

Ecología térmica y actividad en una población costera de *Psammodromus hispanicus*

MIGUEL A. CARRETERO & GUSTAVO A. LLORENTE

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

Resumen: Se analizan las relaciones térmicas y el nicho temporal en una población de lagartija cenicienta (*Psammodromus hispanicus*) situada en un arenal costero de El Prat de Llobregat (Barcelona). Un muestreo uniforme proporcionó 185 temperaturas cloacales y 267 observaciones. La especie es predominantemente heliotherma, con capacidad termorreguladora y temperaturas de actividad moderadamente altas (media 30.71°C). Se detectaron diferencias intraespecíficas y estacionales. En cuanto al rango de actividad, que abarca todo el año, dura diariamente entre 3 horas en invierno y 12 en la época estival. El patrón de actividad diaria es bimodal en verano y unimodal el resto del año. Los comportamientos termorreguladores se registran con temperaturas ambientales bajas. No sólo una explicación puramente térmica sino un modelo de costes y beneficios podría explicar el patrón de actividad de la especie.

Palabras clave: Ecología térmica, actividad, Lacertidae, *Psammodromus hispanicus*.

Abstract: Thermal ecology and activity of a coastal population of *Psammopromus hispanicus*. The thermal relations and activity patterns were analyzed in a population of Spanish *Psammodromus* (*Psammodromus hispanicus*) from a sandy coastal area in NE Spain. Uniform sampling was carried out and 185 cloacal temperatures and 267 observations were recorded. Results define this species as a heliotherm thermoregulator with moderate high body temperatures (mean 30.71°C). Intraspecific and seasonal differences were registered. The activity period lasts all year. The daily activity period lasts from 3 hours in winter to 12 hours in summer. Population activity exhibits a bimodal pattern during summer and an unimodal pattern during the rest of the year. Thermoregulatory behaviour is mainly observed at low air temperatures. Not only the thermal requirements but also a cost-benefit model could explain the activity pattern of this species.

Key words: Thermal ecology, activity, Lacertidae, *Psammodromus hispanicus*.

INTRODUCCIÓN

La lagartija cenicienta (*Psammodromus hispanicus*), es un pequeño lacértido mediterráneo (medias de 1.85g y 42mm de LCC; CARRETERO, en prensa) que presenta un gran interés por su requerimientos espaciales (ARNOLD, 1987; CARRASCAL & al., 1989) y su particular ciclo biológico (PASCUAL & PEREZ-MELLADO, 1989; CARRETERO & LLORENTE, 1991a). En este trabajo, en el marco de un estudio más amplio, se aborda el análisis de las dimensiones térmica y temporal del nicho ecológico que sólo han sido estudiadas hasta ahora en áreas de clima continental (PASCUAL, 1986; POLLO &

PEREZ-MELLADO; 1989). La profundización en dichos aspectos en una zona de clima moderado, la deducción de los patrones térmicos y de actividad de la especie y la determinación de las posibles variaciones intraespecíficas y temporales son los objetivos de este trabajo.

MATERIAL Y MÉTODOS

El área de estudio se sitúa en un arenal costero de El Prat de Llobregat, Barcelona (UTM 31TDF2370) con una vegetación herbácea clareada dominada por *Echinophora spinosa* (ver CARRETERO & LLORENTE, 1991b para una

Tabla 1. Temperaturas de *Psammodromus hispanicus* (El Prat de Llobregat). TC = temperatura cloacal. TA = temperatura del aire. TS = temperatura del sustrato. N = muestra. \bar{X} = media. S = desviación típica. CV = coeficiente de variación.

Table 1. Temperatures of *Psammodromus hispanicus* (El Prat de Llobregat). TC = cloacal temperature. TA = air temperature. TS = substrate temperature. N = sample. \bar{X} = mean. S = standard deviation. CV = coefficient of variation.

CLASE	N	\bar{X}	S	CV	LIM. (95%)	RECORRIDO
Total						
TC	185	30,7156	4,4295	14,42	±0,6380	18,3 - 38,4
TA	185	22,3643	5,0307	22,49	±0,7249	12,0 - 33,1
TS	185	27,3043	7,3174	26,80	±1,0545	12,8 - 46,6
Machos						
TC	49	31,6244	3,8618	12,21	±1,0813	23,1 - 37,6
TA	49	21,3918	4,1495	19,40	±1,1619	13,2 - 29,0
TS	49	26,4224	6,4679	24,48	±1,8110	13,0 - 41,2
Hembras						
TC	80	30,0025	4,6849	15,62	±1,0266	18,3 - 37,8
TA	80	23,6812	5,6744	23,96	±1,2435	12,0 - 33,1
TS	80	28,0825	8,1227	28,92	±1,7800	14,3 - 46,6

descripción completa). En esta zona *Psammodromus hispanicus* es prácticamente el único lacértido presente.

El clima puede definirse como mediterráneo litoral (PANAREDA & 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°C (medias de 30 años).

En esta población de lagartija cenicienta se distinguieron únicamente dos clases de talla, juveniles y adultos, de acuerdo con CARRETERO & LLORENTE (1991a). Los juveniles se hallan en el periodo comprendido entre julio (primeros nacimientos) y febrero del año siguiente.

El muestreo fue realizado entre marzo de 1988 y febrero de 1989, con periodicidad mensual. Se acotó una parcela de 0.35 Ha (35x100 m) que fue recorrida, en días completamente despejados y con poco viento, en busca de lacértidos activos, a lo largo de todo el periodo de actividad de los saurios (como máximo entre las 6 y las 18 horas solares). El recorrido se realizaba cada hora con una duración de 30 minutos entre hora+15' y hora+45'. En todos los casos el esfuerzo de registro se mantuvo constante (TELLERIA, 1986).

A lo largo de los recorridos se emplearon las técnicas habituales en ecología térmica (AVERY, 1982). En ejemplares capturados, se registró su

temperatura cloacal (TC) protegiéndolo del sol con la máxima rapidez posible (15-20 segundos desde el avistamiento). Se registraron, también a la sombra, la temperatura del aire (TA) a 50 cm sobre la superficie y la del sustrato (TS) en el lugar donde el animal fue avistado por primera vez. Para ello se empleó un termómetro Digi-tron que usa un termopar de tipo K con un tiempo de medición de 1 segundo y una precisión de 0.1°C. Adicionalmente se registró la humedad relativa a 50 cm sobre el sustrato y a la sombra, en el momento y lugar del avistamiento con un higrómetro analógico de banda metálica con precisión del 1%.

Las comparaciones de temperaturas corporales entre grupos se realizaron mediante análisis de covarianzas (SOKAL & ROHLF, 1981) para corregir la efecto de las temperaturas ambientales diferenciales en cada caso.

Independientemente de su captura, se registró el número de individuos de cada clase, junto con la hora y el mes del muestreo. Dado que el sexo sólo pudo ser constatado con certeza en los animales capturados adultos, no se consideraron las variaciones intersexuales para los análisis de los patrones de actividad.

La actividad aquí considerada resulta evidentemente de dos componentes: el número de animales de la población en un cierto momento, y su presencia sobre el sustrato. No debe confundirse tampoco con la actividad de cada uno de los individuos que componen cada colectivo

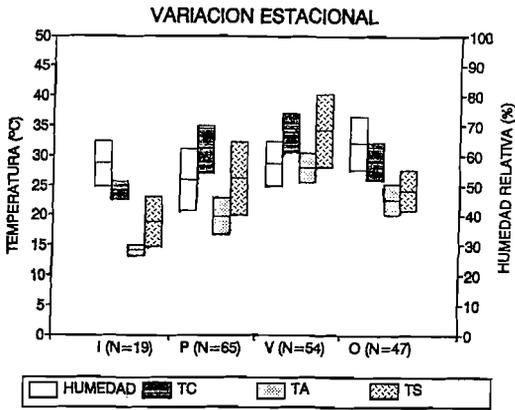


Figura 1. Variación estacional de las temperaturas y la humedad. Las líneas horizontales representan la media y los intervalos de la desviación típica respectivamente.
Figure 1. Seasonal variation of temperatures and humidity. Horizontal lines represent mean and standard deviation intervals respectively.

analizado, la cual puede diferir ostensiblemente de la primera.

Se consideraron dos tipos de comportamientos en los individuos observados:

1. Animales activos, involucrados en actividades como locomoción, defensa territorial, caza o cópula.
2. Animales en termorregulación, es decir en posición de helio-termia ("basking").

En el estudio por estaciones los meses se agruparon de la siguiente manera:

invierno = diciembre + enero + febrero

primavera = marzo + abril + mayo

verano = junio + julio + agosto

otoño = septiembre + octubre + noviembre

Dentro de los adultos se incluyeron además de machos y hembras aquellos individuos que, a pesar de no poder ser sexados, sí pudieron catalogarse como tales gracias a su talla.

RESULTADOS

Temperaturas

La estadística descriptiva de TC, TA y TS en los 185 animales capturados total y por clases aparece en la tabla 1. Se constató una variación intraespecífica en las mismas. En los análisis de covarianzas, no se detectaron diferencias de pendiente entre las tres clases ni en la recta TC-

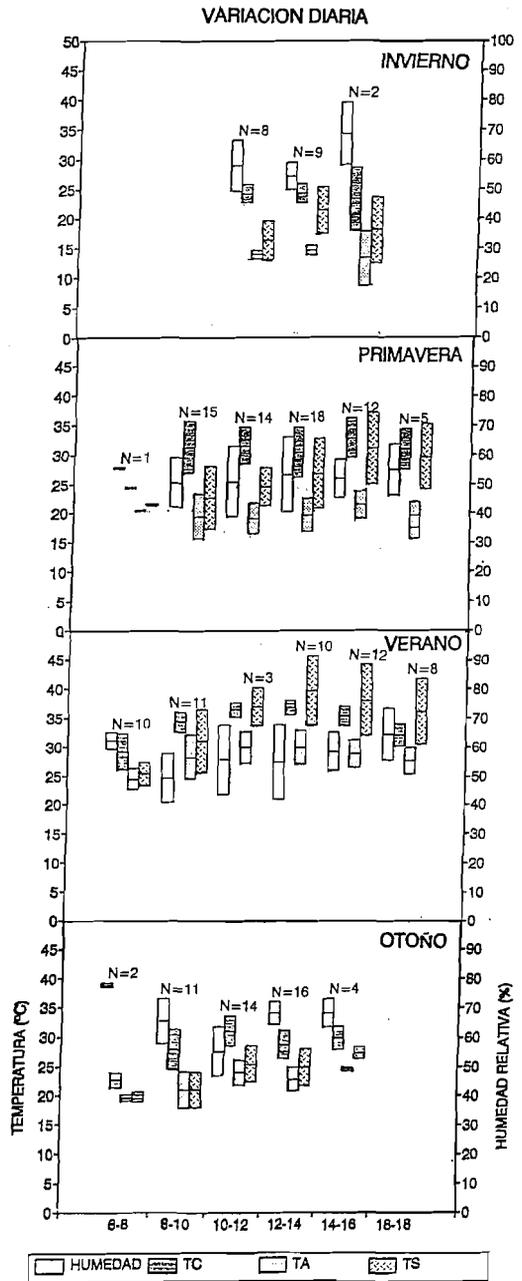


Figura 2. Variación diaria de las temperaturas y la humedad. Datos acumulados por estaciones e intervalos de dos horas. Las líneas horizontales representan la media y los intervalos de la desviación típica respectivamente.

Figure 2. Daily variation of the temperatures and the humidity. Data accumulated by seasons and two-hour intervals. Horizontal lines represent mean and standard deviation intervals respectively.

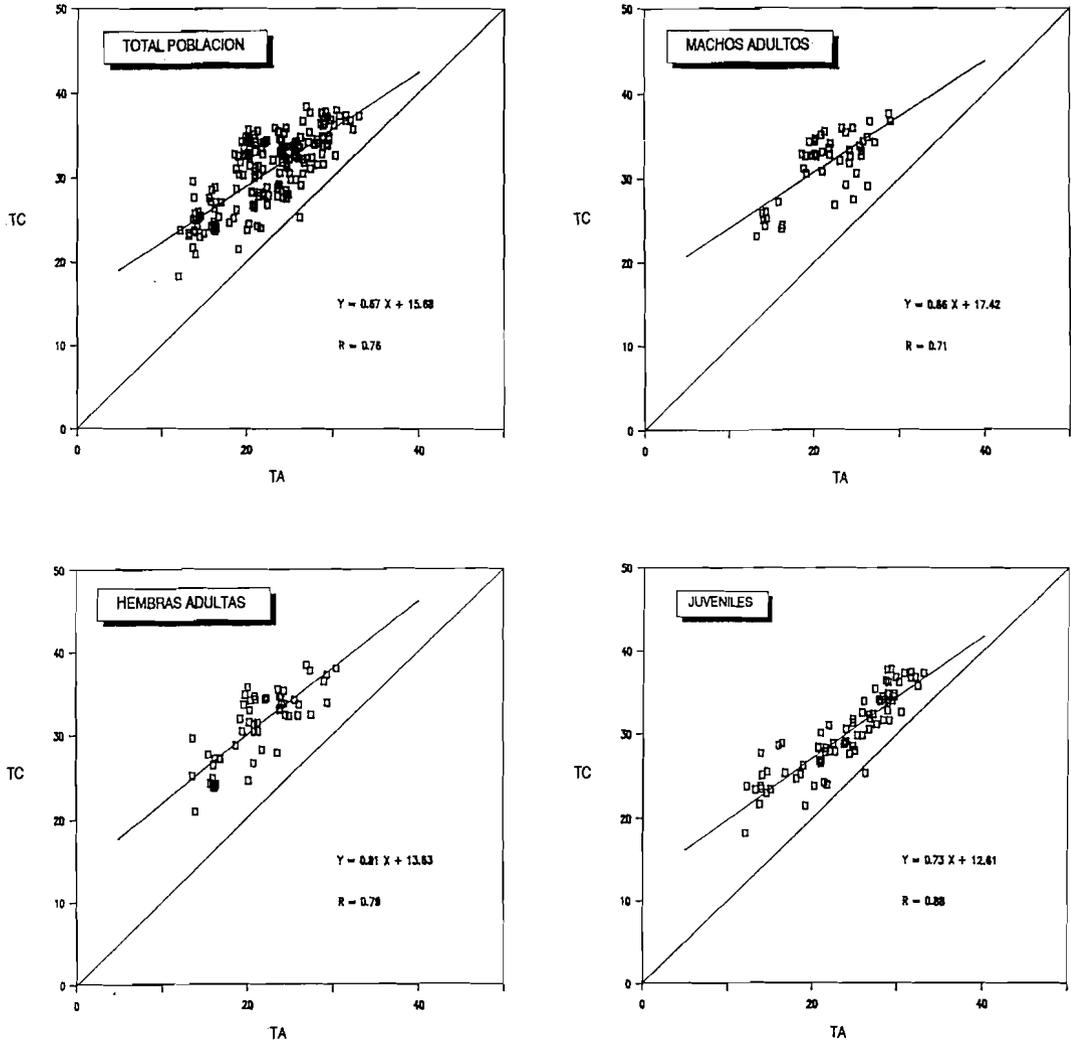


Figura 3. Relación entre la temperatura cloacal (TC) y la del aire (TA).
Figure 3. Relationship between body (TC) and air (TA) temperatures.

TA, ni en la recta TC-TS. Si las hubo, en cambio, entre las medias de TC ajustadas para TA (ANCOVA, $F = 31.72$, $p < 0.01$) y para TS (ANCOVA, $F = 10.52$, $p < 0.01$). Si bien machos y hembras tuvieron temperaturas corporales semejantes, ambas clases superaron los valores de los juveniles, teniendo en cuenta las temperaturas ambientales.

En cuanto a la variación estacional de temperaturas (figura 1), el análisis de covarianzas detectó variación en las medias corregidas de TC para TA (ANCOVA, $F = 42.58$, $p < 0.01$) y para

TS (ANCOVA, $F = 10.54$, $p < 0.01$) pero no en las pendientes. La temperatura corporal en invierno y primavera resultó relativamente más elevada respecto a la del aire, que en verano y otoño. Ambos pares no presentaron diferencias internas. Generalmente, en cada estación, los mayores valores fueron los de TC, seguidos de los de TS y TA respectivamente. Respecto al sustrato, únicamente la temperatura corporal del verano resultó más baja que el resto. En efecto, se trata del único caso en que TC llegó a ser alcanzada por TS.

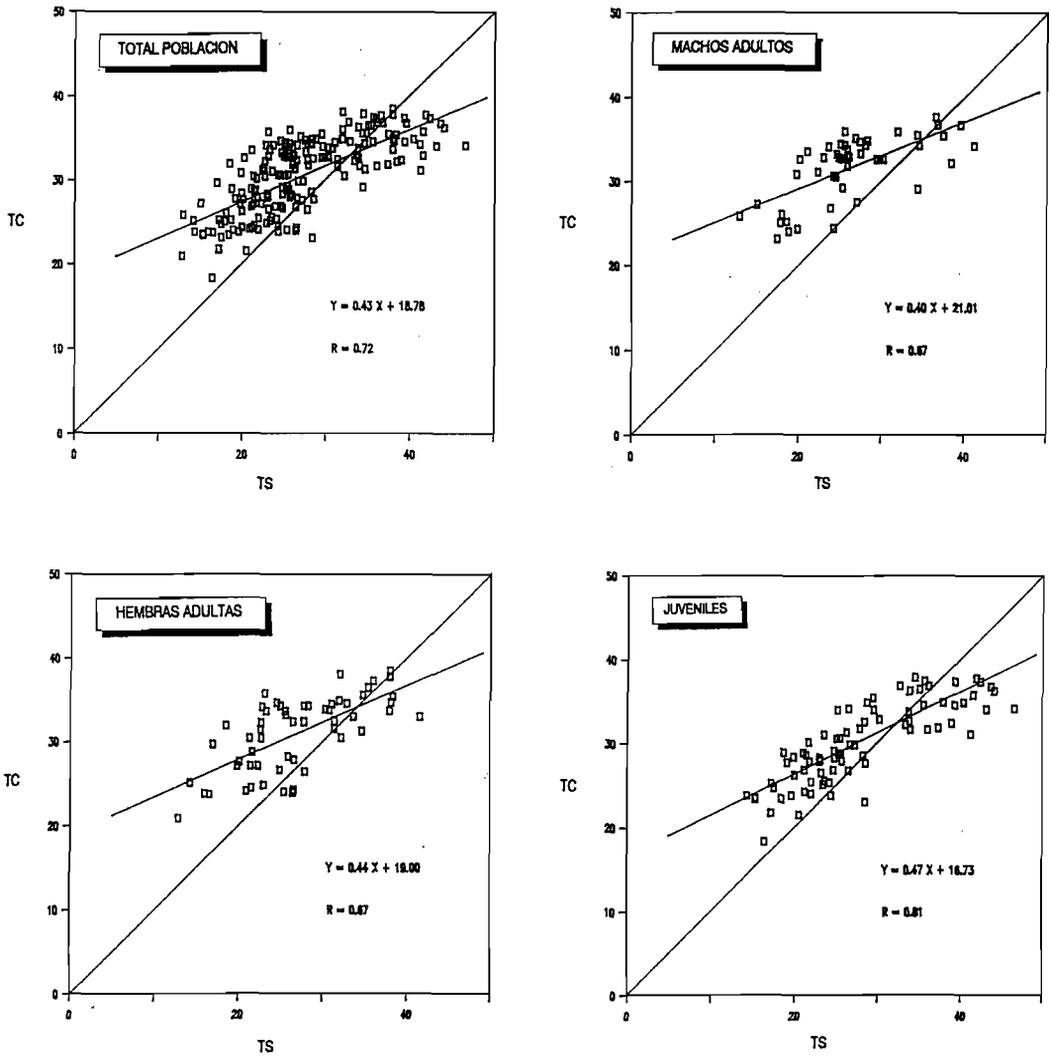


Figura 4. Relación entre la temperatura cloacal (TC) y la del sustrato (TS).
 Figure 4. Relationship between body (TC) and substrate (TS) temperatures.

Respecto a la humedad relativa a la que se realizaron las observaciones, todas las estaciones resultaron significativamente diferentes entre sí, excepto el invierno que no se diferenció del resto (ANOVA 1 vía, $F = 16.39$, $p < 0.01$; test a posteriori de Duncan, $p < 0.05$). Los valores más altos correspondieron al otoño.

Respecto a la variación diaria, en la figura 2 se representan los valores de TC, TA, TS (y de la humedad relativa, HR) agrupados por estaciones y periodos de dos horas. Las variaciones de TC a lo largo del día halladas no son eviden-

tes excepto en el caso del verano, estación en la cual las temperaturas del inicio (6-8h) y final del día (16-18h) fueron menores que los intervalos centrales (12-14h/14-16h/16-18h) (ANOVA 1 vía, $F = 18.00$, $p < 0.01$; test a posteriori de Duncan, $p < 0.05$). Sin embargo, el análisis de covarianzas no detectó dichas diferencias para los residuales de TC respecto a TA o TS.

TA siguió un patrón similar a TC, pero siempre por debajo de los valores de TC. Sin embargo, TS aumenta a lo largo del día siendo máxima al final de la tarde de forma que, en verano, llega

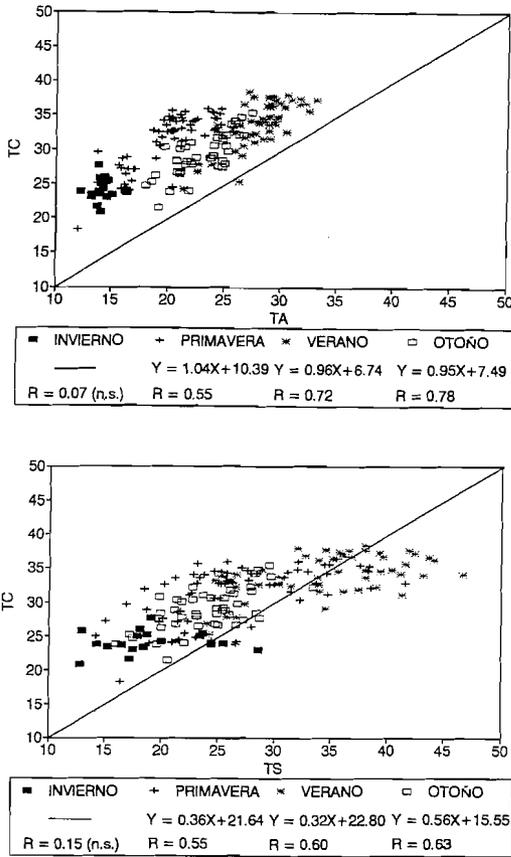


Figura 5. Variación estacional en las relaciones TC-TA (arriba) y TC-TS (debajo).

Figure 5. Seasonal variation in the TC-TA (above) and TC-TS (below) relations.

a superar a la temperatura corporal. Pocas fueron las diferencias de la humedad ambiental en los animales observados en diferentes horas del día (ANOVA 1 vía, $F_{\text{verano}} = 8.23$, $F_{\text{otoño}} = 10.80$; $p < 0.01$) correspondiendo a los valores más reducidos del mediodía.

Por lo que se refiere a las relaciones térmicas, las correlaciones entre TC y TA (figura 3) han resultado significativas para todas las clases. Todas las pendientes resultaron significativamente diferentes (tests t, $P < 0.05$) de 0 (termorregulación perfecta) o de 1 (termoconformidad absoluta). Las correlaciones entre TC y TS (figura 4) fueron también significativas (pendiente diferente de 0 y 1, tests t, $p < 0.05$), en todas las clases. En todos los casos, la recta TC-TA

fue de mayor pendiente que la de la recta TC-TS (tests de paralelismo, $p < 0.01$, en los resultados significativos). También el valor del coeficiente de correlación R fue mayor en la recta TC-TA. No se hallaron diferencias de pendiente entre clases para ambas rectas.

Un análisis de la variación de la pendiente por estaciones (figura 5) no indicó diferencias (test de paralelismo). Excepto en el caso del invierno, cuya correlación no resultó significativa, las pendientes de las rectas estacionales TC-TA no resultaron diferentes de 1 (tests t). En cuanto a la recta TC-TS, tan sólo se registró un valor de pendiente más elevado en otoño respecto al verano (test de paralelismo, $p < 0.01$).

Actividad

Fueron observados un total de 267 *P. hispanicus* en los que se incluyen los capturados. La actividad anual total de la especie (figura 6), se mantiene todo el año aunque el número de individuos observados presenta máximos en primavera y otoño y una disminución apreciable en invierno. El máximo de otoño es mayor que el de primavera.

Desglosando por clases (figura 7), aparecieron diferencias entre adultos e juveniles. Lo escaso de la muestra impidió comparar machos y hembras adultas. La única diferencia apreciable entre los sexos fue una mayor actividad general de los machos. Los adultos se hallaron durante todo el año, pero principalmente en la primavera. Los juveniles faltaron de abril a junio y predominaron desde agosto a noviembre.

El patrón diario y el rango de actividad variaron considerablemente según la estación del año (figura 8). Globalmente, la actividad de la población siguió una distribución unimodal muy restringida (3-4 horas) en invierno. Unimodal pero mucho más amplia fue la seguida en primavera y otoño, a lo largo de hasta 12 horas en esta última estación. En verano, sin embargo, la actividad se volvió claramente bimodal. Los individuos en termorregulación aparecieron en los horas más frías, es decir, casi todo el día en invierno y únicamente al inicio y al final del día en verano. En otoño y primavera, estaciones intermedias, la distribución de estos ejemplares fue bimodal con un mínimo en el centro del día. Los resultados por clases (figura 8) no arrojaron grandes diferencias aunque se observó que los

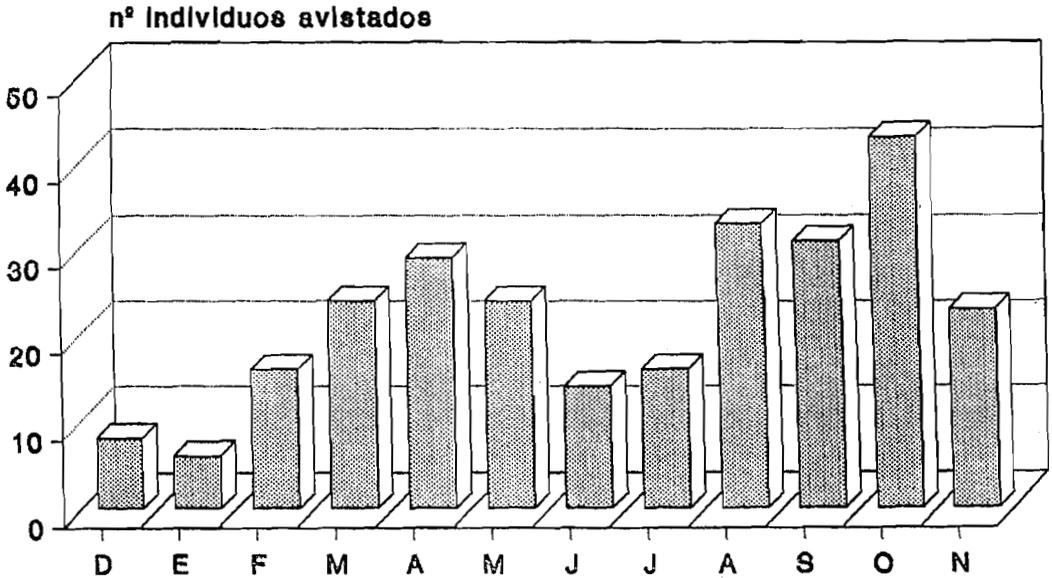


Figura 6. Actividad anual total de la población.
 Figure 6. Annual activity of the whole population.

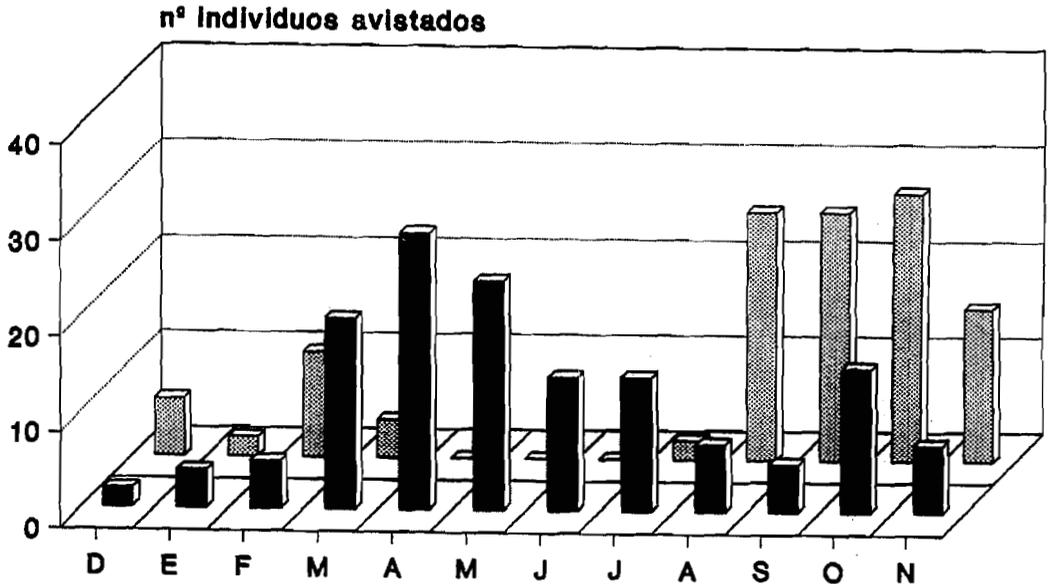


Figura 7. Actividad anual de las clases.
 Figure 7. Annual activity of the classes.

animales de pequeña talla presentaron patrones de actividad más uniformes a lo largo del día y rangos más largos de actividad (ver por ejemplo el caso los histogramas de verano). De esta ma-

nera, cuando la muestra fue suficiente, las distribuciones aparecieron más concentradas en el caso de los adultos y más atenuadas en el de los juveniles.

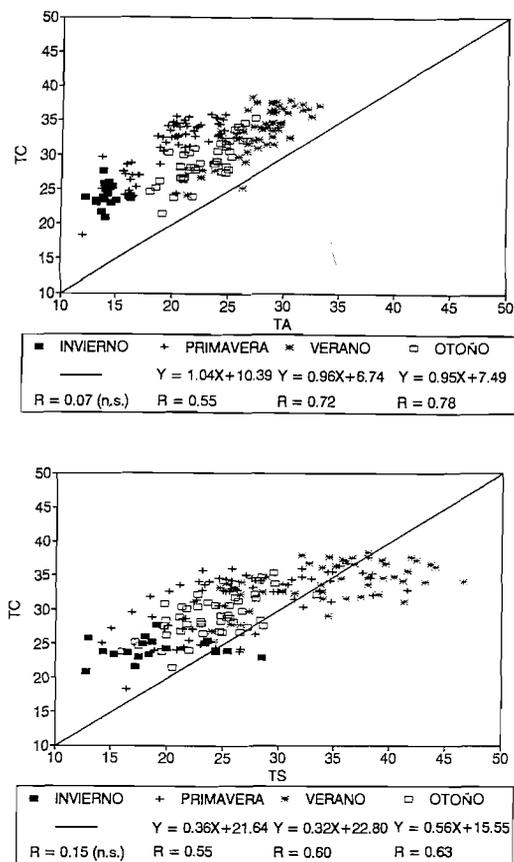


Figura 5. Variación estacional en las relaciones TC-TA (arriba) y TC-TS (debajo).

Figure 5. Seasonal variation in the TC-TA (above) and TC-TS (below) relations.

a superar a la temperatura corporal. Pocas fueron las diferencias de la humedad ambiental en los animales observados en diferentes horas del día (ANOVA 1 vía, $F_{\text{verano}} = 8.23$, $F_{\text{otoño}} = 10.80$; $p < 0.01$) correspondiendo a los valores más reducidos del mediodía.

Por lo que se refiere a las relaciones térmicas, las correlaciones entre TC y TA (figura 3) han resultado significativas para todas las clases. Todas las pendientes resultaron significativamente diferentes (tests t, $P < 0.05$) de 0 (termorregulación perfecta) o de 1 (termoconformidad absoluta). Las correlaciones entre TC y TS (figura 4) fueron también significativas (pendiente diferente de 0 y 1, tests t, $p < 0.05$), en todas las clases. En todos los casos, la recta TC-TA

fue de mayor pendiente que la de la recta TC-TS (tests de paralelismo, $p < 0.01$, en los resultados significativos). También el valor del coeficiente de correlación R fue mayor en la recta TC-TA. No se hallaron diferencias de pendiente entre clases para ambas rectas.

Un análisis de la variación de la pendiente por estaciones (figura 5) no indicó diferencias (test de paralelismo). Excepto en el caso del invierno, cuya correlación no resultó significativa, las pendientes de las rectas estacionales TC-TA no resultaron diferentes de 1 (tests t). En cuanto a la recta TC-TS, tan sólo se registró un valor de pendiente más elevado en otoño respecto al verano (test de paralelismo, $p < 0.01$).

Actividad

Fueron observados un total de 267 *P. hispanicus* en los que se incluyen los capturados. La actividad anual total de la especie (figura 6), se mantiene todo el año aunque el número de individuos observados presenta máximos en primavera y otoño y una disminución apreciable en invierno. El máximo de otoño es mayor que el de primavera.

Desglosando por clases (figura 7), aparecieron diferencias entre adultos e juveniles. Lo escaso de la muestra impidió comparar machos y hembras adultas. La única diferencia apreciable entre los sexos fue una mayor actividad general de los machos. Los adultos se hallaron durante todo el año, pero principalmente en la primavera. Los juveniles faltaron de abril a junio y predominaron desde agosto a noviembre.

El patrón diario y el rango de actividad variaron considerablemente según la estación del año (figura 8). Globalmente, la actividad de la población siguió una distribución unimodal muy restringida (3-4 horas) en invierno. Unimodal pero mucho más amplia fue la seguida en primavera y otoño, a lo largo de hasta 12 horas en esta última estación. En verano, sin embargo, la actividad se volvió claramente bimodal. Los individuos en termorregulación aparecieron en los horas más frías, es decir, casi todo el día en invierno y únicamente al inicio y al final del día en verano. En otoño y primavera, estaciones intermedias, la distribución de estos ejemplares fue bimodal con un mínimo en el centro del día. Los resultados por clases (figura 8) no arrojaron grandes diferencias aunque se observó que los

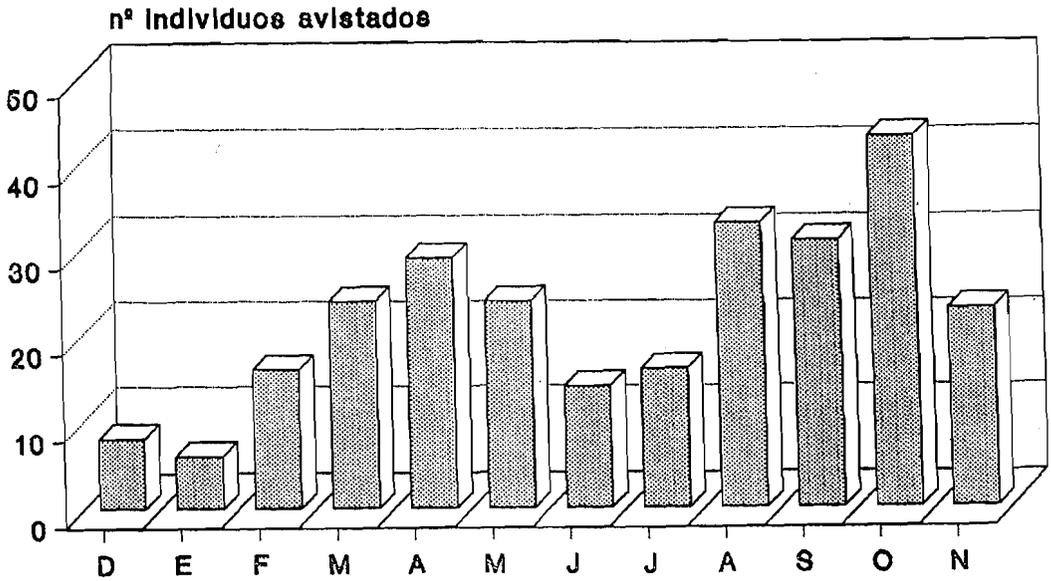


Figura 6. Actividad anual total de la población.
 Figure 6. Annual activity of the whole population.

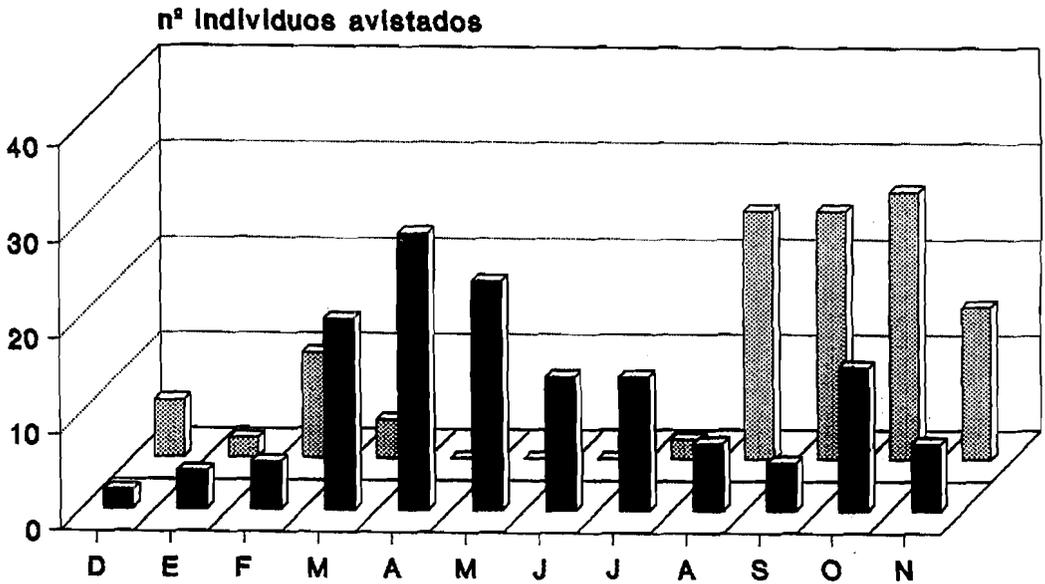


Figura 7. Actividad anual de las clases.
 Figure 7. Annual activity of the classes.

animales de pequeña talla presentaron patrones de actividad más uniformes a lo largo del día y rangos más largos de actividad (ver por ejemplo el caso los histogramas de verano). De esta ma-

nera, cuando la muestra fue suficiente, las distribuciones aparecieron más concentradas en el caso de los adultos y más atenuadas en el de los juveniles.

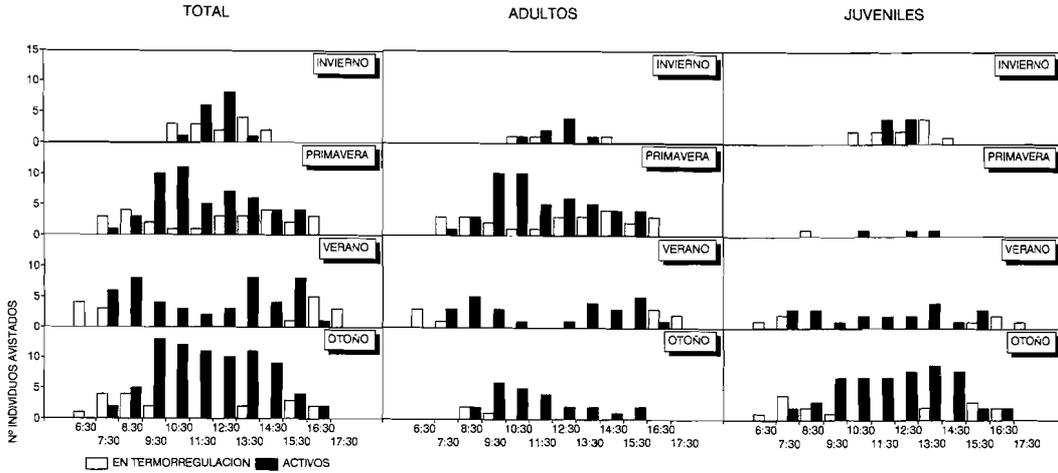


Figura 8. Actividad diaria por estaciones y clases.
Figure 8. Daily activity considering seasons and classes.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

La temperaturas de actividad de *Psammodromus hispanicus* son moderadamente elevadas dentro de los lacértidos. La especie adquiere aquí valores no demasiado diferentes a los obtenidos por POLLO & PEREZ-MELLADO (1989) y a los de su congénere *Psammodromus algirus* en otras zonas costeras de Cataluña (CARRETERO & LLORENTE, 1991c).

Las diferencias intraespecíficas observadas no pueden atribuirse a una disponibilidad de diferentes temperaturas ambientales puesto que sólo aparecen una vez corregida la influencia de las mismas (sobre todo TA). El hecho de que los juveniles tengan TC menores de lo esperado, podría deberse a una menor recepción de energía por radiación quizás por un menor tiempo dedicado a la insolación respecto a otras actividades (principalmente tróficas) o por un mecanismo puramente físico debido a su menor biomasa.

Puede entonces pensarse que los animales pequeños seleccionan temperaturas menores (CASTILLA & BAUWENS, 1991) o bien que su mayor relación superficie/volumen hace que sean menos independientes frente a temperaturas ambientales, en general siempre inferiores (HAILEY, 1982). STEVENSON (1985), empleando modelos matemáticos (ver también POUGH, 1980), niega la importancia de la talla en la temperatura de los ectotermos de pequeño tamaño

(< 10 g). Dada además la escasa diferencia de talla entre adultos y juveniles en esta especie (CARRETERO, en prensa) es posible pues que este efecto sea mínimo. En otro sentido, SEVA & ESCARRE (1980) señalan para *A. erythrus*, en un medio semejante, que los inmaduros presentan huras menos profundas que los adultos, lo que se traduciría en una mayor dependencia térmica del ambiente. En el presente caso al no existir diferencias intraespecíficas de la pendiente (o eficiencia termorreguladora, ver más adelante) esto parece no ocurrir, predominando el mecanismo etológico sobre el físico.

En cuanto a la variación anual de las temperaturas (HUEY & PIANKA, 1977), la relativamente alta TC de invierno ha de interpretarse como una compensación de los bajos valores ambientales, para alcanzar una mínima temperatura funcional. Inverso razonamiento podría hacerse en cuanto al verano. No obstante, sorprende la elevada TC relativa de primavera, mayor que la que se registra en las condiciones similares del otoño. Aparentemente, ello puede estar en función de un mayor tiempo dedicado a la insolación durante esta época (ver figura 8) que coincide con la reproducción (CARRETERO & LLORENTE, 1991a).

La variación diaria no hace sino confirmar la dependencia de la temperatura corporal respecto a las temperaturas externas (ectotermia). De esta forma, las horas en las que se observa una

caída en las temperaturas corporales, también son las térmicamente más desfavorables y en las que más se dan las posturas de insolación (ver más adelante). Las horas centrales del día en las que la temperatura ambiental es mayor son también aquellas en que se alcanzan superiores valores de la temperatura cloacal.

El sustrato arenoso, que acumula energía calorífica a lo largo del día (TSOAR, 1989), se revela como una fuente de calor importante hacia el final de la jornada (particularmente en verano), cuando la temperatura del aire disminuye. Consecuentemente se han podido observar ejemplares durante los meses más fríos en situación de tigmotermia hacia el final del periodo de actividad a temperaturas del aire bastante desfavorables. Asimismo, dicha acumulación de calor es susceptible de provocar una considerable reducción en la actividad estival (figuras 6 y 7).

No debe olvidarse tampoco el factor hídrico (SEVA, 1982; HEATWOLE & TAYLOR, 1987). Los reptiles no son independientes del agua y, en el terrario, individuos de esta especie la aceptaron cuando se les proporcionó (obs. pers.). pese a la escasez de la muestra, puede considerarse que el inicio y final del día, momentos de mayor humedad, podrían actuar como estímulo para mantener la actividad en horas térmicamente desfavorables, preferentemente en la estación seca (CIRER, 1987). Por el contrario, la sequedad en el tramo central del día podría disminuir la actividad en horas térmicamente favorables (WALDSCHMIDT & TRACY, 1983) supondría un coste asociado a las temperaturas corporales altas (BOWKER, 1993). Particularmente, el rocío al inicio de la mañana es, junto con el alimento, origen del agua para muchas especies de saurios de zonas áridas (HEATWOLE & TAYLOR, 1987).

La pendiente de la recta de regresión entre temperaturas indica (HUEY & SLATKIN, 1976) la mayor o menor dependencia de la variable dependiente (TC) respecto a la independiente (TA o TS). En *P. hispanicus*, se registra globalmente una mayor dependencia de la temperatura del aire que de la del sustrato. Esto cataloga a esta especie como helioterma con cierto grado de euritermia mediante mecanismos etológicos (AVERY, 1979). Sin embargo, la tigmotermia aparece como un comportamiento no excluyente del anterior. Al no hallarse diferencias de pendiente entre clases, se ha de concluir que no

existen variaciones intraespecíficas en la eficiencia termorreguladora. Esta homogeneidad puede de nuevo explicarse por la escasa diferencia de talla entre adultos y juveniles.

Los resultados estacionales contrastan con los anteriores e indican que la regulación térmica se produce principalmente a largo plazo. Así, tan sólo en invierno, no se halla dependencia entre TC y TA, debido a un elevado esfuerzo termorregulador (ver más adelante), obteniéndose temperaturas cloacales relativamente elevadas aunque presumiblemente muy por debajo de las seleccionadas. En cada una de las otras tres estaciones, la especie parece comportarse como termoconformista si bien el grado de alejamiento entre la temperatura corporal y la del ambiente depende de la estación, siendo superior en primavera, época reproductora (CARRTERO & LLORENTE, 1991a). La termo-dependencia de la espermatogénesis en los machos y una mayor actividad de ambos sexos en relación con la reproducción (DAMME et al., 1987) no deben ser ajenas a este incremento térmico. Contrariamente, DAMME et al. (1987) observan, para *Lacerta vivipara* (un saurio no termófilo), una mayor regulación térmica en los meses más cálidos. Respecto a TS se observa una mayor independencia de TC en las estaciones con temperaturas extremas, mientras el sustrato puede convertirse en una fuente de calor más importante en primavera y otoño, tendiéndose entonces más al termoconformismo.

Existen dos posibilidades de modulación en la ecología térmica de los lacértidos: según la eficiencia termorreguladora (GUYER & LINDER, 1985; DAMME et al., 1990) y según el rango de las temperaturas corporales adquiridas (AVERY, 1978; BOWKER et al., 1986; HERTZ, 1992). En zonas templadas, la primera tiende a ser más influenciada por el ambiente y la segunda se muestra como más conservativa (AVERY, 1982). En este caso, dentro de la misma especie, entre clases, la eficiencia termorreguladora no varía pero sí las temperaturas corporales en relación al ambiente. En cambio, a lo largo del año, son ambos factores los que presentan diferencias.

En cuanto a la actividad, ésta aparece como un compromiso entre las necesidades de obtener pareja y alimento, y de escapar a la depredación y la competencia (HUEY, 1982; PIANKA, 1986; HEATWOLE & TAYLOR, 1987). Cum-

plidos sus requerimientos térmicos ineludibles (ver párrafos anteriores), los saurios diurnos tenderán a optimizar sus periodos de actividad en función de sus requerimientos tróficos y reproductores. Ahora bien, en zonas templadas, los periodos con temperaturas óptimas para la actividad son limitados y, por tanto, el factor térmico ejerce una notable influencia sobre los ciclos de actividad (GRANT & DUNHAM, 1988).

En El Prat de Llobregat, *P. hispanicus* se mantiene activo (incluidos los adultos) durante todo el año explotando los escasos recursos del invierno. Los ejemplares capturados en esta estación presentaron estómagos llenos (CARRETERO & LLORENTE, 1991b) demostrando que esta actividad resulta energéticamente rentable (POUGH, 1980), permitiendo en primavera una reproducción temprana y una segunda puesta (CARRETERO & LLORENTE, 1991a). La actividad invernal ha sido ya señalada en otras zonas meridionales de la Península (MELLADO & OLMEDO, 1987). Sin embargo, en zonas de clima continental, dicha actividad no se produce (PEREZ-MELLADO, 1982; PASCUAL, 1986; POLLO & PEREZ-MELLADO, 1989). La bajas temperaturas invernales limitan en este caso las posibilidades de la especie y son susceptibles de afectar a su historia natural (CARRETERO & LLORENTE, 1991a; ADOLPH & PORTER, 1993).

Lógicamente, las épocas de mayor número de observaciones corresponden a la primavera-verano (adultos activos en reproducción) y a septiembre-octubre (nacimiento de los juveniles). La decantación del grueso de individuos hacia el otoño ha de interpretarse como la consecuencia de la corta longevidad de la especie, asociada a una fuerte mortalidad adulta, que provoca la práctica renovación anual de la población (PASCUAL & PEREZ-MELLADO, 1989; CARRETERO & LLORENTE, 1991a) y un bajo solapamiento de la presencia de ambas clases de talla a lo largo del año. La biomasa de la especie se encuentra en otoño compartimentada en más individuos. El descenso de la actividad en la época postreproductora ha sido explicado en otras especies como una forma de reducir la presión de depredación (ROSE, 1981; ETHERIDGE & WIT, 1993) en una época de escasez y sequedad: el verano. Sin embargo, en este caso parece ser más bien consecuencia de una elevada mortalidad adulta postnupcial.

En cuanto a la actividad diaria, los patrones registrados corresponden en general a los de los saurios diurnos de zonas templado-cálidas y subtropicales (AVERY, 1978; ADOLPH & PORTER, 1993): Bimodal en la estación cálida y unimodal en resto del año. La termorregulación se da en las horas más frías.

El tipo de actividad de los juveniles respecto a los adultos es el habitual en lacértidos. Como se ha indicado previamente, los resultados obtenidos respecto a las temperaturas parecen descartar que se trate de un efecto de talla. La mayor actividad de los juveniles a temperaturas subóptimas parece deberse a su menor exigencia térmica en cuanto a temperaturas corporales adquiridas, si bien no a una menor eficiencia termorreguladora. De esta manera, los juveniles se comportarían de una forma más oportunista que los adultos maximizando el periodo de actividad y, presumiblemente, incrementando su ingesta de alimento (AVERY, 1984; CASTILLA & BAUWENS, 1991) que les permitiría un rápido crecimiento (PASCUAL & PEREZ-MELLADO, 1989). Otras posibilidades como la minimización de la competencia intraespecífica con los adultos (ROSE, 1981) tampoco son descartables a priori.

Aquí, no sólo una explicación puramente térmica, sino un modelo energético de costes y beneficios (HUEY & SLATKIN, 1976; HUEY, 1982; AVERY, 1984) podría explicar las estrategias de actividad seguidas. Por un lado se hallarían las necesidades energéticas y reproductoras y por otro las limitaciones bióticas y abióticas (STEPHENS & KREBS, 1986).

Agradecimientos

Los comentarios de Dirk Bauwens y de un revisor anónimo contribuyeron a la mejora del manuscrito original. Las capturas se realizaron bajo el permiso de caza científica número 2531 de la Direcció General de Política Forestal, Departament d'Agricultura, Ramaderia i Pesca de la Generalitat de Catalunya.

BIBLIOGRAFIA

- ADOLPH S. C. & PORTER, W. P. (1993): Temperature, activity and lizard life histories. *Am. Nat.* 142(2): 273-295.

- ARNOLD, E. N. (1987): Resource partition among lacertid lizards in southern Europe. *J. Zool. Lond. (B)* 1: 739-782.
- AVERY, R. A. (1978): Activity patterns, thermoregulation and food consumption in two sympatric species (*Podarcis muralis* and *P. sicula*) from central Italy. *Journal of Animal Ecology* 47: 143-158.
- AVERY, R. A. (1979): *Lizards: A study in thermoregulation*. Studies in Biology 109. E. Arnold Pub. Ltd. 56 pp.
- AVERY, R. A. (1982): Field studies of body temperatures and thermoregulation. In: *Biology of the Reptilia. Vol. 12. Physiology*. 93-166. 536 pp.
- AVERY, R. A. (1984): Physiological Aspects of Lizard Growth: The Role of Thermoregulation. *Symp. zool. Soc. Lond.* 52: 407-424.
- BOWKER, R. G. (1993): The thermoregulation of the lizards *Cnemidophorus exanguis* and *C. velox*: some consequences of high body temperature. In: *Biology of Whiptail Lizards (genus Cnemidophorus)*. Oklahoma Mus. Nat. Hist. Norman, Oklahoma. 417pp.
- BOWKER, R. G., DAMSCHROEDER, S., SWEET, A. M. & ANDERSON, D. K. (1986): Thermoregulatory behavior of the North American lizards *Cnemidophorus velox* and *Sceloporus undulatus*. *Amphibia-Reptilia* 7: 335-346.
- CARRASCAL, L. M., DIAZ, J. A. & CANO, C. (1989): Habitat selection in Iberian *Psammmodromus* species along a Mediterranean successional gradient. *Amphibia-Reptilia* 10: 231-242.
- CARRETERO, M. A. (en prensa): Algunes dades biomètriques de *Psammmodromus hispanicus* en El Prat de Llobregat. *Butlletí Naturalístic del Delta del Llobregat* 1.
- CARRETERO, M. A. & LLORENTE, G. A. (1991a): Reproducción de *Psammmodromus hispanicus* en un arenal costero del nordeste ibérico. *Amphibia-Reptilia* 12: 395-408.
- CARRETERO, M. A. & LLORENTE, G. A. (1991b): Alimentación de *Psammmodromus hispanicus* en un arenal costero de noreste ibérico. *Rev. Española Herpetol.* 6: 31-44.
- CARRETERO, M. A. & LLORENTE, G. A. (1991c): Thermal ecology of three lacertid lizards in a Mediterranean beach. *Comunicación presentada al 6th O.G.M. Societas Europaea Herpetologica*. Budapest (Hungría).
- CASTILLA, A.M. & BAUWENS, D. (1991): Thermal biology, microhabitat selection, and conservation of the lizard *Podarcis hispanica atrata*. *Oecologia (Berl.)*, 85: 366-374.
- CIRER, A. M. (1987): *Revisión taxonómica de las subespecies del lacértido Podarcis pityusensis, BOSCA, 1883*. Tesis doctoral. Universidad de Barcelona. 445 pp.
- DAMME, R. VAN, BAUWENS, D., CASTILLA, A. M. & VERHEYEN, R. F. (1987): Thermoregulatory responses to environmental seasonality by the lizard *Lacerta vivipara*. *Herpetologica* 43(4): 405-415.
- DAMME, R. VAN, BAUWENS, D., CASTILLA, A. M. & VERHEYEN, R. F. (1990): Comparative thermal ecology of the sympatric lizards *Podarcis tiliguerta* and *Podarcis sicula*. *Acta Oecologia* 11(4): 503-512.
- ETHERIDGE, K. & WIT, L. C. (1993): Factors affecting activity in *Cnemidophorus*. In: *Biology of Whiptail Lizards (genus Cnemidophorus)*. Oklahoma Mus. Nat. Hist. Norman, Oklahoma. 417pp.
- GRANT, B. W. & DUNHAM, A. E. (1988): Thermally imposed constraints on the activity of the desert lizard *Sceloporus merriami*. *Ecology* 69(1): 167-176.
- GUYER, C. & LINDER, A.D. (1985): Thermal ecology and activity patterns of the Short-horned Lizard (*Phrynosoma douglassi*) and the sagebrush lizard (*Sceloporus graciosus*) in Southeastern Idaho. *Great Basin Naturalist* 45(4): 607-614.
- HAILEY, A. (1982): Choice of substrate and heating rate in *Lacerta vivipara*. *British Journal of Herpetology* 6: 207-213.
- HEATWOLE, H. T. & TAYLOR, J. (1987): *Ecology of Reptiles*. Surrey Beatty & Sons Pty Limited. 325 pp.
- HERTZ, P. E. (1992): Evaluating thermal resource partitioning. By sympatric lizards *Anolis cooki* and *A. cristatellus*: a field test using null hypotheses. *Oecologia* 90: 127-136.
- HUEY, R. E. (1982): Temperature, physiology, and the ecology of reptiles. In: GANS, C. & POUGH, F. H. (eds.) *Biology of the Reptilia*. Vol. 12. Academic Press. London. 25-91.
- HUEY, R. B. & PIANKA, E. R. (1977): Seasonal variation in the thermoregulatory behavior and body temperature of diurnal Kalahari lizards. *Ecology* 58: 1066-1085.
- HUEY, R. B. & SLATKIN, M. (1976): Costs and benefits of lizard thermoregulation. *Quarterly Rev. Biol.* 51: 363-384.
- MELLADO, J. & OLMEDO, G. (1987): Actividad invernal en poblaciones de lagartos de la zona subtropical. *Mediterránea Ser. Biol.* 9: 5-13.
- NULAND, G. J. VAN & STRIBOSCH, H. (1981): Annual Rhythms of *Lacerta vivipara* Jacquin and *Lacerta agilis agilis* L. (Sauria, Lacertidae) in the Netherlands. *Amphibia-Reptilia* 2: 83-95.
- PANAREDA, J. M. & NUET, J. (1973): El clima i les aigües dels Països Catalans. In: *Geografia física dels Països Catalans*. 69-102. Ed. Ketres, Barcelona. 223 pp.
- 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. & PÉREZ-MELLADO, V. (1989): Datos sobre la reproducción y el crecimiento de *Psammmodromus hispanicus* Fitzinger, 1826 en un medio adehesado de la España Central. *Doñana, Acta Vertebrata* 16(1): 45-55.
- PÉREZ-MELLADO, V. (1982): Estructura de una taxo-

- cenosis de Lacertidae (Sauria, Reptilia) del Sistema Central. *Mediterránea Ser. Biol.* 6: 39-64.
- PIANKA, E. R. (1986): *Ecology and Natural History of Desert Lizards*. Princeton University Press. New Jersey. 207 pp.
- POLLO, C. J. & PÉREZ-MELLADO, V. (1989): Activity and thermoregulation on three mediterranean species of Lacertidae. *Herpetological Journal* 1: 343-350.
- POUGH, F. H. (1980): The advantages of ectothermy for tetrapods. *Am. Nat.* 115(1): 92-112.
- ROSE, B. (1981): Factors affecting activity in *Sceloporus virgatus*. *Ecology* 62(3): 706-716.
- SEVA, E. (1982): *Taxocenosis de lacértidos en un arenal costero alicantino*. Tesis doctoral. Universidad de Alicante. 317 pp.
- SEVA, E. & ESCARRE, A. (1980): Distribución espacial y temporal de *Acanthodactylus erythrurus* (Sauria, Lacertidae) en un arenal costero alicantino. *Mediterránea Ser. Biol.* 4: 133-162.
- SOKAL, R. R. & ROHLF, F. J. (1981). *Biometry*. W. H. Freeman and Company, San Francisco. 776 pp.
- STEPHENS, D. W. & KREBS, J. R. (1986): *Foraging theory*. Monographs in Behaviour and Ecology. Princeton University Press. Princeton. 247pp.
- STEVENSON, R. D. (1985): Body size and limits to the daily range of body temperature in terrestrial ectotherms. *Am. Nat.* 125(1): 102-117.
- TELLERIA, J.L. (1986): *Manual para el censo de los vertebrados terrestres*. Ed. Raices. Madrid. 278 pp.
- TSOAR, H. (1989): Características ecológicas, deterioro y recuperación del desierto de dunas arenosas. In: *Degradación de zonas áridas en el entorno mediterráneo*. Monografías de la Dirección General de Medio Ambiente. MOPU. 244 pp.
- WALDSCHMIDT, S. & TRACY, C.R. (1983): Interaction between a lizard and its thermal environment: implications for sprint performance and space utilization in the lizard *Uta stansburiana*. *Ecology* 64(3): 476-484.

Recibido: 28/09/92

Aceptado: 27/12/92