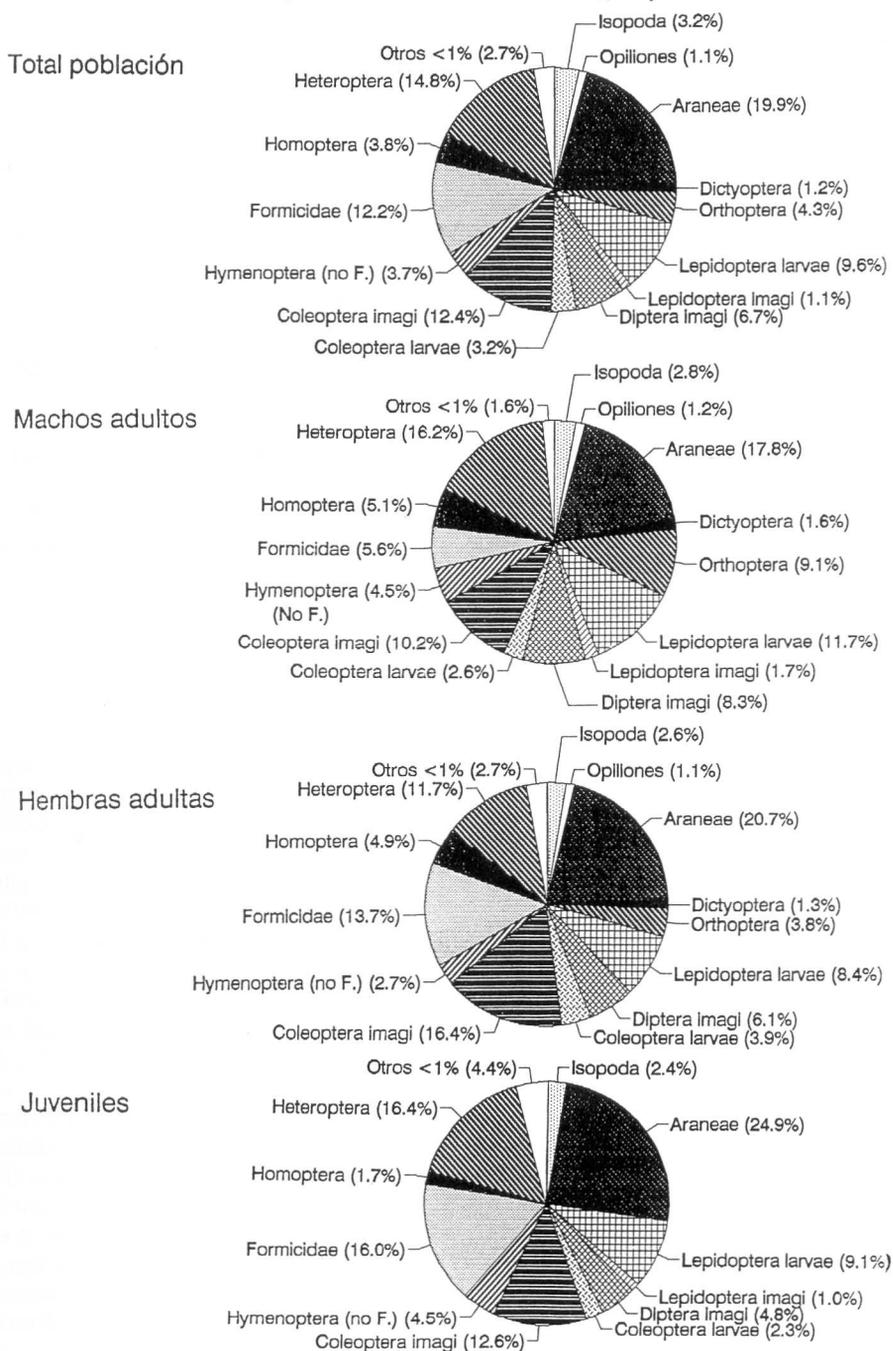
Ps. hispanicus (EL Prat de Llobregat)

Figura 1. Porcentaje del uso de los recursos por categorías taxonómicas de presas para la población y para cada una de las clases.

Figure 1. Percentage of resource use of taxonomic categories of preys for the whole population and the classes.

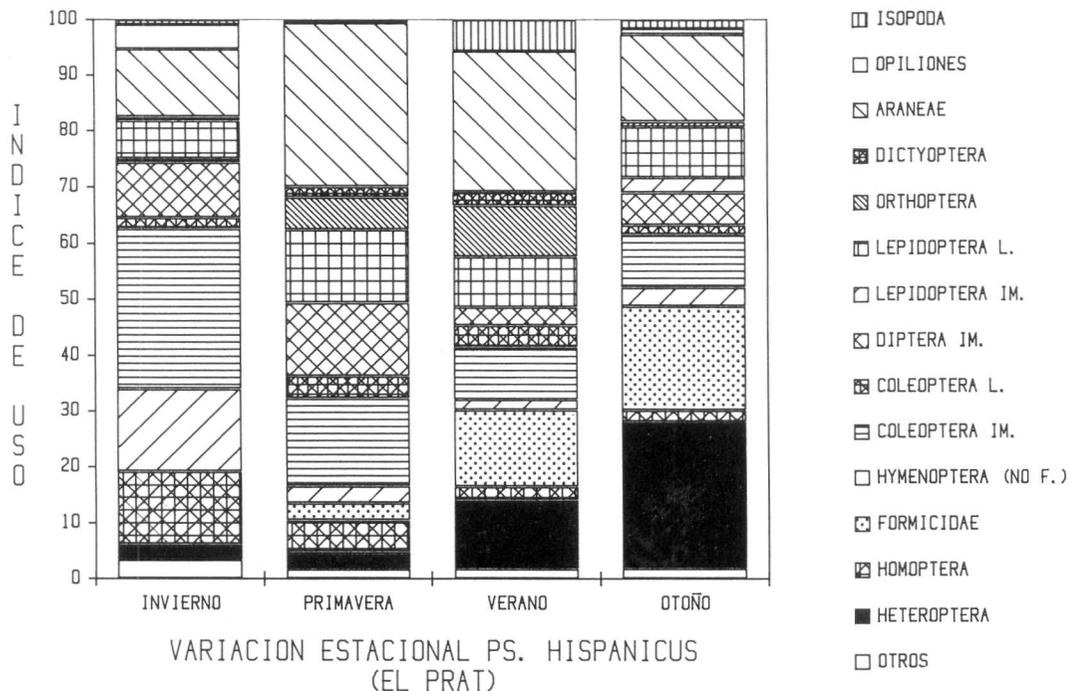


Figura 2. Variación anual de la composición taxonómica global de la dieta.
Figure 2. Annual variation of taxonomic food composition.

(ANOVA 1 vía, $F = 2.94$, $p < 0.05$, test a posteriori de Duncan, $p < 0.05$), así como una mayor diversidad poblacional de primavera respecto a otoño (tests T, $p < 0.05$, considerando la desigualdad de Bonferroni).

—Análisis por tallas. Uso de los recursos.

Para su estudio, las presas han sido agrupadas en clases de 1 mm. de intervalo. El espectro de tallas depredadas es amplio y abarca desde los 0.5 (ácaros, homópteros afídidos, araneidos) hasta los más de 30 mm. (ortópteros, larvas de lepidóptero). Tanto en el análisis total como en los análisis por clases, la talla más consumida está siempre desplazada hacia los tamaños pequeños. En el resto de clases de talla el uso trófico disminuye gradualmente al alejarse del valor modal, más suavemente hacia las tallas mayores, siguiendo una curva logarítmica (figura 4). En la tabla 3 se exponen los valores de los diferentes descriptores.

Por clases, existen diferencias en el tamaño medio de presas depredadas (test de Kruskal-Wallis, $H = 41.204$, 2 g.d.l., $p < 0.01$). Las tallas

de las presas consumidas son indiferenciables para ambas clases adultas que consumen presas mayores que los juveniles (test a posteriori de Dunn, $p < 0.01$). La varianza en las tallas de las presas consumidas es mayor en los adultos que en los juveniles ($F_{\log-talla} = 1.3075$, 699 y 364 g.d.l., $p < 0.01$). Si consideramos sólo la presa máxima hallada en cada estómago, los resultados son los mismos (test de Kruskal-Wallis, $H = 9.30$, 2 g.d.l., $p < 0.01$; test a posteriori de Dunn, $p < 0.05$; $F_{\log-talla} = 1.7144$, 142 y 67 g.d.l., $p < 0.01$).

Han sido halladas correlaciones significativas entre la talla la presa y del depredador que la consume, ya sea con todas las presas ($R_{\text{Spearman}} = 0.24$, 1064 g.d.l. $p < 0.01$) o sólo con la presa máxima ($R_{\text{Spearman}} = 0.30$, 209 g.d.l. $p < 0.01$). No se ha correlacionado con las tallas medias por estómago, estadístico matemáticamente correcto, pero que, en el caso de la depredación, carece de significado biológico.

Finalmente, se han calculado los solapamientos tróficos por taxones y por tallas de las presas depredadas entre las tres clases (tabla 4).

Tabla 3.- Composición por tallas de presas de la dieta global de *Psammmodromus hispanicus* en El Prat de Llobregat. %P = Porcentaje de presencia. %N = Porcentaje de abundancia numérica. IP = Índice probabilístico (λ). IU = Índice de uso (JOVER, 1989; RUIZ y JOVER, en prensa).

Table 3.- Prey size composition of the total diet of *Psammmodromus hispanicus* in El Prat de Llobregat. %P = Percentage of occurrence. %N = Percentage of abundance. IP = Probabilistic index (λ) of RUIZ & JOVER, 1983). IU = Use index (JOVER, 1989; RUIZ & JOVER, in press).

OTU	%P	%N	IP	IU
1 (0-1mm.)	2.37	0.65	1.58	0.24
2 (1-2mm.)	20.38	5.89	4.14	4.97
3 (2-3mm.)	47.87	19.07	19.35	20.35
4 (3-4mm.)	51.18	21.03	25.77	23.05
5 (4-5mm.)	45.97	17.20	12.37	17.70
6 (5-6mm.)	37.44	12.24	10.52	13.53
7 (6-7mm.)	27.49	7.48	7.86	7.67
8 (7-8mm.)	22.75	5.51	4.01	5.52
9 (8-9mm.)	8.06	1.78	3.20	1.33
10 (9-10mm.)	9.95	1.96	0.92	1.62
11 (10-11mm.)	6.16	1.31	1.57	0.89
12 (11-12mm.)	6.16	1.31	2.39	0.89
13 (12-13mm.)	7.11	1.40	1.44	1.03
14 (13-14mm.)	4.74	0.94	0.67	0.58
15 (14-15mm.)	2.37	0.47	1.31	0.20
16 (15-16mm.)	1.42	0.28	0.15	0.08
17 (16-17mm.)	1.42	0.28	0.10	0.08
18 (17-18mm.)	1.42	0.28	1.10	0.08
19 (18-19mm.)	0.95	0.19	0.26	0.04
20 (19-20mm.)	0.47	0.09	0.11	0.00
21 (20-21mm.)	0.47	0.09	0.06	0.00
22 (21-22mm.)	1.42	0.28	1.06	0.08
23 (22-23mm.)	0.00	0.00	0.00	0.00
24 (23-24mm.)	0.47	0.09	0.03	0.00
25 (24-25mm.)	0.95	0.19	0.03	0.04
26 (25-26mm.)	0.00	0.00	0.00	0.00
27 (26-27mm.)	0.00	0.00	0.00	0.00
28 (27-28mm.)	0.00	0.00	0.00	0.00
29 (28-29mm.)	0.00	0.00	0.00	0.00
30 (29-30mm.)	0.00	0.00	0.00	0.00
31 (>30mm.)	0.00	0.00	0.00	0.00

DISCUSION Y CONCLUSIONES

Los trabajos hasta ahora realizados que aportan información sobre la dieta de *Ps. hispanicus* se encuentran reflejados en la tabla 5.

Los tres primeros estudios abarcan grandes áreas que incluyen una amplia variedad de biotopos, en tanto que los dos restantes, al igual que el presente, se realizan en zonas muy localizadas con un biotopo característico. Esta consideración previa debe tenerse en cuenta en las posibles comparaciones que se realicen. Es por ello que no se ha considerado la posible simpatría con otros lacértidos en los tres primeros casos.

En primer lugar, respecto al número de presas por estómago, los resultados aquí obtenidos (5.13) si los comparamos con las otras poblaciones reflejadas en la tabla 5, se aproximan a los del W de Salamanca, pero superan a los valores de Sierra Morena (3.5), Alicante (3.94) y Sistema central (3.77). Los resultados de POLLLO y PEREZ-MELLADO (1988) en el SW de Salamanca (11.13) son notablemente superiores a todos los demás, debidos sin duda al tipo de presas consumidas (ver más adelante). En esta última localidad, aparecen también diferencias entre adultos y juveniles pero no entre sexos como en este caso.

La fracción vegetal de la dieta puede califi-

Tabla 4. Matrices de solapamientos tróficos entre las clases de *Psammodromus hispanicus* (El Prat de Llobregat) para las subdimensiones de categorías taxonómicas (a) y clases de talla (b) de las presas depredadas.

Table 4. Matrices of trophic overlap among the classes of *Psammodromus hispanicus* (El Prat de Llobregat) considering the subdimensions of taxonomic categories (a) and prey sizes (b).

Solapamientos taxonómicos			
	Machos adultos	Hembras adultas	Juveniles
Machos adultos	—		
Hembras adultas	81.89	—	
Juveniles	82.57	81.97	—

Solapamientos tallas			
	Machos adultos	Hembras adultas	Juveniles
Machos adultos	—		
Hembras adultas	85.45	—	
Juveniles	77.80	79.72	—

Ps. hispanicus (EL Prat de Llobregat) Variación estacional div. taxonómicas

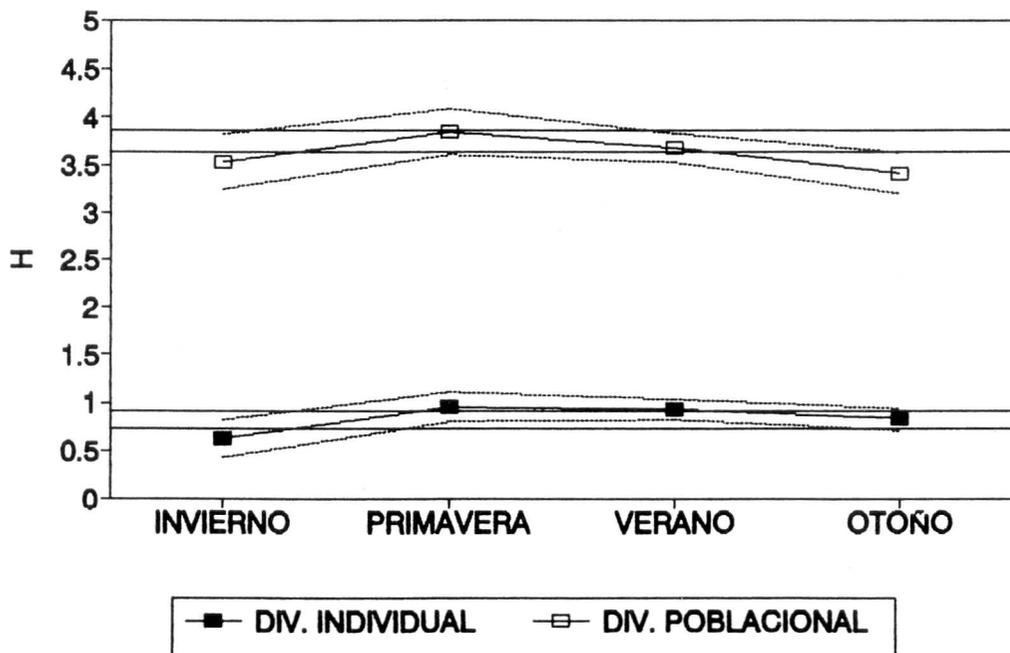


Figura 3. Variación anual de la diversidad taxonómica de la dieta. Líneas de puntos: límites de confianza (95%) para las diversidades medias mensuales. Líneas continuas horizontales: límites de confianza (95%) para las diversidades medias anuales.
Figure 3. Annual variation of the taxonomic diversity. Dotted lines: 95% confidence limits for the monthly mean diversity. Solid lines: 95% confidence limits for the annual mean diversity.

carse de anecdótica en la especie, tan sólo en el Sistema Central se registraron 3 frutos carnosos.

En cuanto a la composición taxonómica, hay que tener en cuenta que depende en gran medida de cuáles son los recursos tróficos disponibles (ARNOLD, 1987), que lógicamente varían con la localidad. El nicho trófico resultante será fruto de dos tendencias (HEATWOLE y TAYLOR, 1987) que pueden ser simultáneas:

1. La especie tiende a depredar sobre ciertas presas (especialización en el nicho).

2. La competencia de otras especies que reduce a la especie al consumo de un cierto tipo de presas (restricción del nicho). La competencia no tiene por qué tener un origen trófico sino que puede deberse a otros motivos (competencia difusa sensu PIANKA, 1974).

Evidentemente, hay que suponer una limitación en la disponibilidad del recurso (el alimento) que no ha sido suficientemente probada. Así pues, el estudio de la alimentación se mueve en esta disyuntiva de considerar endógeno o exógeno el origen de las diferencias de la dieta. Puesto que en este trabajo no se evalúa la dieta disponible, sólo la comparación entre localidades puede arrojar alguna luz sobre las "preferencias" en la alimentación de cada colectivo analizado.

Los resultados obtenidos aquí, permiten considerar a *Ps. hispanicus* como una especie eurífaga o generalista alimentaria (PIANKA, 1966, 1973, 1978). En El Prat la lagartija cenicienta consume una amplia variedad de categorías con porcentajes poco elevados. Sus estrategia de captura (PIANKA, 1966-1973-1978) es por búsqueda activa o "widely foraging" (PASCUAL y PEREZ-MELLADO, 1987; observaciones propias). La única limitación en la presas capturadas la constituye, a demás de su tamaño, su captura en el suelo o en la base de las plantas. En efecto, la especie no exhibe apenas comportamiento trepador y, entre sus presas, las consideradas como buenos voladores son escasas. POLLO y PEREZ-MELLADO (1988) trabajando con disponibilidades tróficas consideran que *Ps. hispanicus* tiene una electividad negativa por los dípteros.

Los araneidos son la presa de mayor importancia en casi todas las localidades excepto en el SW de Salamanca donde la dieta aparece fuertemente sesgada hacia el consumo de colémbolos, presa puramente anecdótica en El Prat. Las

Ps. hispanicus (El Prat de Llobregat)

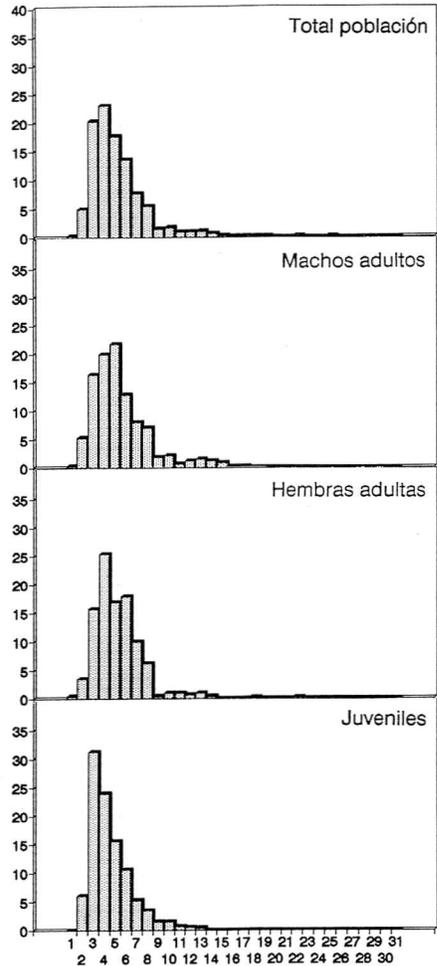


Figura 4. Porcentaje del uso de los recursos por clases de talla de presas para la población y para cada una de las clases.

Figure 4. Percentage of resource use of prey size categories for the whole population and the classes.

especies consumidas pertenecen a las familias de vida errante sobre el suelo (Salticidae, Lycosidae) o la vegetación (Thomisidae) —véase JONES, 1985—. El papel de los saurios en el control de las poblaciones y la diversidad de los araneidos parece ser de gran importancia (SCHONER y SPILLER, 1987). Sin embargo, no puede considerarse que la tendencia a la aracnofagia de la especie constituya una especializa-

ción, por cuanto la presa principal varía en alguna de las localidades.

Por otra parte, este lacértido, ampliamente oportunista, puede encontrarse en algunos casos reducido por la competencia con otros lacértidos a consumir presas muy particulares como los colémbolos (más adelante se aportan nuevas consideraciones sobre este aspecto).

Los heterópteros son la segunda presa en importancia tanto en El Prat como en el W de Salamanca. En las otras zonas su consumo es menor, incluso despreciable. Hay que hacer notar que MELLADO *et al.* (1975) y ESCARRE y VERICAD (1981) los unen a los homópteros en la categoría hemípteros.

En el alto consumo de hormigas, la población de El Prat se asemeja grandemente a las del W salmantino y Sierra Morena; más si cabe teniendo en cuenta que muchas de estas presas son adultos alados. En la pequeña muestra del Sistema Central los formícidos no aparecen y en la de Alicante no son separados del resto de himenópteros. Los caracteres diferenciales de la familia (agregación, individuos ápteros o malos voladores), así como su particular importancia en la dieta justifican el criterio tomado por el resto de autores, y seguido aquí, para considerar los una OTU aparte.

En cuanto a los coleópteros, son importantes en todas las poblaciones excepto en las salmantinas. Se trata de una presa de abundante representación en todas las dietas de lacértidos (VALVERDE, 1967; PEREZ-MELLADO, 1982; SEVA, 1982; LLORENTE, 1988; etc...) aunque se encuentran más escasamente representados en la dieta de los lacértidos de menor tamaño debido quizás a su posible dureza (BAUWENS, com. pers.; RITO DE ARAUJO, 1990).

Diferencias intraespecíficas han sido halladas en las localidades de SW y W de Salamanca. En el primer caso, machos y hembras difieren escasamente y los juveniles se separan de ellos por un intenso consumo de colémbolos. En el segundo, aparecen tendencias similares aunque menos marcadas, con una mayor similitud general entre clases. En el Prat, las dietas son todas muy similares entre sí y sin una diferenciación clara de adultos y juveniles. La escasa territorialidad de la especie (PASCUAL, 1986), su escaso dimorfismo sexual y la ausencia de competidores pueden ser la causa de las escasas diferencias registradas.

La variación estacional de la dieta taxonómica (analizada únicamente en las dos localidades salmantinas) ha sido registrada en multitud de trabajos y suele atribuirse a la variación de la disponibilidad trófica. Existe una sorprendente coincidencia entre lo aquí obtenido y los resultados de PASCUAL y PEREZ-MELLADO (1987). Araneae aparece como una presa importante a lo largo de todo el año en tanto que Heteroptera y, sobretudo, Formicidae aumentan fuertemente en el final del verano y otoño. En efecto, los araneidos mantienen su actividad todo el año (JONES, 1985). ESPADALER (1987) indica también que ya desde las primeras tormentas veraniegas se forman en los hormigueros enjambres de individuos alados, recurso que sería entonces aprovechado por la lagartija cenicienta. Sin embargo, otras especies de lacértidos de arenal como *Acanthodactylus erythrurus*, en Cataluña y en condiciones similares no parecen utilizarlo (CARRETERO, 1989).

Los resultados del estudio de la diversidad son consecuentes con el uso de los recursos. El carácter oportunista de toda la familia Lacertidae se refleja en unas elevadas diversidades tróficas. En todos los casos, existe una fuerte heterogeneidad en las presas consumidas por diferentes individuos de manera que, en cada colectivo, la diversidad poblacional prácticamente duplica la media de la de sus individuos. Para comparar de alguna manera los valores con las demás localidades, se recalculó en cada caso la diversidad total acumulada Hz mediante el índice de Brillouin (tabla 5). De las diferentes localidades comparadas, Sierra Morena, Alicante y Sistema Central presentan algunas diferencias en la delimitación de las OTUs y problemas de muestreo en algunas épocas del año. Las dos poblaciones salmantinas y la estudiada son, en cambio, perfectamente comparables. Las elevadas diversidades de El Prat sólo se observan en el W de Salamanca, zona en la que también la especie no se halla en simpatria con otros lacértidos. La competencia de otros miembros de la familia puede, pues, restringir su nicho trófico (PIANKA, 1974).

Las diferencias intraespecíficas en la diversidad taxonómica señalan siempre una diversidad poblacional mayor en adultos que en juveniles como ocurre en las otras localidades. Estos últimos ven reducida su amplitud de nicho al depredar menos sobre las OTUs de gran tamaño

Tabla 5. Algunos parámetros de interés y valores de la diversidad total Hn recalculados empleando el índice de Brillouin para las diferentes poblaciones de *Ps. hispanicus* cuya dieta ha sido estudiada. PSA, *Psammodromus algirus*. AE, *Acanthodactylus erythrurus*. LL, *Lacerta lepida*.

Table 5. Some basic features and total diversity (Hn) values recalculated by using the Brillouin's index for the *Ps. hispanicus* populations whose diet has been studied. PSA, *Psammodromus algirus*. AE, *Acanthodactylus erythrurus*. LL, *Lacerta lepida*.

Localidad	Autor/es	n	parte del digestivo	descriptores	Lacertid.	otros Hn (Brill.)
Sierra Morena	MELLADO <i>et al.</i> (1975)	48	estómago	%N	—	2.85
Alicante	ESCARRE y VERICAD (1981)	35	total	%N	—	2.71
Sistema Central	PEREZ-MELLADO (1982)	17	total	%N %P	—	2.69
El Aguila (W Salamanca)	PASCUAL y PEREZ-MELLADO (1987)	152	total	%N %P	ninguno	3.17
Espeja (SW Salamanca)	POLLO y PEREZ-MELLADO (1988)	169	total	%N %P IP	PSA,AE,LL	2.61
El Prat de Ll. (Barcelona)	Datos propios	211	estómago	%N %P IP IU	ninguno	3.67

(Ortoptera) y más sobre formícidos, heterópteros y araneidos. No existen diferencias intersexuales en la diversidad poblacional pero sí en la individual, en la que las hembras superan claramente a los machos. Esto indica que el patrón de composición promedio de presas en cada estómago de hembra será más diverso que en el de un macho, aunque el resultado conjunto de la dieta de cada colectivo tenga similar diversidad.

Las diversidades estacionales muestran únicamente diferencias puntuales. El propio concepto de diversidad implica que, tanto una abundancia (primavera-otoño) como una escasez (invierno) de presas en el medio puede producir una misma diversidad. Si algún recurso domina notablemente sobre los demás (RUIZ & JOVER, 1981), como ocurre en otoño (y no en primavera), cuando las hormigas aladas son muy abundantes, lo que se produce es un descenso de la diversidad poblacional. En invierno, al reducirse el número de presas capturadas la diversidad individual disminuye, en tanto que la poblacional se mantiene por la heterogeneidad entre individuos. Las diferencias son, no obstante, de matiz y sólo podrán registrarse cuando se disponga de elevados tamaños de muestra.

Pasando a las tallas de las presas, los rangos consumidos son los normales en los pequeños lacértidos (ver por ejemplo los trabajos ya citados y los que se indican en párrafos siguientes). La distribución logarítmica de las tallas depre-dadas las clases indica en todas los casos que no existe una selección activa de ningún tamaño de presa (PIANKA, 1986) sino que éste se halla li-

mitado exclusivamente por el tamaño del animal (y el de su boca), obteniéndose entonces correlaciones significativas entre ambas variables.

En diferentes estudios sobre miembros de la familia Lacertidae, se han hallado también estas correlaciones. Por ejemplo, en *Psammodromus algirus* (SEVA, 1984), *Acanthodactylus erythrurus* (SEVA, 1984), *Lacerta vivipara* (HEULIN, 1986), *Lacerta lepida* (CASTILLA *et al.* 1991), *Lacerta dugesii* (SADEK, 1981) o *Podarcis muralis* (MOU, 1987). No faltan sin embargo casos de lo contrario: *Eremias olivieri* (NOUIRA y MOU, 1982; NOUIRA, 1983), *Acanthodactylus pardalis* (NOUIRA, 1983) o *Podarcis erhardii* (VALAKOS, 1985). Generalmente suele atribuirse la falta de correlación a un oportunismo alimentario en biotopos con escasez de presas (NOUIRA y MOU, 1983). Sin embargo, como ya se ha indicado, debe tenerse en cuenta la amplitud de la variable independiente (tamaño del depredador) y el tamaño de la muestra en la aparición o no de correlaciones significativas. No puede considerarse tampoco dicha correlación como privativa de depredadores con estrategia de caza al acecho o "sit and wait" (PIANKA, 1978), como ha indicado algún autor (VALAKOS, 1990). Es consecuente entonces que la talla media de las presas en los adultos supere la de los juveniles, y que no haya diferencias entre sexos dado que sus LCC tampoco difieren. Lógicamente, los juveniles no pueden acceder a las tallas mayores como hacen los adultos y, como consecuencia, los tamaños de sus presas tienen una menor varianza.

Para finalizar, una idea globalizadora de los resultados se obtiene observando los solapamientos tróficos (tabla 4). Estos pueden considerarse relativamente elevados como corresponde a especies oportunistas alimentarios (PIANKA, 1974). Para los solapamientos taxonómicos, la similitud entre las tres clases es semejante, en tanto que los de tallas los adultos se separan claramente de los juveniles.

Puede entonces concluirse que en El Prat de Llobregat, la segregación trófica interespecífica de *Psammodromus hispanicus* es reducida y se basa en dos aspectos diferentes:

1- Los juveniles difieren de los adultos por consumir presas menores y sólo secundariamente por depredar sobre taxones diferentes.

2- Los dos sexos difieren entre sí sólo en algunos aspectos de la composición taxonómica de la dieta. Las hembras además consumen un mayor número de presas que los machos, aunque de los mismos tamaños, y tienen una mayor diversidad individual. La mayor inversión reproductora de las hembras, que se manifiesta en un mayor acúmulo de reservas grasas en la época prerreproductora y un mayor consumo de las mismas durante la reproducción debido por la puesta (DERIKSON, 1976; BRAÑA, 1983; CARRETERO y LLORENTE, 1991), debe estar en el origen de estas diferencias.

La falta de otros lacértidos competidores puede ser la causa de que la población de *Psammodromus hispanicus* en su conjunto tenga un nicho trófico muy amplio. En esto coincide con la única localidad previamente estudiada en que la especie se halla en una situación similar y difiere claramente de otras zonas en que la lagartija cenicienta forma parte de taxocenosis más complejas. Como se ha indicado previamente, un análisis cuantitativo de la disponibilidad trófica y su limitación podría confirmar este extremo.

Agradecimientos

Miguel, Albert, Marc, Juanjo, Luis y Joaquín aportaron su pericia cinegética en la captura de los ejemplares. Lluís Jover facilitó amablemente el software para el cálculo de índices de uso y diversidades. Los comentarios de Dirk Bauwens han sido de gran utilidad. Los especímenes fueron colectados bajo el permiso de caza científica número 2531 de la Direcció General de Política Forestal, Departament d'Agricultu-

ra, Ramaderia i Pesca de la Generalitat de Catalunya.

BIBLIOGRAFIA

- ARNOLD, E. N. (1987). Resource partition among lacertid lizards in southern Europe. *J. Zool. Lond. (B)* 1: 739-782.
- BOLOS, O. de (1973). Els sòls i la vegetació dels Països Catalans In: *Geografia física dels Països Catalans*. Ed. Ketres, Barcelona. 223pp.
- BARBADILLO, L. J. (1987). *La guía de Incafo de los anfibios y reptiles de la Península Ibérica, Islas Baleares y Canarias*. INCAFO Madrid. 694pp.
- BRAÑA, F. (1983). La reproducción en los Saurios de Asturias (Reptilia: Squamata): ciclos gonadales, fecundidad y modalidades reproductoras. *Revista de Biología de la Universidad de Oviedo* 1(1): 29-50.
- CARRASCAL, L. M.; DIAZ, J. A. & CANO, C. (1989). Habitat selection in Iberian *Psammodromus* species along a Mediterranean successional gradient. *Amphibia-Reptilia* 10: 231-242.
- CARRETERO M. A. (1989). Trophic resource partitioning among three lacertid lizards in a mediterranean beach. Comunicación presentada en el First World Congress of Herpetology. Canterbury (Reino Unido).
- CARRETERO, M. A. y LLORENTE, G. A. (1991). Reproducción de *Psammodromus hispanicus* en un arenal costero del nordeste ibérico. *Amphibia-Reptilia* 12: 395-408.
- CASTILLA, A. M.; BAUWENS, D. y LLORENTE, G. A. (1991). The diet of the Lizard *Lacerta lepida* in Central Spain. *Journal of Herpetology* 25(1): 30-36.
- DERIKSON, W. K. (1976). Lipid storage and utilization in reptiles. *Amer. Zool.*, 16: 711-726.
- DUGES, A. (1829). Memoire sur les espèces indigènes du genre *Lacerta*. *Ann. Sci. nat.* 16: 337-339.
- ESCARRE, A. y VERICAD, J. R. (1981). *Cuadernos de Fauna Alicantina I. Saurios y Ofidios*. Diputación de Alicante. 101 pp.
- ESPADALER, X. (1987). Els formicoïdeus: formigues. In: *Història Natural dels Països Catalans 10: Artròpodes II*, 338-342. Enciclopèdia Catalana. Barcelona. 547 pp.
- FRETEY, J. (1987). *Guide des Reptiles de France*. Hatier. 225pp.
- FOLCH, R. (1981). *La vegetació dels Països Catalans*. Ed. Ketres. Barcelona. 513 pp.
- FOLCH, R.; FRANQUESA, T. y CAMARASA, J. M. (1984). *Vegetació*. In: *Història Natural dels Països Catalans*, 7. Ed. Enciclopèdia Catalana. 441 pp.
- HEATWOLE, H. T. y TAYLOR, J. (1987). *Ecology of Reptiles*. Surrey Beatty y Sons Pty Limited. 325 pp.
- HEULIN, B. (1986). Régime alimentaire estival et utilisation des ressources trophiques dans trois popu-

- lations de *Lacerta vivipara*. *Acta Oecologica (Ecologia Generalis)* 7(2): 135-150.
- HURTUBIA, J. (1973). Trophic diversity measurements in sympatric predatory species. *Ecol.* 54: 885-890.
- JONES, D. (1985). *Guía de campo de los arácnidos de España y de Europa*. Omega. Barcelona. 368 pp.
- JOVER, LL. (1989). *Nuevas aportaciones a la tipificación trófica poblacional: El caso de Rana perezi en el Delta del Ebro*. Tesis doctoral. Universidad de Barcelona. 438 pp.
- JOVER, LL. y RUIZ, X. (en prensa). Homogeneidad, un nuevo criterio en el análisis de la dieta. *Mis. Zool.* (15).
- LASCURAIN, J. (1988). *Viatge entorn d'una duna*. Diputació de Barcelona. 37 pp.
- LINTON, L. R.; DAVIES, R. W. y WRONA, F. J. (1981). Resource utilization indices: an assessment. *Journal of Animal Ecology* 50: 283-292.
- LLORENTE, C. (1988). *Contribución al conocimiento de la biología de una población de lagartija común (Podarcis hispanica STEINDACHNER, 1870)*. Tesis de licenciatura. Universidad de Barcelona. 333 pp.
- MELLADO, J.; AMORES, F.; PARREÑO, F. F. y HIRALDO, F. (1975). The structure of a Mediterranean lizard community. *Doñana. Acta Vertebrata* 2(2): 145-160.
- MOU, Y. P. (1987). Écologie trophique d'une population de lézards des murailles *Podarcis muralis* dans l'Ouest de la France. *Rev. Ecol. (Terre Vie)* 42: 81-100.
- NOUIRA, S. (1983). Partage de ressources alimentaires entre deux Lacertidae sympatriques des îles Kerkennah (Tunisie): *Acanthodactylus pardalis* et *Eremias olivieri*. *Bull. Soc. Zool. France* 108(3): 477-483.
- NOUIRA, S. y MOU, Y. P. (1982). Régime alimentaire d'un Lacertidae *Eremias olivieri* (Audouin) des îles Kerkennah en Tunisie. *Rev. Ecol. (Terre Vie)* 36: 621-631.
- PANAREDA, J. M. y NUET, J. (1973). El clima i les aigües dels Països Catalans. In: *Geografia física dels Països Catalans*. 69-102. Ed. Ketres, Barcelona. 223pp.
- PASCUAL, J. A. (1986). *Autoecología de Psammmodromus hispanicus Fitzinger, 1826 en un medio adehesado de la provincia de Salamanca*. Tesis de licenciatura. Universidad de Salamanca. 97 pp.
- PASCUAL, J. A. y PEREZ-MELLADO, V. (1987). Alimentación de *Psammmodromus hispanicus* Fitzinger, 1826 (Sauria, Lacertidae) en un medio adehesado del Centro Oeste de la Península Ibérica. *Revista Española de Herpetología*, 2: 165-182.
- PEREZ-MELLADO, V. (1981). *Los Lacertidae del Oeste del Sistema Central*. Tesis doctoral. Universidad de Salamanca.
- PEREZ-MELLADO, V. (1982). Estructura de una taxocenosis de Lacertidae (Sauria, Reptilia) del Sistema Central. *Mediterránea, Ser. Biol.* 6: 39-64.
- PIANKA, E. R. (1966). Convexity, desert lizards and spatial heterogeneity. *Ecology* 47: 1055-1059.
- PIANKA, E. R. (1973). The structure of lizard communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 4: 53-74.
- PIANKA, E. R. (1974). Niche overlap and diffuse competition. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 71: 2141-2145.
- PIANKA, E. R. (1978). *Evolutionary Ecology* (2nd edition). Harper y Row. New York.
- PIANKA, E. R. (1986). *Ecology and Natural History of Desert Lizards*. Princeton University Press. New Jersey. 207 pp.
- PIELOU, E. C. (1966). Species diversity and pattern diversity in the study of ecological succession. *J. Theor. Biol.* 10: 370-383.
- PIELOU, E. C. (1975). *Ecological diversity*. Wiley, New York.
- POLLO, C. J. (1988). *Estudio ecológico de una taxocenosis de Lacertidae mediterráneos*. Tesis de Licenciatura. Universidad de Salamanca. 222 pp.
- POLLO, C. J. y PEREZ-MELLADO, V. (1988). Trophic ecology of a taxocenosis of mediterranean Lacertidae. *Ecologia Mediterranea* XIV (3/4): 1988.
- RITO DE ARAUJO, A. P. (1990). Sobreposição de nicho alimentar *Podarcis berlangensis* (Vicente, 1989) e *Lacerta lepida* (Daudin, 1802) (Sauria Lacertidae) na Ilha da Berlenga, Portugal. Trabalho. Universidade de Lisboa. 223pp.
- RUIZ, X. y JOVER, LL. (1981). Tipificación trófica de poblaciones mediante estimas de la dominancia y de la diversidad. Comunicación presentada al XV Congreso Internacional de Fauna Cinegética y Silvestre. Trujillo (Cáceres).
- SADEK, R. A. (1981). The diet of the madeiran lizard *Lacerta dugesii*. *Zoological Journal of the Linnean Society* 73: 313-341.
- SCHOENER, T. W. (1968). The *Anolis* lizard of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. *Ecology* 51: 408-418.
- SCHOENER, T. W. y SPILLER, D.A. (1987). Effects of lizards on Spider Populations: Reconstruction of a Natural Experiment. *Nature*. 236: 949-954.
- SEVA, E. (1982). *Taxocenosis de lacértidos en un arenal costero alicantino*. Tesis doctoral. Universidad de Alicante. 317 pp.
- SEVA, E. (1984). Reparto de recursos entre dos especies psammófilas de saurios, *Acanthodactylus erythrurus* y *Psammmodromus algirus*. Arenal costero de Alicante. *Mediterránea Ser. Biol.* 7: 5-25.
- SNEATH, P. H. y SOKAL, R. R. (1973). *Numerical taxonomy*. W. H. Freeman and Co. San Francisco.
- VALVERDE, J. A. (1967). *Estructura de una comunidad de vertebrados terrestres*. C.S.I.C. Monografías de Ciencia Moderna. Madrid. 219 pp.
- VALAKOS, E. (1986). The feeding ecology of *Podarcis erhardii* (Reptilia - Lacertidae) in a main insular ecosystem. *Hertetological Journal* 1: 118-121.

VALAKOS, E. (1990). The food of *Cyrtodactylus kotschy* (Steindachner, 1870) (Sauria - Gekkoniidae) during the wet season in the mediterranean insular ecosystem of the Aegean. *Herpetological Journal* 2: 474-477.

VERICAD, J. R. y ESCARRE, A. (1976). Datos sobre la

alimentación de ofidios en el Levante sur ibérico. *Mediterránea*, 1: 5-32.

Recibido: 10 Septiembre 1991

Aceptado: 29 Octubre 1991