

EL MÉTODO ETOLÓGICO OBSERVACIONAL EN EL MEDIO NATURAL: APLICACIÓN AL ANÁLISIS DE LA ACTIVIDAD Y PAUTAS DE COMPORTAMIENTO EN LAGARTOS DE TENERIFE (ISLAS CANARIAS)¹

MARTHA LUCÍA BOHÓRQUEZ ALONSO*
UNIVERSIDAD CATÓLICA DE COLOMBIA

MIGUEL MOLINA BORJA**
UNIVERSIDAD DE LA LAGUNA, ESPAÑA

Abstract

We present preliminary results on the application of the observational ethological method to the study of activity of lizards from Tenerife in two habitats of the island with different ecological characteristics: Malpaís de Güimar (SE of the island) and the periphery of Teide National Park (centre of the island), and in two daily times. We counted the number of animals of each sex and category while walking in transects with hazariously chosen directions. The behaviour pattern performed by each observed animal was also scored. The results show that there were always more active males than females or juveniles in both zones. The number of total active animals per unit area and time was inversely related to the environmental temperature in Teide National Park. In Malpaís de Güimar the higher number of animals was recorded in intermediate temperatures between maximum and minimum ones. The number of observed animals was greater at midday than in the morning in Malpaís de Güimar, but the contrary occurred at Teide N.P. The results support the finding in other species of a higher activity level in males and also suggest a differential activity pattern in relation to environmental temperature in both zones studied.

Key words: observational method, activity, temperature, lizard

Resumen

Se presentan los resultados preliminares de la aplicación del método etológico observacional al estudio de la actividad en lagartos de Tenerife en dos zonas de la isla con características ecológicas diferentes (Malpaís de Güimar y en la periferia del Parque Nacional del Teide) y en dos tramos horarios (mañana y mediodía). Durante transectos elegidos al azar, se contabilizó el número de ejemplares activos de cada sexo y categoría, así como el tipo de pauta de comportamiento que realizaban. En ambas zonas fue siempre mayor el número de ejemplares machos activos que el de hembras o juveniles. El número total de animales

* Correspondencia: E-mail: mlbohorquez@ucatolica.edu.co

** E-Mail: mmolina@ull.es

¹ Este trabajo ha sido posible gracias a la estancia de investigación concedida a M.L.Bohórquez dentro de programa ALE 2002 y 2003 de la Agencia Española de Cooperación con Iberoamérica, a la consejería de Medio Ambiente del Cabildo Insular de Tenerife que concedió el permiso y al apoyo de la Universidad Católica de Colombia.

activos por unidad de área y tiempo estuvo relacionada inversamente con la temperatura ambiental en la zona del P.N. del Teide, mientras que tuvo un máximo a temperaturas intermedias entre los valores máximos en el Malpaís de Güimar. En esta última zona el número de ejemplares observados fue mayor al mediodía que en la mañana, mientras que ocurrió lo contrario en el P.N. del Teide. Estos resultados preliminares apoyan lo encontrado en otras especies respecto al mayor nivel de actividad de los machos. Además, sugieren un patrón diferencial de actividad en relación a la temperatura ambiental en las dos zonas estudiadas.

Palabras claves: método observacional, actividad, temperatura, lagartos.

Los métodos tanto observacionales como experimentales han sido una constante en los estudios etológicos desde los trabajos iniciales de los autores pioneros Niko Tinbergen (1935), Konrad Lorenz (1957) y Karl von Frisch (1954). Aunque aún hoy es común que se asocie la palabra experimentación con situaciones de laboratorio o medios restringidos, ya desde los autores citados se utilizó el método experimental en el medio natural, así como el observacional en medios restringidos. Por ejemplo, Tinbergen et al. (1962) utilizó cáscaras de huevos de gaviota para comprobar experimentalmente que aquellos nidos en que el adulto alejaba las cáscaras vacías después de eclosionar los pollos, tenían una menor probabilidad de ser atacados por depredadores.

Por otra parte los psicólogos llevaban a cabo experimentos de laboratorio, generalmente sobre fenómenos de aprendizaje, a diferencia de los etólogos cuyas investigaciones hacían énfasis en los aspectos innatos (ver Alvarez, 1994, para una introducción a la historia de la Etología y Psicología). Sin embargo, estas "posturas" conflictivas fueron variando, permitiendo un acercamiento de ambos enfoques. Así, para la Etología actual son importantes tanto los estudios donde se realiza observación y

experimentación en el medio natural, como la observación y manipulación experimental en medios controlados (Lehner, 1996); se han incorporado también a las investigaciones etológicas los fenómenos de percepción, procesamiento de información, aprendizaje, etc. Para revisiones actuales de las relaciones entre ambas ciencias ver Colmenares et al. (1996), Dewsbury (1992) y Font et al. (1998).

De forma similar, dentro de la Psicología actual las investigaciones pueden combinar los experimentos de laboratorio con observaciones en condiciones naturales (Balda et al., 1998), e incorporar entre los factores causales del comportamiento el papel de los mecanismos heredados.

La experimentación actual en el comportamiento, desde un punto de vista biológico, sigue implicando tanto procedimientos realizados en el medio natural como en condiciones controladas de laboratorio. No obstante, en distintas ocasiones puede ser necesario realizar un primer acercamiento observacional sobre algún comportamiento particular en el campo y continuar luego el análisis experimental del mismo en cautividad, dada la dificultad que puede entrañar un acercamiento experimental para determinadas pautas de comportamiento en el medio natural. En otras ocasiones, sin embargo,

sólo es posible un acercamiento experimental en el medio natural; por ejemplo, la función del canto de los machos de algunas aves en la delimitación territorial se ha analizado reproduciendo diversos sonidos, entre ellos los propios de la especie, y cuantificando la respuesta frente a los mismos de ejemplares residentes (Krebs, 1977).

Ambos procedimientos son usados en la actualidad, por ejemplo, para el análisis de los procesos implicados en la selección sexual. En el medio natural se establece, inicialmente, mediante un procedimiento observacional, qué machos presentan un mayor éxito de apareamiento y luego, en condiciones controladas de laboratorio, se usa el procedimiento experimental para determinar qué rasgos concretos de los machos son la base de la elección por las hembras (ejemplos en Andersson, 1994). Naturalmente, el proceso se puede realizar en el sentido inverso: aproximación experimental en condiciones controladas primero y confirmación observacional a posteriori.

En el presente trabajo presentamos resultados preliminares de la aplicación del método observacional en el análisis de la actividad y pautas de comportamiento en ejemplares de dos poblaciones de la subespecie de lagarto *Gallotia galloti galloti* de la isla de Tenerife.

Los lagartos del género *Gallotia* (Familia Lacertidae) son endémicos de las Islas Canarias (España). Al ser animales ectotermos, necesitan exponerse a los rayos solares para elevar su temperatura corporal y poder realizar así sus actividades diarias. Su patrón estacional de actividad se inicia en los meses de la primavera del hemisferio norte (marzo-abril), alcanzando un máximo en los meses de mayo a julio. A lo largo de mayo y junio suelen ocurrir los apareamientos y las

primeras crías pueden verse activas a partir de agosto-septiembre. La actividad disminuye en otoño y se reduce entre noviembre y marzo aunque, dadas las temperaturas benignas durante el invierno en las islas, pueden observarse ocasionalmente ejemplares activos en días soleados de estos meses. Durante el día, los individuos pueden iniciar su actividad desde el momento en que inciden los primeros rayos solares en su hábitat (alrededor de las 9h de la mañana, hora local; dos horas menos en hora solar). Una vez alcanzada una temperatura corporal óptima, se desplazan, generalmente entre piedras y vegetación, pudiendo trepar a ciertos arbustos para alimentarse de flores y frutos (Molina-Borja, 1981, 1991). En las horas de mayor calor del mediodía disminuye su actividad pudiendo permanecer a la sombra, dentro de algún agujero entre piedras, o bajo la vegetación.

La actividad de los ectotermos está condicionada por sus procesos termorreguladores y se relaciona con la búsqueda de alimento, evitación de los predadores y las relaciones sociales, principalmente. Está bien documentado que los individuos de diversas especies de lagartos se sitúan sobre determinados sustratos y con determinadas orientaciones, de forma que incrementan la tasa de transferencia de calor a sus cuerpos (Pearson, 1977). Ello contribuye a que, sobre todo después de las primeras horas de la mañana, se incremente su temperatura corporal rápidamente y puedan desempeñar de forma óptima sus actividades en el hábitat (Huey y Stevenson, 1979; Bauwens et. al., 1996; Castilla et al., 1999). Este aspecto es de gran importancia en la ecología y comportamiento de estos ectotermos, habiéndose comprobado que la temperatura corporal afecta de forma diferente a distintas

actividades de los animales (Angilletta et al. 2002).

Animales de distinto sexo y tamaño corporal pueden tener diferentes requerimientos termorreguladores y, por otro lado, niveles variables de actividad social estacional. Por otra parte, zonas con distintas características ecológicas pueden influir en forma diferencial sobre la actividad de los animales. Por consiguiente, como resultado de observaciones previas de campo y de experimentos recientes en el laboratorio, formulamos la hipótesis de que quizás hubiera una actividad diferencial de los distintos sexos o clases de edad en diferentes zonas y momentos del día.

El objetivo principal del presente estudio fue determinar si existe un nivel variable de actividad y/o pautas comportamentales distintas en ambos sexos y clases de edad, en diferentes tramos horarios y en dos zonas de la isla con características ecológicas diversas. Específicamente se pretendió responder a las siguientes preguntas: a) ¿Influye la temperatura ambiental en el número de ejemplares activos dentro de cada zona?; b) ¿Difiere el número de ejemplares activos entre las dos zonas, dentro de cada tramo horario?; c) ¿Difiere el número observado de individuos activos de cada clase con respecto al esperado al azar dentro de cada zona y tramo horario?; d) ¿Difieren las pautas de comportamiento mostradas por ambos sexos?

MÉTODO

Sujetos

La subespecie que es objeto de nuestro estudio, *G. g. galloti* está distribuida tanto en el centro como en el sur de la isla de Tenerife (véase Figura 1), mientras que *G.*

g. eisentrauti, otra subespecie del mismo lagarto, vive en la banda norte de la isla.

Los machos de la subespecie estudiada son de mayor talla corporal y más coloridos que las hembras, presentando un color corporal general marrón oscuro con una serie de ocelos laterales y latero-ventrales azules en los costados del cuerpo (véase Figura 2) (Molina-Borja et al., 1997); las hembras tienen un patrón de coloración más moteado, pudiendo presentar dos líneas dorsales más claras. Durante la época de celo, los machos se desplazan por amplias áreas (área doméstica máxima alrededor de 90 m²) que pueden solaparse con las de otros machos; durante estos recorridos suelen enfrentarse a otros machos adultos que encuentren y cortejar a las hembras adultas (Molina-Borja, 1985).

Zonas de estudio

El estudio se realizó en dos zonas de la isla de Tenerife (Islas Canarias, España), el Malpaís de Güimar (espacio natural protegido, en el sureste de la isla y situado prácticamente a nivel del mar) y en la periferia del Parque Nacional del Teide (centro de la isla, alrededor de 2000 m.s.n.m.). La vegetación de ambas zonas difiere debido a su muy diferente altitud sobre el nivel del mar. La zona baja del Malpaís de Güimar tiene como especies vegetales características al cardón (*Euphorbia canariensis*), el balo (*Plocama pendula*), la tabaiba dulce (*Euphorbia balsamifera*), el cornical (*Periploca laevigata*), típicas de las zonas costeras del sur de la isla. Por otra parte, la zona alta de la periferia del Parque Nacional del Teide, tiene como especies vegetales principales: la retama (*Retama monosperma*), la pajonera (*Descourainia bourgeana*), el codeso (*Adenocarpus*), la tonática (*Nepeta*

teydea) el alhelí (*Erysimum scoparium*) y el rosalillo de cumbre (*Pterocephallus lasiospermus*). Dada la diferente altitud sobre el nivel del mar de las dos zonas, la exposición a los rayos UV siempre es mayor

en el P.N. del Teide que en el Malpaís de Güümar y la variación anual de temperaturas es distinta en cada zona (Pérez González & Morales Matos, 2000).

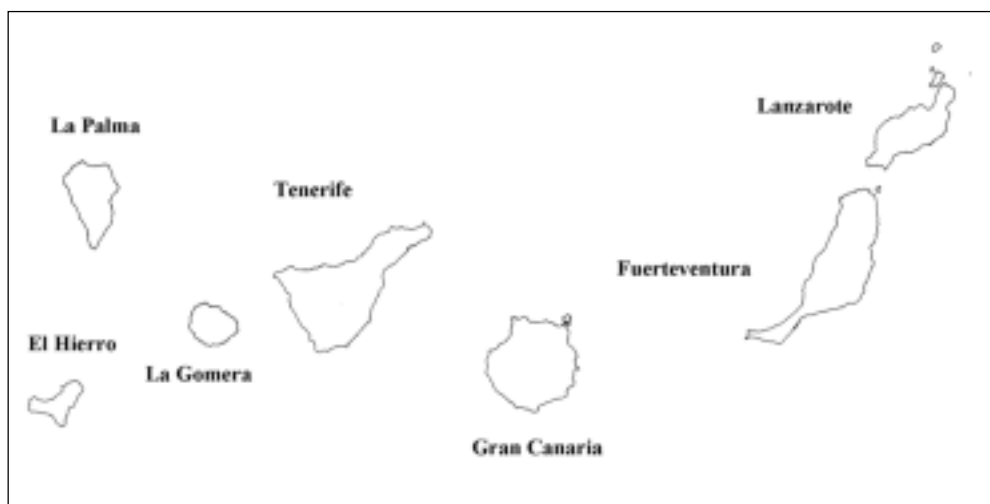


Figura 1. Dibujo de las Islas Canarias mostrando las zonas de estudio en Tenerife (1: Parque Nacional del Teide; 2: Malpaís de Güümar).



Figura 2. Ejemplar macho de la especie *Gallotia galloti galloti*, exhibiendo la pauta de “soleamiento” en una zona del Parque Nacional del Teide.

Instrumentos

1. Ficha de registro de datos de los animales observados, en la que se anotaban la fecha, temperaturas máxima y mínima a nivel del suelo, hora de observación, clase de cada individuo (macho, hembra o adulto) detectado al recorrer el transecto y localización (al sol o a la sombra) y pauta de comportamiento que estaba realizando en el momento de observarlo.

2. Termómetro digital (Pro-basic) con sensor externo para registrar la temperatura en un lugar soleado y en otro a la sombra de cada transecto.

Procedimiento de registro

En cada una de las zonas se efectuaron 20 transectos diferentes de entre 50 y 100 m de largo en direcciones elegidas al azar. Se contabilizaron los ejemplares que se veían a lo largo de los mismos así como a 2.5 m como máximo a ambos lados de la línea central del transecto. Se contabilizan sólo los ejemplares que se localizaban a una distancia de más de 5 m del observador al objeto de evitar la interferencia con el comportamiento de los lagartos. Las áreas totales de los transectos estuvieron comprendidas entre los 300 y los 500 m². Los transectos se realizaron entre los meses de mayo y julio de 2002 y en dos horarios distintos, uno de mañana, entre 10:00 y 10:30 h y otro en el mediodía, entre 12:30 y 13:00 h. Se calcularon las densidades de individuos dividiendo el número de ejemplares observados a lo largo de cada transecto por la superficie del mismo y el tiempo tardado en realizarlo.

Al principio y al final de cada transecto se midieron las temperaturas a nivel del suelo, tanto al sol como a la sombra. Durante cada transecto se anotó el tipo de

ejemplar que se veía: macho o hembra adultos, juveniles o crías en base a criterios de tamaño y coloración. Se anotó también la hora de la observación, si el animal estaba al sol o a la sombra, si existían otros ejemplares en las cercanías, la pauta de comportamiento que realizaba el animal en el momento de observarlo y el tipo de sustrato (piedra, tierra, o vegetación) sobre el que estaba. Las pautas de comportamiento registradas se basaron en el etograma previamente publicado para la especie (Molina-Borja, 1981, 1987).

Análisis estadísticos

Los datos fueron introducidos en ficheros de ordenador y analizados con tests estadísticos del paquete SPSS 9.0. Las distribuciones observadas del número de individuos de cada sexo y clase de edad dentro de cada tramo horario y zona estudiada se compararon con las distribuciones esperadas al azar mediante prueba de Chi cuadrado, utilizando un nivel de probabilidad de 0.05. Se usaron tablas de contingencia con el mismo nivel de probabilidad para realizar comparaciones de valores observados y esperados entre sexos y poblaciones o sexos y horario de observación. Para comparar el número de individuos observados por unidad de tiempo entre las dos zonas y considerando la hora del transecto se utilizó un análisis de varianza de dos factores.

RESULTADOS

Temperaturas y número de individuos

El rango de temperaturas a nivel del sustrato estuvo entre 27 y 42 °C en el Malpaís de Güimar y entre 28 y 54 °C en el Parque Nacional del Teide. Fueron

significativamente más altas a mediodía en el P. N. del Teide que en el Malpaís de Güimar (véase Figura 3).

El número de individuos activos por unidad de tiempo disminuyó progresivamente

con el incremento de temperatura entre 28 y 54 °C en el P.N. Teide, y entre 33 y 48° C en el M. Güimar; sin embargo la actividad fue más reducida por debajo de los 30 ° C en esta última zona (véase Figuras 4 a y b).

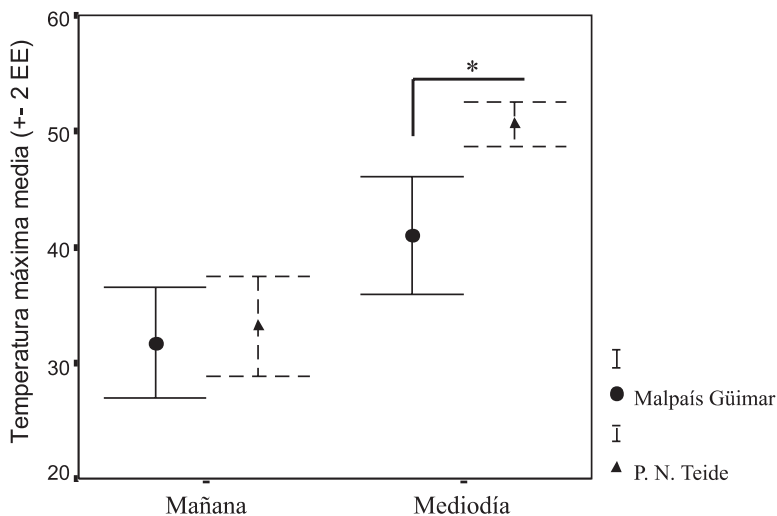


Figura 3. Temperatura máxima media a distintas horas del día en las dos zonas estudiadas.
*: diferencia significativa ($p < 0.05$)

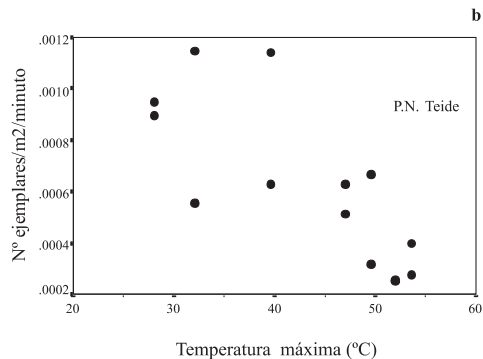
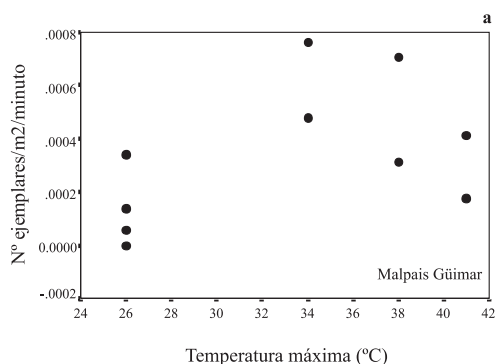


Figura 4a y 4b.

Densidades de lagartos en las dos zonas

El número de individuos observados por m² y por minuto varió significativamente con la zona (mayor en el Parque Nacional del Teide que en el Malpaís de Güimar, $F_{1,26} = 8.79$, $p=0.007$), pero no con la hora del transecto ($F_{1,26}=2,75$, $p= 0.11$), aunque la interacción entre ambos factores tuvo un efecto significativo sobre la densidad de individuos ($F_{1,26} = 12.73$, $p= 0.002$).

El número de individuos machos adultos observados fue siempre mayor que el de hembras adultas o juveniles en ambos tramos horarios y zonas. Por otra parte, mientras que el número de individuos de cualquier clase fue mayor al mediodía que en la mañana en el M. Güimar, ocurrió lo contrario en el P.N. del Teide (véase Figura 5).

El número observado de individuos de cada clase fue significativamente diferente del esperado al azar dentro de cada tramo horario y tanto en la zona del Malpaís de Güimar ($X^2 = 25.0$, $g.l.=2$, $p<0.001$, y $X^2 = 18.6$, $g.l.=2$, $p<0.001$, para la mañana y el mediodía, respectivamente) como en el P.N. del Teide ($X^2 = 28.7$, $g.l.=2$, $p<0.001$ y $X^2 =$

10.9, $g.l.=2$, $p=0.004$, para la mañana y el mediodía, respectivamente) (véase Figura 5).

Finalmente, en el P.N. del Teide hubo un número significativamente mayor de individuos machos y hembras expuestos al sol en la mañana que los que lo estuvieron al mediodía (machos: $X^2 = 4.98$, $g.l.=1$, $p=0.02$; hembras: $X^2 = 6.88$, $g.l.=1$, $p=0.009$). Un patrón contrario se observó en los ejemplares del Malpaís de Güimar (véase Figuras 6 a y b).

Pautas de comportamiento

Las pautas de comportamiento que se observaron más frecuentemente fueron las de “Quieto” (apoyado sobre el sustrato con cuello y cabeza elevados), “Locomoción” (desplazamiento sobre el sustrato), alimentación (morder hojas y flores) y “pataleo” (movimiento alternado de una o las dos patas anteriores sobre el sustrato).

Al ser los machos adultos los ejemplares más frecuentemente observados, son más frecuentes las observaciones de pautas de comportamiento en estos ejemplares (véase Figura 7). Al comparar el número de ocu-

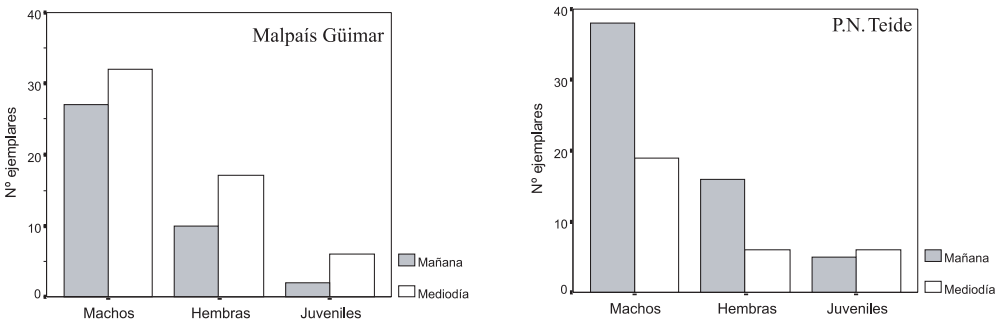


Figura 5. Número de ejemplares de cada clase observados en el horario de mañana y mediodía de las dos zonas muestreadas.

rrencias de algunas pautas como “locomoción”, se detectaron diferencias significativas entre valores observados y esperados

en las distintas categorías de ejemplares en el Malpaís de Güimar ($X^2 = 21.4$, g.l.=2, $p < 0.001$), pero no así en las del P.N. del Teide.

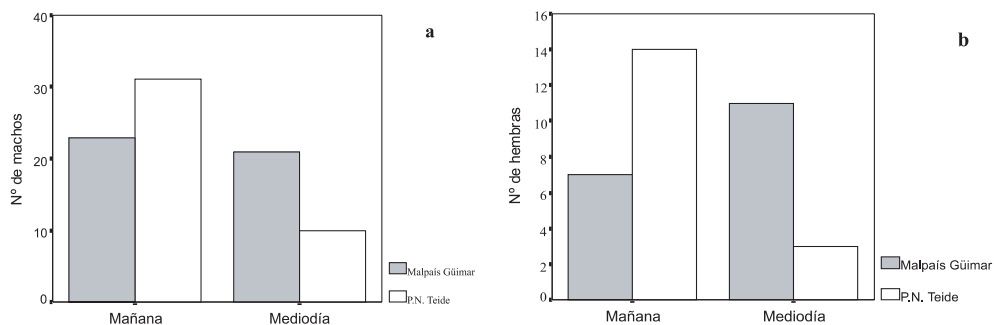


Figura 6. Número de machos y de hembras adultos (a y b, respectivamente) que se observaron expuestos al sol en el horario de mañana y mediodía en cada una de las zonas.

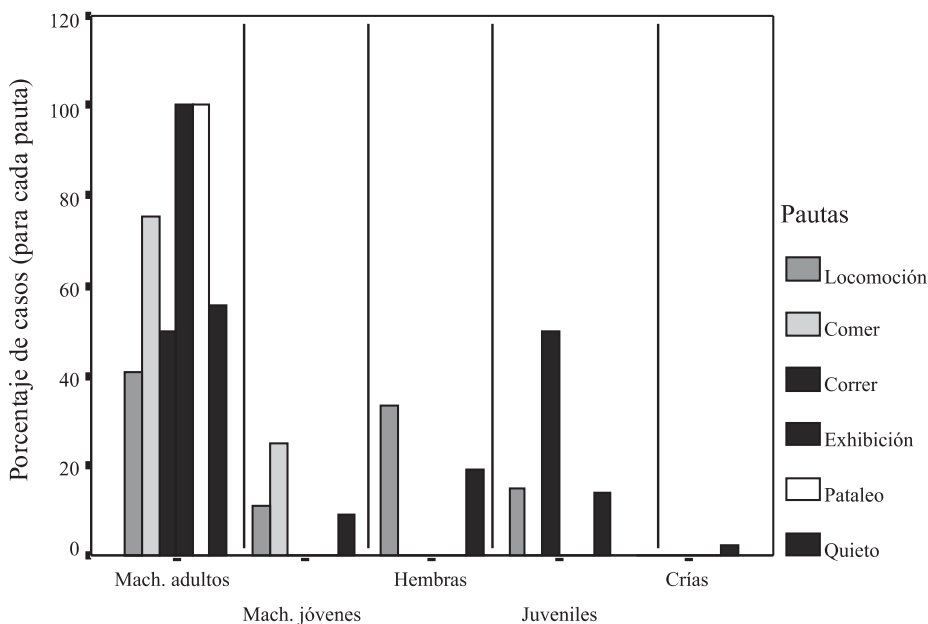


Figura 7.

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos ilustran la utilidad del método observacional para la obtención de datos sobre la densidad y las actividades de los lagartos en ambas zonas de muestreo.

Densidad de individuos

Así por ejemplo, han mostrado que existe una mayor densidad de individuos en el P.N. del Teide que en el Malpaís de Güimar. Este resultado es inesperado, teniendo en cuenta las condiciones climatológicas más drásticas de la zona alta de la isla que las de la zona baja, por ejemplo menores temperaturas medias anuales, duración menor del periodo estacional adecuado para la actividad, reproducción, etc. Díaz (1997) obtuvo un resultado similar en un trabajo preliminar sobre el lagarto *Psammodromus algirus* en la península Ibérica al comparar una zona de montaña y una baja. Por lo tanto, parece que la limitación climatológica no es el condicionante principal para la densidad de lagartos en poblaciones de diferentes zonas. Otros factores como recursos alimenticios y/o nivel de depredación deben jugar también un papel importante, pero se desconoce actualmente su influencia en las zonas analizadas.

Relación con la temperatura ambiental

Existió una relación clara entre el número total de ejemplares observados en ambos tramos horarios y las temperaturas ambientales, concretamente un menor número de individuos con las temperaturas más altas del mediodía en la zona del P.N. del Teide y en las más bajas de la mañana en el Malpaís de Güimar. En la primera zona, el menor número de individuos detectados

seguramente se debe a la evitación de las temperaturas bastante altas del sustrato (hasta 54 °C) al sol. Está ampliamente documentada en otras especies el ajuste de la actividad de lagartos a rangos de temperaturas ambientales que sean adecuados para alcanzar temperaturas corporales óptimas para el desempeño del comportamiento (Huey, 1982; Van Damme et al., 1987), evitando estrés térmico que pueda comprometer la supervivencia de los individuos.

¿Actividad diferencial de los sexos?

Por otra parte, el número observado de individuos de cada clase fue significativamente distinto del esperado al azar en ambas horas de muestreo, siendo los machos adultos los que se observaron con mayor frecuencia. Este resultado puede interpretarse como resultante de una mayor tasa de actividad de los machos con respecto a hembras y juveniles, lo que se ha observado también en otras especies de lagartos (Stamps, 1983; Kingsbury, 1989; Nicholson & Spellerberg, 1989); sin embargo, también podría interpretarse como la consecuencia de una menor tasa de actividad y/o exposición en lugares abiertos de las hembras y juveniles, o de una menor proporción de estos individuos en la población. Aunque no se conoce actualmente la proporción de individuos de cada sexo en las dos zonas estudiadas, datos no publicados (observaciones personales) de capturas en trampas cebadas muestran un número similar de individuos machos y hembras adultos. Observaciones preliminares han mostrado que, durante la época reproductora estacional, los machos recorren sus áreas de campeo (home range) de forma que incrementan las probabilidades de encontrar hembras (Molina-Borja, 1985), lo que es común en

muchas otras especies de lagartos (Ruby, 1981).

Pautas de comportamiento

Las observaciones del comportamiento expresado por los ejemplares mostraron de nuevo que fueron los machos los que manifestaron una mayor actividad exploratoria, al desplazarse por el medio con mayor frecuencia que otras clases de ejemplares, siendo este resultado común a muchas especies de lagartos (Ruby, 1981; Nicholson & Spellerberg, 1989). Aunque ocasionalmente fueron detectadas actividades de alimentación, agresividad entre ejemplares o cortejo, dada la escasez de datos para dichas pautas no es posible actualmente establecer conclusión alguna al respecto.

REFERENCIAS

- Alvarez, F. (1994). Una historia de la etología. En J. Carranza (ed.). *Etología, introducción a la ciencia del comportamiento*. (pp. 25-38) Cáceres: Servicio de Publicaciones Universidad de Extremadura.
- Andersson, M. (1994). *Sexual selection*. Princeton: Princeton University Press.
- Angilletta, M. J., Hill, T. & Robson, M. A. (2002). Is physiological performance optimized by thermoregulatory behavior?: a case study of the eastern fence lizard, *Sceloporus undulatus*. *Journal of Thermal Biology*, 27, 199-204.
- Arnold, E. N. (1973): Relationships of the paleartic lizards assigned to the genera *Lacerta*, *Algyroides* and *Psammotromus*. *Bulletin of the British Museum. (Natural History) Zool*, 25, 289-366.
- Arnold, E. N. (1989): Towards a phylogeny and biogeography of the Lacertidae: relationships within an old-world family of lizards derived from morphology. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Zoology*, 55, 209-257.
- Barnett, S (1975). *The rat: a study in Behavior*. Chicago y Lóndres: The University of Chicago Press.
- Bauwens, D., Hertz, P.E. & Castilla, A. (1996). Thermoregulation in a lacertid lizard: the relative contributions of distinct behavioral mechanisms. *Ecology* 77, 1818-1830.
- Castilla, A. M., Van Damme, R., & Bauwens, D. (1999). Field body temperatures, mechanisms of thermoregulation and evolution of thermal characteristics in lacertid lizards. *Natura Croatica*, 8, 253-274.
- Colmenares, F. (Ed.) (1996). *Etología, psicología comparada y comportamiento animal*. Madrid: Editorial Síntesis.
- Dewsbury, D.A. (1992). Comparative psychology and ethology: a reassessment. *American Psychologist* 47, 208-215.
- Díaz, J.A., Díaz-Uriarte, R., Rodríguez, A. (1996). Influence of behavioral thermoregulation on the use of vertical surfaces by iberian wall lizards *Podarcis hispanica*. *Journal of Herpetology*, 30, 548-552.
- Díaz, J.A. (1997). Ecological correlates of the thermal quality of an ectotherm's habitat: a comparison between two temperate lizard populations. *Functional Ecology*, 11, 9-89.
- Fernandes, C. & Files, S. (1996). The influence of open arm ledges and maze experience in the elevated plus – maze. *Pharmacology, Biochemistry and Behavior*, 54, 31-40.
- Font, E., Colmenares, F. & Guillén-Salazar, F. (1998). El lugar de la etología en las ciencias del comportamiento: un debate inacabado. *Revista de Psicología General y Aplicada*, 51, 55-83.
- García Casanova, J. & Rodríguez Delgado, O. (1993). *El espacio natural del malpais de Güimar*. Editorial Benchomo. La Laguna – Tenerife – Islas Canarias.
- Huey, R.B. (1982). Temperature, physiology, and the ecology of reptiles. En Gans, C., Pough, F.H. (eds.) *Biology of the Reptilia*, (Vol. 12 pp 25-91). London: Academic Press.

- Huey, R. B. & Stevenson, R. D. (1979). Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: a discussion of approaches. *American Zoologist*, 19, 357-366.
- Kingsbury, B.A. (1989). Factors influencing activity in *Coleonyx variegatus*. *Journal of Herpetology*, 23, 399-404.
- Krebs, J.R. (1977). The significance of song repertoires: the Beau Geste hypothesis. *Animal Behaviour*, 25, 475-478.
- Lehner, P. (1996). *Handbook of ethological methods*. Cambridge. University Press.
- Lorenz, K. (1957). *Methoden der verhaltensforschung. Kükenthal: Handbuch der Zoologie*, 8, 1-22.
- Molina Borja, M. (1981). Etograma del lagarto de Tenerife, *Gallotia galloti* Doñana. *Acta Vertebrata*, 8, 43-78.
- Molina Borja, M. (1985). Spatial and temporal behaviour of *Gallotia galloti* in a natural population of Tenerife. *Bonner zoologische Beiträge*, 36, 541-552.
- Molina Borja, M. (1991). Notes on alimentary habits and spatial-temporal distribution of eating behaviour patterns in a natural population of lizards (*Gallotia galloti*). *Vieraea*, 20, 1-9.
- Molina-Borja, M., Padrón-Fumero, M. & Alfonso-Martín, M. T. (1997). Intrapopulation variability in morphology, coloration and body size in two races of the Tenerife lizard, *Gallotia galloti*. *Journal of Herpetology*, 31, 499-507.
- Molina-Borja, M.; Padrón-Fumero, M. & Alfonso-Martín, T. (1998). Morphological and behavioural traits affecting the intensity and outcome of male contests in *Gallotia galloti* (Family Lacertidae). *Ethology*, 104, 314-322.
- Morales Matos, G. & Pérez González, R. (2000). *Gran atlas temático de Canarias*. Arafo – Tenerife. Islas Canarias: Editorial Interinsular Canaria.
- Nicholson, A.M. & Spellerberg, I.F. (1989). Activity and home range of the lizard *Lacerta agilis* L. *Herpetological Journal*, 1, 362-365.
- Pearson, O. (1977). The effect of substrate and of skin color on thermoregulation of a lizard. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 58A, 353-358.
- Pough, F.H. (2001). *Herpetology*. New Jersey: Prentice Hall.
- Ruby, D.E. (1981). Phenotypic correlates of male reproductive success in the lizard *Sceloporus jarrovi*. En R.D. Alexander & D.W. Tinkle (Eds.). *Natural selection and social behaviour*, (pp. 96-107). New York: Chiron Press.
- Stamps, J.A. (1983). Sexual selection, sexual dimorphism and territoriality. En R.B. Huey, E.R. Pianka & T.W. Schoener (Eds.), *Lizard ecology. studies of a model organism*, (pp. 169-204). Cambridge: Harvard University Press.
- Tinbergen, N. (1935). Über die orientierung des bienewolfes ii: die bienenjagd. *Zeitschrift vergleichende physiologie*, 21, 699-716.
- Tinbergen, N., Broekhuysen, G.J., Feekes, F., Houghton, J.C. W., Kruuk, H., & Szulc, E. (1962). Egg-shell removal by the black-headed gull *Larus ridibundus* L. A behaviour component of camouflage. *Behaviour*, 19, 74-118.
- Van Damme, R., Bauwens, D., Castilla, A.M. & Verheyen, R.F. (1989). Altitudinal variation of the thermal biology and running performance in the lizard *Podarcis tiliguerta*. *Oecologia* 80, 516-524.
- Von Frisch, K. (1954). *The dancing bees*. Londres: Methuen.

Recibido, junio 15/2003

Revisión recibida, julio 7/2003

Aceptado, julio 17/2003