

# Capítulo 29: EVOLUCIÓN DE ESTRATEGIAS ANTIDEPREDATORIAS EN REPTILES

**José Martín**

DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA EVOLUTIVA, MUSEO NACIONAL DE CIENCIAS NATURALES, C.S.I.C.  
*José Gutiérrez Abascal 2, 28006-Madrid. E-mail: [Jose.Martin@mncn.csic.es](mailto:Jose.Martin@mncn.csic.es)*

El riesgo de depredación puede ser considerado como una de las fuerzas selectivas más influyentes. La necesidad de evitar ser depredado mientras se atiende a otras actividades ha favorecido la evolución de una variedad de estrategias antidepredatorias. Existe además una gran flexibilidad de comportamientos antidepredatorios dentro de las mismas poblaciones que, además de con la habilidad de cada individuo, puede estar relacionado con la capacidad de estimar los niveles de riesgo de depredación. Escapar corriendo de un depredador es una táctica antidepredatoria común entre muchos animales. La decisión de cuándo y cómo escapar es crucial, y es de esperar que haya sido optimizada por la selección natural, teniendo en cuenta que el huir tiene, aparte de los beneficios obvios de escapar, una serie de costes, por lo que existiría una distancia óptima de huida entre el depredador y la presa. Las observaciones y experimentos realizados en reptiles se ajustan a las predicciones: si se incrementan los costes de huida, la distancia de huida disminuye, mientras que si se incrementa el riesgo de ser capturado la distancia de huida aumenta. Además, una serie de estudios apoyan la idea de que algunos reptiles son capaces de señalar a los depredadores que han sido detectados e indicar su habilidad para escapar y su condición física. Por otra parte, numerosos saurios son capaces de desprenderse voluntariamente de su cola cuando son atrapados por un depredador. Sin embargo, los costes asociados al periodo de regeneración pueden reducir la eficacia biológica de un individuo. El estudio de la ecología y comportamiento de los individuos que han perdido la cola proporciona una oportunidad de analizar si son capaces de modificar su comportamiento con flexibilidad para compensar los costes asociados al periodo de regeneración de la cola.

## **El riesgo de depredación como fuerza selectiva**

La depredación en sentido amplio afecta a todos los organismos vivos. Estos requieren energía para su mantenimiento, crecimiento y reproducción, y esta energía la obtienen mediante la degradación de los componentes químicos de los cuerpos de otros organismos que por tanto se encuentran bajo el riesgo de ser depredados. Este flujo de energía es una característica común de todos los ecosistemas y el escenario donde actúa el riesgo de depredación. Es decir, todos los organismos se enfrentan a limitaciones y oportunidades que se encuentran relacionadas con la depredación. En este contexto, el riesgo de depredación ha sido considerado desde hace tiempo como la mayor fuerza selectiva para la evolución de algunas características morfológicas y del comportamiento de los animales (Sih 1987). Muchos organismos viven en un conflicto permanente entre diferentes demandas ecológicas, y deben optimizar la búsqueda del alimento y la reproducción, al mismo tiempo que evitan ser atacados por un depredador. Por lo tanto, la depredación debe de ser una fuerza selectiva muy fuerte para que evolucionen adaptaciones que minimicen el riesgo de ser depredado mientras se atiende a otras actividades (Ydenberg y Dill 1986, Lima y Dill 1990, Lima 1998).

## **Estrategias antidepredatorias en reptiles**

La depredación ha sido reconocida como una de las causas de mayor mortalidad para muchos reptiles (Martín y López 1990, 1996a, Wilson 1991), pero el impacto de los depredadores ha sido ignorado en la mayoría de los estudios sobre ecología y comportamiento de estos vertebrados. Sin embargo, el riesgo de depredación es un factor esencial para una comprensión completa de la ecología, comportamiento y evolución de los reptiles. Los saurios en particular utilizan una variedad de tácticas para evitar la depredación que van desde la cripsis, pasando por elaboradas estrategias de escape, y como última medida la pérdida de la cola (Arnold 1988, Greene 1988). El estudio de los mecanismos antidepredatorios de los reptiles puede contribuir al avance de la biología evolutiva (Greene 1988). Los reptiles, además, comprenden un grupo de organismos lo suficientemente grande y diverso como para que su estudio permita establecer teorías generales y comprender los límites de la generalidad.

### ***Decisiones sobre cuándo iniciar la huida***

Escapar corriendo de un depredador es una táctica antidepredatoria común entre muchos organismos, pero la decisión de cuándo y cómo escapar es crucial para los

animales. La razón de esta importancia radica en que cualquier fallo en esta decisión resulta en la muerte del individuo, lo que anula sus posibilidades de reproducción futura. Por eso hay una fuerte presión selectiva a favor de los individuos que son capaces de escapar con éxito de un depredador. Sin embargo, la selección natural favorece a los individuos que además de minimizar su riesgo de mortalidad, son capaces de atender simultáneamente y de forma satisfactoria otras demandas (Sih 1987, Lima y Dill 1990, Endler 1991, Lima 1998).

Para huir, un animal tiene que interrumpir lo que está haciendo, por ejemplo tiene que dejar de alimentarse, termorregular, o defender un territorio. Además, los depredadores no tienen por qué atacar siempre a todas las presas que encuentran. Así que una huida precipitada podría ser innecesaria y costosa, incluso podría llamar la atención del depredador y provocar el ataque. Es decir, el huir tiene, aparte de los beneficios obvios de escapar, una serie de costes. Por tanto, sería de esperar que la selección natural haya tendido a que se optimice la decisión de en qué momento escapar cuando se aproxima un depredador. Ydenberg y Dill (1986) han modelizado cómo deberían los individuos evaluar los costes y beneficios de la huida para decidir cuándo escapar. Frente a un depredador que se aproxima gradualmente, la presa debería elegir huir cuando el coste de huida es menor que el de permanecer sin huir. De modo que, en cada situación, existiría una distancia óptima de huida entre el depredador y la presa. Si se incrementan los costes de huida, la distancia disminuye (la presa debería huir más tarde). Mientras que si se incrementa el riesgo de ser capturado la distancia aumenta (la presa debería huir antes). Este modelo asume, pues, que los animales son capaces de estimar el nivel de riesgo de depredación en el ambiente en cada momento.

La respuesta de escape se mide generalmente como la distancia a la que un observador humano puede aproximarse a la presa antes de que inicie la huida (distancia de huida o de aproximación). Vamos a analizar si las observaciones y experimentos realizados en reptiles se ajustan a las predicciones derivadas de este modelo, y por tanto apoyan la hipótesis de una optimización de las decisiones de escape.

*La distancia de huida debe disminuir cuando los costes aumentan.*

Los reptiles son animales ectotermos que regulan su temperatura corporal a través del intercambio térmico con el medio. El mantenimiento de una temperatura corporal óptima es esencial para maximizar numerosos procesos fisiológicos como la digestión o la maduración de gametos, así como para maximizar comportamientos tan importantes como la velocidad de carrera o la eficacia en la búsqueda del alimento (Huey 1982). El tiempo pasado a temperaturas favorables se maximiza a través de una cuidadosa selección de pautas de comportamiento termorregulador. Sin embargo, cuando una lagartija huye deja de

termorregular eficazmente, y además si se esconde en un refugio situado en la sombra (una grieta en una roca, por ejemplo), su temperatura corporal empezará a disminuir por debajo de niveles favorables. Esto es importante ya que un incremento en el uso de refugios con condiciones desfavorables puede afectar negativamente a la condición corporal de las lagartijas (Martín y López 1999a). Por lo tanto, la decisión sobre el tiempo pasado dentro de un refugio depende del nivel de riesgo de depredación y del estado térmico del individuo y del refugio (Martín y López 1999b, 2001a).

La pérdida de oportunidades para termorregular y los costes fisiológicos previsibles de uso de refugios pueden ser considerados uno de los costes de la huida más importantes para un reptil. En este contexto y de acuerdo con la predicción del modelo, la decisión de huir y esconderse de la lagartija serrana (*Lacerta monticola*) está también determinada por el estado térmico interno del individuo, y por la temperatura del posible refugio (Martín y López 2000a). Los individuos huyen más tarde (distancia de huida menor) cuando la tasa de calentamiento en el exterior es más alta (se calientan más deprisa y por tanto tienen más que perder por huir), y también cuando la tasa de enfriamiento en el refugio es más alta (la temperatura corporal disminuirá más rápidamente) y por tanto el coste de uso del refugio es mayor. Una tasa de calentamiento más alta podría indicar que el individuo tiene una temperatura corporal mayor y por tanto una velocidad de carrera asociada mayor. Sin embargo, en este caso la temperatura corporal *per se* no influye en la decisión de escape, que más bien depende de la posibilidad de alcanzar rápidamente, y por tanto mantener con bajo coste, esta temperatura. Esto sería similar a lo que le ocurriría a un animal que tuviera que interrumpir su tasa de ingestión de alimento por huir a un refugio.

Otro coste de la huida tiene que ver con la pérdida de oportunidades para la reproducción. Un macho reproductor que huya a esconderse puede ser incapaz de defender su territorio. La presencia de un intruso en su territorio en el pasado reciente incrementa los costes de la huida porque existe un incremento en la probabilidad de intrusiones futuras. Así, los machos del iguánido *Tropidurus hispidus* huyeron más tarde cuando el depredador atacaba inmediatamente después de un encuentro agonístico entre machos, que cuando el encuentro había tenido lugar hace más tiempo (Díaz-Uriarte 1999). Por otra parte, el huir puede suponer el abandono de una hembra a la que el macho estuviera cortejando o custodiando, lo que podría permitir la cópula a otros machos. Por ejemplo, en la lagartija colilarga (*Psammotromus algirus*), la distancia de huida de los machos que están guardando hembras es menor que la de los machos solitarios (Martín y López 1999c). En un experimento similar con el escíncido *Eumeces laticeps*, los machos que custodiaban hembras también iniciaron la huida más tarde que los machos solitarios. Sin embargo, después de la introducción experimental de una nueva hembra en su territorio, los machos que antes estaban solitarios disminuyeron su distancia de hui-

da (Cooper 1999). Estos trabajos sugieren que los machos aceptaron un incremento en el riesgo de depredación (menores distancias de huida) cuando los beneficios esperados para la reproducción aumentaban.

*La distancia de huida debe incrementarse cuando aumenta el riesgo de ser capturado*

En muchos animales se ha encontrado que cuando la distancia al refugio es mayor se incrementa la distancia de huida (Dill y Houtman 1989). Sin embargo, desde el punto de vista de la presa, el parámetro crítico sería realmente el tiempo necesario para llegar al refugio más que la distancia *per se*. De modo que una presa que se mueva más despacio debería tener distancias de huida mayores que los individuos más rápidos. Así, la lagartija serrana modula su respuesta antidepredatoria en función de la temperatura, dado que ésta determina a su vez la velocidad de carrera. La velocidad es máxima con un valor óptimo de temperatura corporal, disminuyendo a temperaturas más bajas. Los individuos disminuyen el riesgo de depredación soleándose más cerca del refugio cuando la temperatura es menor (Carrascal *et al.* 1992). Esto les permite disminuir el tiempo necesario para alcanzar corriendo un refugio, maximizando por otra parte la duración de los soleamientos. En otros casos, la temperatura corporal influye directamente en la decisión de escape. Por ejemplo, las lagartijas del género *Anolis* tienen distancias de huida mayores cuando su temperatura corporal es más baja, para compensar una velocidad de escape menor (Rand 1964). Aunque esta tendencia no es general, y en otras especies de reptiles la disminución de la capacidad de correr, debido a una temperatura corporal baja, puede hacer que huyan más tarde debido a que adoptan estrategias alternativas a la huida, como una defensa activa (Hertz *et al.* 1982) o la cripsis (Layne y Ford 1984, para una serpiente).

La estructura del hábitat puede también influir sobre la probabilidad de ser capturado (costes de permanecer sin huir) y por tanto en la decisión de escapar. Este hecho está relacionado con el riesgo de depredación percibido por los individuos en un microhábitat determinado. En las poblaciones de la lagartija colilarga (*Psammotromus algirus*) que ocupan matorrales caducifolios de roble melojo (*Quercus pyrenaica*), la estructura del hábitat cambia estacionalmente debido a la presencia-ausencia de hojas. Esta variación influye sobre los patrones de selección de los microhábitats más seguros frente a los depredadores (Martín y López 1998), pero también en las decisiones de escape (Martín y López 1995a). Durante el verano, cuando las hojas proporcionan una mayor cobertura y protección, disminuyendo el riesgo de depredación, las lagartijas escapan más tarde y huyen a refugios más cercanos que al comienzo de la primavera, cuando los arbustos no tienen hojas. Además, las lagartijas se encuentran más cerca de refugios potenciales en primavera, pero sin embargo huyen a refugios similares pero que se encuentran más lejos de los disponibles. El mismo efecto ocurre dentro de una misma estación cuando los individuos están en microhábitats con mayor cobertura de ve-

getación (Martín y López 2000b). Las decisiones de escape de esta lagartija están basadas en lo conspicuos que sean los individuos y en la seguridad del tipo de refugio utilizado, más que en la distancia al refugio *per se*. Los individuos empiezan a huir antes en microhábitats donde son más visibles a un depredador potencial o cuando el refugio a ocupar es menos seguro.

En la lagartija colilarga, los machos dominantes exhiben en las cabezas una coloración de celo anaranjada muy conspicua que sirve para señalar el estatus frente a los machos más jóvenes que no presentan coloración (Martín y Forsman 1999, ver Capítulo 11). La selección sexual (ver Capítulo 13) favorece la existencia de esta coloración en los machos. Sin embargo, la depredación podría estar impidiendo la evolución de ornamentos más elaborados, ya que a medida que la coloración se hace más conspicua, los machos serían más fáciles de detectar y se enfrentarían a un riesgo de depredación mayor (Andersson 1994). Así, existen presiones selectivas contrarias, unas favorecidas por la selección sexual, y otras por la selección natural (ver Capítulo 28). La señal favorece el éxito de emparejamiento pero afecta a las posibilidades de supervivencia del individuo, por tanto podría ser seleccionada en contra si los individuos no fueran capaces de compensar el aumento en el riesgo de depredación (Zuk y Kolluru 1998). De hecho, esta hipótesis ha sido empleada para explicar la existencia de especies similares pero que no exhiben ningún tipo de coloración nupcial (Wiens 1999, Martín y López 2001b). Sin embargo, en el caso de los machos de lagartija colilarga con coloración de celo, parece que son capaces de compensar este incremento en el riesgo de depredación con una modificación de sus distancias de huida. Los machos con coloración huyen antes (distancia de huida mayor) de un depredador, que los machos que no tienen coloración (Martín y López 1999c). La posibilidad de realizar esta estrategia antidepredatoria simple puede contribuir en parte al mantenimiento de la coloración nupcial en esta especie de lagartija.

*La distancia de huida cambia según la efectividad de otros sistemas de defensa alternativos*

La cripsis es una estrategia alternativa de defensa en la que el patrón de coloración de la presa se asemeja a una muestra aleatoria de su hábitat, o la presa en sí se parece a un objeto del hábitat que no es normalmente considerado como una presa (Endler 1991). La cripsis puede ser lograda mediante estructuras o coloraciones permanentes o por medio de cambios de color que hacen a la presa más críptica cuando lo necesita. Mientras que muchas especies de saurios huyen a la carrera cuando detectan a un depredador, otras confían más en su capacidad de cripsis y permiten aproximaciones mayores. Esto podría ser interpretado como un retraso intencionado en la decisión de cuándo escapar.

Así, por ejemplo, las especies menos crípticas del género *Anolis* tienen distancias de huida mayores que otras especies del mismo género cuyo color de piel les propor-

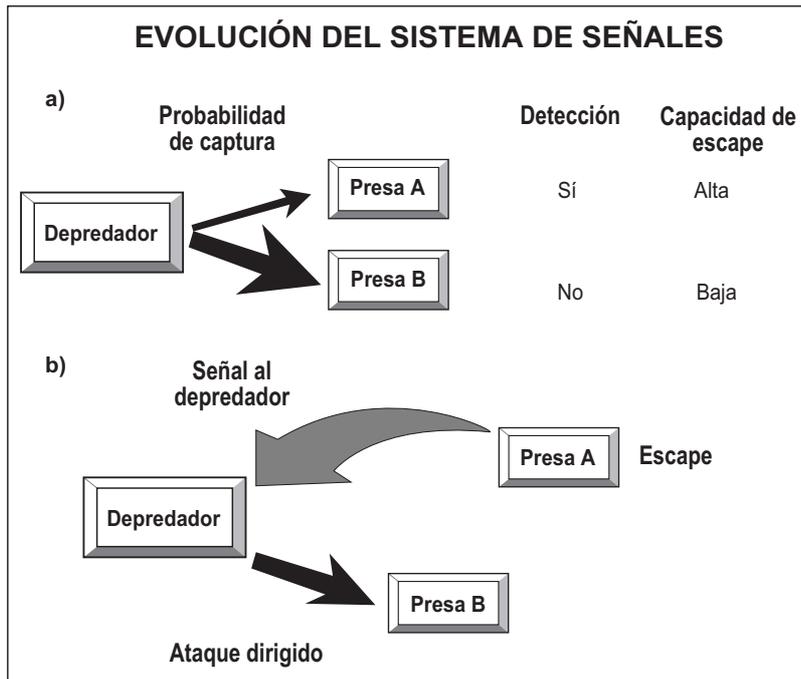


Figura 1. Evolución del sistema de señales entre depredadores y presas. a) La probabilidad de captura de una determinada presa es menor cuando ésta ha detectado al depredador o cuando su capacidad de escape es más alta. b) Los depredadores deberían evitar a las presas alertadas o más difíciles de capturar por lo que estas presas se beneficiarían señalando honestamente al depredador que lo han detectado o su condición física.

ciona un mayor camuflaje (Heatwole 1968). En el caso de los camaleones (*Chamaeleo chamaeleon*) y a pesar de su coloración críptica, el tiempo (pero no la distancia) de detección por un depredador es mayor para individuos que utilizan como perchas arbustos densos (por ej. *Myoporum* sp.) frente a aquellos que utilizan arbustos menos densos (por ej. *Retama*). Es decir que su coloración críptica no es igual de efectiva en todos los microhábitats que ocupa, y es por esto por lo que los camaleones situados en sitios más protegidos permiten aproximaciones mayores y huyen más tarde (Cuadrado *et al.* 2001).

La capacidad locomotora de la presa influye en la adopción de estrategias antidepredatorias alternativas y en la decisión de escapar. La huida tendrá éxito si la presa tiene mayor velocidad y capacidad de resistencia que el depredador, o si es capaz de alcanzar un refugio donde el depredador no pueda seguirle. En saurios, los cambios ontogénicos en el tamaño corporal afectan a la capacidad de escapar corriendo y pueden influir en sus respuestas de escape. Los individuos adultos son capaces de huir lo suficientemente rápido como para evitar a un depredador. Sin embargo, los juveniles, debido a su pequeño tamaño, no son capaces de correr tan rápido y lejos. Por eso, deberían utilizar una estrategia alternativa que no dependa tanto de sus capacidades locomotoras. El huir antes llamaría la atención de un depredador que podría no haberlo percibido, debido a su pequeño tamaño y, en algunos casos, coloración críptica. De modo que deberían huir cuando la probabilidad de ser detectados es mayor que el riesgo de

llamar la atención sólo por iniciar la huida, o cuando la cripsis ha dejado de ser efectiva. Por ejemplo, en la lagartija colilarga, la distancia de huida de los juveniles es mucho menor que la de los adultos (Martín y López 1995b, 1996b). Esto no se explica únicamente por diferencias de tamaño corporal o morfológicas, ya que las diferencias permanecen después de eliminar el efecto del tamaño. De modo, que los juveniles parecen decidir huir cuando estiman que el depredador está lo suficientemente cerca para no poder pasar desapercibidos. La estrategia de escape de los juveniles de la lagartija colilarga consiste en correr una distancia corta, y entonces parar de repente permaneciendo quietos, pero sin esconderse. Esto podría hacer que el depredador perdiera de vista a la presa, y le permitiría volver a utilizar la cripsis como estrategia. Una estrategia de escape similar es utilizada para compensar una capacidad de escape disminuida temporalmente, por las hembras grávidas, debido al aumento del peso que supone el llevar la puesta (Braña 1993), o en los juveniles después de ingerir una gran cantidad de alimento (Martín 1996). En esta serie de circunstancias, los saurios son capaces de modificar sus tácticas de escape y

adoptar una estrategia más críptica, porque la iniciación de la huida puede no ser efectiva y atraer la atención del depredador.

#### Señales dirigidas a los depredadores

Cuando un animal encuentra a un depredador es muy frecuente que en vez de huir sin más, emita algún tipo de señal dirigida al depredador. Estas señales pueden intentar intimidar al depredador o indicar que la presa es venenosa, como en el caso de las presas aposemáticas, pero en algunos casos sirven aparentemente para demostrar al depredador la buena condición física de la presa y su habilidad para escapar. Este último tipo de señales que son costosas y honestas (Zahavi 1977, Grafen 1990), funcionan cuando el depredador decide continuar o abandonar el ataque como resultado únicamente de la información transmitida por la señal emitida por la presa (Woodland *et al.* 1980, Caro 1995).

En el caso de las señales a los depredadores el sistema habría evolucionado de la siguiente forma (Fig. 1). La probabilidad de que un depredador consiga capturar a una presa decrece después de que el depredador ha sido detectado por la presa. Por lo tanto, una vez detectado, el depredador debería incrementar su tendencia a buscar otra presa en vez de perseguir a esa. De modo que la presa tomaría ventaja de esta estrategia para informar al depredador que ha sido detectado. Otra estrategia del depredador sería evitar a las presas con mayor capacidad de escape, y esto favorecería que las presas indicaran su capaci-

dad de escape relativa. Para que el depredador fuera seleccionado para responder a las señales de las presas, las señales deben ser fiables, costosas y deben variar en relación a la información transmitida.

La mayoría de los estudios que demuestran la utilización de este tipo de señales por parte de las presas se han realizado con mamíferos, y en especial con ungulados (FitzGibbon y Fanshawe 1989, Caro 1995, Caro *et al.* 1996), aunque hay ejemplos en otros taxones muy diversos y también en reptiles. Por ejemplo, el iguánido *Cophosaurus texanus* y el lagarto de cola de cebrá, *Callisaurus draconoides*, poseen una cola con un diseño de bandas negras y blancas que frecuentemente elevan y mueven ondulatoriamente en respuesta a la aproximación de un depredador (Dial 1986; Hasson *et al.* 1989). La hipótesis de que este comportamiento sirve para señalar su habilidad de huida relativa ha recibido un considerable apoyo. También en *Anolis cristatellus* la expansión del pliegue gular situado bajo la garganta, aparte de su función en la comunicación intraespecífica, parece que sirve para indicar al depredador que lo ha detectado y está alerta (Leal 1999; Leal y Rodríguez-Robles 1997).

En el caso de la lagartija colilarga durante las secuencias de escape de esta especie sobre la hojarasca (su microhábitat preferido), algunos individuos huyen en relativo silencio y durante poco tiempo, mientras que otros huyen haciendo un gran ruido, corren durante más tiempo y se esconden más lejos de lo que sería esperable por la disponibilidad de refugios potenciales en los alrededores. (Martín y López 2001c). La producción de ruido no es enteramente dependiente de factores ambientales como la temperatura o el microhábitat. Es posible que estas lagartijas estén señalando al depredador su capacidad de escape relativa, lo que estaría relacionado con la intensidad del ruido durante el escape, con la velocidad y con la longitud de la carrera. Los depredadores podrían aprender que los individuos que señalan de este modo son más difíciles de capturar y podrían desviar su ataque hacia otros individuos que hacen poco ruido o corren durante menos tiempo, beneficiándose de evitar los costes de perseguir a un individuo que es más difícil o imposible de capturar.

### **Pérdida de la cola (Autotomía)**

Como último recurso defensivo numerosos saurios son capaces de desprenderse voluntariamente de su cola cuando son atrapados por un depredador (ver revisiones en Bellairs y Bryant 1985, Arnold 1988). La autotomía parece ser claramente una adaptación para incrementar las posibilidades de supervivencia en un encuentro con un depredador, después de que otras tácticas no han sido efectivas. La pérdida de la cola permite escapar de un depredador que ha capturado a la lagartija por la cola, y además los movimientos de la cola autotomizada sirven para distraer la atención del depredador mientras se escapa. Sin embargo, los costes asociados al periodo de regeneración pueden afectar al futuro éxito reproductor de un individuo. Entre estos costes se han identificado dificultades locomotoras como la pérdida del equilibrio o una dismi-

nución de la velocidad de carrera debido a restricciones biomecánicas (Ballinger *et al.* 1979, Punzo 1982, Martín y Avery 1998). Esta disminución de la capacidad locomotora de los individuos sin cola les hace más vulnerables a la depredación. Sin embargo, los individuos sin cola parecen ser capaces de compensar las desventajas de la autotomía, por ejemplo, mediante la modificación de su comportamiento defensivo haciéndose más crípticos (Formanowicz *et al.* 1990). La pérdida de la cola conlleva una disminución de las reservas de grasa allí almacenadas, y esto puede conducir a una disminución de la supervivencia o de las posibilidades de reproducirse (Dial y Fitzpatrick 1981, Fox y McCoy 2000). Además, la regeneración de la cola es un proceso energéticamente costoso que puede requerir un incremento del alimento ingerido o un desvío de energía de otras funciones como el crecimiento somático o la reproducción. La autotomía es probablemente la condición primitiva de los saurios (Arnold 1984). Se supone que la selección natural habrá favorecido que se mantenga en las especies donde los beneficios de perder la cola sean mayores que los costes, bien directamente o bien porque sean capaces de adoptar estrategias que compensen los costes asociados al periodo de regeneración de la cola (Vitt *et al.* 1977, Arnold 1988).

A través de una serie de experimentos en los que se manipuló la condición de la cola de individuos de la lagartija serrana (*Lacerta monticola*) en el campo y en cercados seminaturales, se estudiaron las consecuencias de la autotomía, y por tanto, implícitamente los efectos de un aumento del riesgo de depredación, sobre la ecología de esta especie. Era un objetivo principal examinar sobre todo los cambios en la ecología y el comportamiento que podían tener lugar con el fin de compensar las desventajas de haber perdido la cola y el aumento del riesgo de depredación soportado, para así poder atender a toda una serie de demandas conflictivas (Fig. 2).

Se observó que los individuos sin cola restringían el uso de microhábitats a las zonas con abundantes rocas grandes, que tienen una alta disponibilidad de refugios y son más seguros, pero además donde debido a sus características morfológicas podrían compensar mejor sus dificultades para la locomoción (Martín y Salvador 1992). Por otra parte, el estar activo es costoso, especialmente para los reptiles, y se sabe que no todos los individuos de una población están activos incluso cuando las condiciones ambientales son favorables. Por eso, los individuos sin cola redujeron sus niveles de actividad con lo que posiblemente ahorrarían energía que puede ser dedicada a regenerar la cola, y además se expondrían menos a los depredadores (Martín y Salvador 1995). Sin embargo, la solución al problema de cuándo estar activo es más compleja, porque las hembras gestantes sin cola, en cambio, estuvieron más activas, probablemente para compensar la necesidad de obtener más energía para simultáneamente desarrollar la puesta y poder regenerar la cola.

Estas restricciones en el uso del tiempo y el espacio, sin embargo, podrían entrar en conflicto con otros requerimientos ecológicos, como por ejemplo, con la búsqueda del alimento. Las lagartijas sin cola buscaron alimento

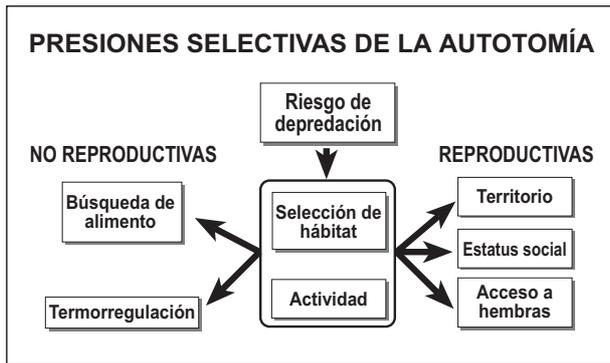


Figura 2. Presiones selectivas de la autotomía caudal. Los individuos sin cola responden a un incremento en el riesgo de depredación con modificaciones en el uso del tiempo y el espacio, pero estas modificaciones pueden entrar en conflicto con demandas reproductivas y no reproductivas.

más frecuentemente sobre las rocas donde podrían evitar más fácilmente la depredación. Sin embargo, la disponibilidad de alimento es más baja en las rocas que en otros microhábitats más peligrosos como la hierba, y por esto, la diversidad de presas en la dieta de los machos sin cola disminuyó (Martín y Salvador 1993a). En algunas especies se ha descrito un incremento del alimento ingerido en individuos sin cola para poder regenerar la cola en el laboratorio. No se ha encontrado en el campo evidencia de este hecho en la lagartija serrana, lo cual podría ser una limitación efectiva en la naturaleza si realmente los individuos sin cola necesitaran capturar más presas para poder regenerar satisfactoriamente la cola. En otro trabajo de laboratorio realizado con la lagartija colilarga se comprobó además que la decisión de cuándo capturar una presa una vez localizada, está determinada por la posesión o no de la cola. En los individuos sin cola se retrasa la captura, probablemente al existir un conflicto con la necesidad de vigilar durante más tiempo la presencia de depredadores antes de iniciar el ataque (Martín y Avery 1997). Además, la pérdida de la cola disminuye las capacidades locomotoras, y presumiblemente, también, la capacidad de capturar una presa. Por tanto, si los individuos sin cola atacaran a cada presa potencial que encontrarán, podrían incurrir en un riesgo de depredación mayor y quizás en un mayor gasto energético debido al incremento de intentos fallidos de captura de presas.

Otro conflicto que podría ocurrir está relacionado con las necesidades de termorregulación. Así, las lagartijas sin cola usaron más las rocas como lugar de soleamiento a primeras horas de la mañana con el fin de mantenerse a distancias más cortas de los refugios. Pero, dado que en las rocas se calentaban más despacio que en la hierba debido al efecto del distinto calentamiento de la capa de aire que rodea a cada tipo de sustrato, tuvieron que aumentar la duración máxima de los periodos de soleamiento (Martín y Salvador 1993b). Sin embargo, la pérdida de la cola no afectó a las temperaturas corporales ni a la precisión termorreguladora de los individuos, posiblemente debido a que en los reptiles el mantenimiento de una temperatura corporal óptima maximiza muchos procesos fisiológicos,

incluida la misma regeneración de la cola (Huey 1982), así que los individuos podrían tener este objetivo como prioritario aunque para ello tuvieran que invertir más tiempo en los soleamientos.

Por otra parte, la autotomía puede entrar en conflicto con demandas reproductivas. Así, las hembras sin cola fueron cortejadas en menor medida y recibieron menos cópulas que las hembras con cola, apoyando la hipótesis de que los machos son posiblemente capaces de estimar que la pérdida de la cola supone una disminución de las grasas almacenadas y, por lo tanto, del potencial reproductivo de la hembra (Martín y Salvador 1993c). La pérdida de la cola también puede inducir una reducción del estatus social de los individuos (Fox y Rotsker 1982, Fox *et al.* 1990). Los machos de la lagartija serrana que habían perdido la cola evitaron intervenir en enfrentamientos con otros machos y cortejaron menos a las hembras. Como consecuencia su estatus social en la jerarquía de machos disminuyó y obtuvieron un éxito menor de apareamiento. Sin embargo, aunque su éxito reproductor disminuyó temporalmente, podría considerarse que en realidad estaban utilizando una estrategia reproductora alternativa como respuesta a un incremento en el riesgo de depredación. Con esta estrategia "satélite" todavía consiguieron algunas cópulas, normalmente por la fuerza y eludiendo al macho dominante que controlaba el territorio. De este modo, aunque sus probabilidades de éxito de apareamiento fueron menores, se ahorraron el esfuerzo y el riesgo de las actividades necesarias para mantener un territorio y guardar a las hembras (Martín y Salvador 1993c). Probablemente como resultado de este cambio de estrategia y por la reducción de los niveles generales de actividad (Martín y Salvador 1995), los machos sin cola incrementaron su peso corporal a una tasa mayor que los machos con cola, con estatus dominantes, y con la regeneración de la cola algunos machos pudieron ascender de estatus social para, presumiblemente, incrementar su éxito reproductivo en la siguiente estación. También en el campo, como la pérdida de la cola altera los patrones de movimiento, esto afectó al comportamiento locomotor de los machos a la hora de ir en búsqueda de hembras, lo que unido a las restricciones de microhábitat antes comentadas llevó a una disminución del tamaño del área de campeo y a una disminución del número de hembras disponibles de los machos sin cola (Martín y Salvador 1997).

En otro experimento similar realizado en el campo con la lagartija colilarga se encontró que los machos sin cola redujeron el tamaño de sus áreas de campeo al restringir su uso de microhábitats, en este caso a las zonas con mayor cobertura de arbustos, posiblemente como medida antidepredatoira, pero que esto conlleva el coste de una disminución en el número de hembras a las que pueden acceder (Salvador *et al.* 1995). En esta especie, la reducción del tamaño del territorio tiene efectos también a largo plazo, incluso después de que los individuos hayan regenerado la cola: los machos que tienen colas regeneradas tienen territorios de menor tamaño que los que nunca han perdido la cola (Salvador *et al.* 1996).

La pérdida de la cola en las lagartijas serrana y colilarga disminuye su capacidad de escape y supone una serie de costes adicionales. En tales circunstancias, la selección natural debería favorecer la retención de la cola y promover el uso de estrategias de escape alternativas, ya que los costes asociados a la pérdida de la cola son aparentemente mayores que las ventajas de la autotomía (Vitt *et al.* 1977). Sin embargo, la autotomía es una estrategia de escape usada frecuentemente como lo indican el alto número de individuos dentro de las poblaciones naturales que presentan colas regeneradas, lo que indica que han perdido al menos una vez la cola y han superado con éxito el periodo de regeneración. Se pueden considerar dos explicaciones diferentes. Primero, la presión de los depredadores puede ser muy alta en estos hábitats mediterráneos (Martín y López 1990), de modo que la pérdida de la cola, puesto que le permite salvar la vida, sería ventajosa para el individuo incluso si la eficacia biológica disminuye a largo plazo. Segundo, los individuos podrían

ser capaces de compensar los costes de la pérdida de la cola mediante las modificaciones de su comportamiento que se han observado, adoptando estrategias más crípticas o conservadoras que incrementen su supervivencia durante el periodo de regeneración. Por lo tanto, si estas modificaciones del comportamiento hacen que la eficacia biológica disminuya menos de lo esperado, se favorecerá la utilización de la autotomía como una estrategia de escape evolutivamente estable.

### Agradecimientos

A Pilar López por su contribución a que nuestros estudios de las estrategias antidepredatorias de las lagartijas tuvieran éxito, y por sus comentarios críticos a este capítulo. Mariano Cuadrado y Manolo Soler mejoraron este trabajo con sus detalladas correcciones y sugerencias. Este trabajo ha sido financiado con el proyecto DGESIC PB-98-0505.

## Bibliografía

- ANDERSSON, M. 1994. Sexual selection. Princeton Univ. Press. Princeton, New Jersey.
- ARNOLD, E.N. 1984. Evolutionary aspects of tail shedding in lizards and their relatives. *J. Nat. Hist.* 18: 127-169.
- ARNOLD, E.N. 1988. Caudal autotomy as a defense. En C. Gans y R.B. Huey (eds.). *Biology of the Reptilia*. Vol. 16. Pp: 235-273. Alan R. Liss, New York.
- BALLINGER, R.E., NIETFELDT, J.W. y KRUPA, J.J. 1979. An experimental analysis of the role of the tail in attaining high running speed in *Cnemidophorus sexlineatus* (Reptilia: Squamata: Lacertilia). *Herpetologica* 35: 114-116.
- BELLAIRS, A.D'A. y BRYANT, S.V. 1985. Autotomy and regeneration in reptiles. En C. Gans y F. Billet (eds.). *Biology of the Reptilia*, Vol. 15. Pp: 301-410. John Wiley and Sons, New York.
- BRAÑA, F. 1993. Shifts in body temperature and escape behaviour of female *Podarcis muralis* during pregnancy. *Oikos* 66: 216-222.
- CARO, T.M. 1995. Pursuit-deterrence revisited. *Trends Ecol. Evol.* 10: 500-503.
- CARO, T.M., LOMBARDO, L., GOLDIZEN, A.W. y KELLY, M. 1996. Tail-flagging and other antipredator signals in white-tailed deer: new data and synthesis. *Behav. Ecol.* 6: 442-450.
- CARRASCAL, L.M., LÓPEZ, P., MARTÍN, J. y SALVADOR, A. 1992. Basking and antipredator behaviour in a high altitude lizard: implications of heat-exchange rate. *Ethology* 92: 143-154.
- COOPER, W.E. 1999. Tradeoffs between courtship, fighting, and antipredatory behavior by a lizard, *Eumeces laticeps*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 47: 54-59.
- CUADRADO, M., MARTÍN, J. y LÓPEZ, P. 2001. Camouflage and escape decisions in the common chameleon *Chamaeleo chamaeleon*. *Biol. J. Linn. Soc.* 72: 547-554.
- DIAL, B.E. 1986. Tail display in two species of iguanid lizards: a test of the "predator signal" hypothesis. *Am. Nat.* 127: 103-111.
- DIAL, B.E. y FITZPATRICK, L.C. 1981. The energetic costs of tail autotomy to reproduction in the lizard *Coleonyx brevis* (Sauria: Gekkonidae). *Oecologia* 51: 310-317.
- DÍAZ-URIARTE, R. 1999. Anti-predator behaviour changes following an aggressive encounter in the lizard *Tropidurus hispidus*. *Proc. R. Soc. Lond. B.*: 266: 2457-2464.
- DILL, L.M. y HOUTMAN, R. 1989. The influence of distance to refuge on flight initiation distance in the gray squirrel (*Sciurus carolinensis*). *Can. J. Zool.* 67: 233-235.
- ENDLER, J.A. 1991. Interactions between predators and prey. En: J.R. Krebs y N.B. Davies (eds.). *Behavioural ecology: an evolutionary approach* Pp: 169-196. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- FITZ GIBBON, C.D. y FANSHAW, J. 1989. Stotting in Thomson's gazelles: an honest signal of condition. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 23: 69-74.
- FORMANOWICZ, D.R., BRODIE, E.D. y BRADLEY, P.J. 1990. Behavioural compensation for tail loss in the ground skink, *Scincella lateralis*. *Anim. Behav.* 40: 782-784.
- FOX, S.F. y MCCOY, J.K. 2000. The effects of tail loss on survival, growth, reproduction, and sex ratio of offspring in the lizard *Uta stansburiana* in the field. *Oecologia* 122: 327-334.
- FOX, S.F. y ROSTKER, M.A. 1982. Social cost of tail loss in *Uta stansburiana*. *Science* 218: 692-693.
- FOX, S.F., HEGER, N.A. y DELAY, L.S. 1990. Social cost of tail loss in *Uta stansburiana*: Lizard tails as status-signalling badges. *Anim. Behav.* 39: 549-554.
- GRAFEN, A. 1990. Biological signals as handicaps. *J. Theor. Biol.* 144: 517-546.
- GREENE, H.W. 1988. Antipredator mechanisms in reptiles. En C. Gans y R.B. Huey (eds.). *Biology of the Reptilia*. Vol. 16. Pp: 1-152. Alan R. Liss, New York.
- HASSON, O. 1991. Pursuit-deterrence signals: communication between prey and predators. *Trends Ecol. Evol.* 6: 325-329.
- HASSON, O., HIBBARD, R. y CEBALLOS, G. 1989. The pursuit deterrent function of tail-wagging in the zebra-tailed lizard (*Callisaurus draconoides*). *Can. J. Zool.* 67: 1203-1209.
- HEATWOLE, H. 1968. Relationship of escape behavior and camouflage in Anoline lizards. *Copeia* 1968: 109-113.
- HERTZ, P.E., HUEY, R.B. y NEVO, E. 1982. Fight versus flight: body temperature influences defensive responses of lizards. *Anim. Behav.* 30: 676-679.
- HUEY, R.B. 1982. Temperature, physiology and the ecology of reptiles. En C. Gans y F.H. Pough (eds.). *Biology of the Reptilia*. Vol. 12. Pp: 25-91. Academic Press, New York.
- LAYNE, J.R. y FORD, N.B. 1984. Flight distance of the queen snake *Regina septemvittata*. *J. Herpetol.* 18: 496-498.
- LEAL, M. 1999. Honest signalling during prey-predator interactions in the lizard *Anolis cristellus*. *Anim. Behav.* 58: 521-526.
- LEAL, M. y RODRÍGUEZ-ROBLES, J.A. 1997. Signalling displays during predator-prey interactions in a Puerto Rican anole, *Anolis cristellus*. *Anim. Behav.* 54: 1147-1154.

- LIMA, S.L. y DILL, L.M. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Can. J. Zool.* 68: 619-640.
- LIMA, S.L. 1998. Stress and decision making under the risk of predation: recent developments from behavioral, reproductive, and ecological perspectives. *Adv. Stud. Behav.* 27: 215-290.
- MARTÍN, J. 1996. Effects of recent feeding on locomotor performance of juvenile *Psammodromus algirus* lizards. *Funct. Ecol.* 10: 390-395.
- MARTÍN, J. y AVERY, R.A. 1997. Tail loss affects prey capture 'decisions' in the lizard *Psammodromus algirus*. *J. Herp.* 31: 292-295.
- MARTÍN, J. y AVERY, R.A. 1998. Effects of tail loss on the movements patterns of the lizard *Psammodromus algirus*. *Funct. Ecol.* 12:794-802.
- MARTÍN, J. y FORSMAN, A. 1999. Social costs and development of nuptial coloration in male *Psammodromus algirus* lizards: an experiment. *Behav. Ecol.* 10: 396-400.
- MARTÍN, J. y LÓPEZ, P. 1990. Amphibians and reptiles as prey of birds in southwestern Europe. *Smithsonian Herp. Inform. Serv.* 82: 1-43.
- MARTÍN, J. y LÓPEZ, P. 1995a. Influence of habitat structure on escape tactics of the lizard *Psammodromus algirus*. *Can. J. Zool.* 73: 129-132.
- MARTÍN, J. y LÓPEZ, P. 1995b. Escape behaviour of juvenile *Psammodromus algirus* lizards: constraint of or compensation for limitations in body size? *Behaviour* 132: 181-192.
- MARTÍN, J. y LÓPEZ, P. 1996a. Avian predation on a large lizard (*Lacerta lepida*) found at low population densities in Mediterranean habitats: an analysis of bird diets. *Copeia* 1996: 722-726.
- MARTÍN, J. y LÓPEZ, P. 1996b. The escape response of juvenile *Psammodromus algirus* lizards. *J. Comp. Psychol.* 110: 187-192.
- MARTÍN, J. y LÓPEZ, P. 1998. Shifts in microhabitat use by the lizard *Psammodromus algirus*: responses to seasonal changes in vegetation structure. *Copeia* 1998: 780-786.
- MARTÍN, J. y LÓPEZ, P. 1999a. An experimental test of the costs of antipredatory refuge use in the wall lizard, *Podarcis muralis*. *Oikos* 84: 499-505.
- MARTÍN, J. y LÓPEZ, P. 1999b. When to come out from a refuge: risk-sensitive and state-dependent decisions in an alpine lizard. *Behav. Ecol.* 10: 487-492.
- MARTÍN, J. y LÓPEZ, P. 1999c. Nuptial coloration and mate guarding affect escape decisions of male lizards, *Psammodromus algirus*. *Ethology* 105: 439-447.
- MARTÍN, J. y LÓPEZ, P. 2000a. Costs of refuge use affect escape decisions of iberian-rock lizards, *Lacerta monticola*. *Ethology* 106: 483-492.
- MARTÍN, J. y LÓPEZ, P. 2000b. Fleeing to unsafe refuges: effects of conspicuousness and refuge safety on the escape decisions of the lizard *Psammodromus algirus*. *Can. J. Zool.* 78: 265-270.
- MARTÍN, J. y LÓPEZ, P. 2001a. Repeated predatory attacks and multiple decisions to come out from a refuge in an alpine lizard. *Behav. Ecol.* 12: 386-389.
- MARTÍN, J. y LÓPEZ, P. 2001b. Predation risk may explain the absence of nuptial coloration in the wall lizard, *Podarcis muralis*. *Evol. Ecol. Res.* 3: 1-10.
- MARTÍN, J. y LÓPEZ, P. 2001c. Are fleeing "noisy" lizards signalling to predators? *Acta Ethol.* 3: 95-100.
- MARTÍN, J. y SALVADOR, A. 1992. Tail loss consequences on habitat use by the Iberian rock lizard *Lacerta monticola*. *Oikos* 65: 328-333.
- MARTÍN, J. y SALVADOR, A. 1993a. Tail loss and foraging tactics of Iberian rock-lizards, *Lacerta monticola*. *Oikos* 66: 318-324.
- MARTÍN, J. y SALVADOR, A. 1993b. Thermoregulatory behaviour of rock-lizards in response to tail loss. *Behaviour* 124: 123-136.
- MARTÍN, J. y SALVADOR, A. 1993c. Tail loss reduces mating success in the Iberian rock-lizard. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 32: 185-189.
- MARTÍN, J. y SALVADOR, A. 1995. Effects of tail loss on activity patterns of rock-lizards, *Lacerta monticola*. *Copeia* 1995: 984-988.
- MARTÍN, J. y SALVADOR, A. 1997. Effects of tail loss on the time budgets, movements, and spacing patterns of Iberian rock lizards, *Lacerta monticola*. *Herpetologica* 53: 117-125.
- PUNZO, C.M. 1982. Tail autotomy and running speed in the lizards *Cophosaurus texanus* and *Uma notata*. *J. Herpetol.* 16: 331-332.
- RAND, A.S. 1964. Inverse relationship between temperature and shyness in the lizard *Anolis lineatopus*. *Ecology* 45: 863-864.
- SALVADOR, A., MARTÍN, J. y LÓPEZ, P. 1995. Tail loss reduces home range size and access to females in male lizards, *Psammodromus algirus*. *Behav. Ecol.* 6: 382-387.
- SALVADOR, A., MARTÍN, J., LÓPEZ, P. y VEIGA, P. 1996. Long-term effects of tail loss on home range size and access to females in male lizards (*Psammodromus algirus*). *Copeia* 1996: 208-209.
- SIH, A. 1987. Predators and prey lifestyles: an evolutionary and ecological overview. En W.C. Kerfoot y A. Sih (eds.). *Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities*. Pp: 203-224. Univ Press of New England, Hanover.
- VEGA-REDONDO, F. y HASSON, O. 1993. A game-theoretic model of predator-prey signaling. *J. Theor. Biol.* 162: 309-319.
- VITT, L.J., CONGDON, J.D. y DICKSON, N.A. 1977. Adaptive strategies and energetics of tail autotomy in lizards. *Ecology* 58: 326-337.
- WIENS, J.J. 1999. Phylogenetic evidence for multiple losses of a sexually selected character in phrynosomatid lizards. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 266: 1529-1535.
- WILSON, B.S. 1991. Latitudinal variation in activity season mortality rates of the lizard *Uta stansburiana*. *Ecol. Monogr.* 61: 393-414.
- WOODLAND, D.J., JAAFAR, Z. y KNIGHT, M.L. 1980. The 'pursuit-deterrent' function of alarm signals. *Am. Nat.* 115: 748-753.
- YDENBERG, R.C. y DILL, L.M. 1986. The economics of fleeing from predators. *Adv. Stud. Behav.* 16: 229-249.
- ZAHAVI, A. 1977. Reliability of communication systems and the evolution of altruism. En B. Stonehouse y C.M. Perrins (eds.). *Evolutionary ecology*. Pp: 253-259. MacMillan, London.
- ZUK, M. y KOLLURU, G.R. 1998. Exploitation of sexual signals by predators and parasitoids. *Q. Rev. Biol.* 73: 415-438.

## Lecturas recomendadas

- (1) GANS, C. y HUEY R.B. (eds.) 1988. *Biology of the Reptilia*. Vol. 16. Defense and Life History. Alan R. Liss, New York. Revisión general sobre algunos aspectos de las estrategias antidepredatorias así como su distribución taxonómica en todos los grupos de reptiles. Capítulos dedicados a los mecanismos antidepredatorios en reptiles (por Greene H.W.), mimetismo y fenómenos relacionados (por Pough, H.F.) y autotomía caudal como defensa (por Arnold, E.D.).
- (2) YDENBERG, R.C. y DILL, L.M. 1986. *The economics of fleeing from predators*. *Adv. Stud. Behav.* 16: 229-249. Formulación de un modelo económico que predice cómo debe tomarse la decisión de escapar en función de los costes y beneficios de la huida. Se revisa también la evidencia empírica que existía entonces para apoyar las predicciones del modelo.
- (3) LIMA, S.L. y DILL, L.M. 1990. *Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus*. *Can. J. Zool.* 68: 619-640. Revisión general de estudios de todos los grupos de animales que indican que los animales poseen la habilidad para estimar el riesgo de depredación en cada momento e incorporar esta información a su toma de decisiones.
- (4) LIMA, S.L. 1998. *Stress and decision making under the risk of predation: recent developments from behavioral, reproductive, and ecological perspectives*. *Adv. Stud. Behav.* 27: 215-290. Revisión de trabajos teóricos y experimentales recientes sobre la toma de decisiones antidepredatorias bajo el "stress" del riesgo de depredación. Esta revisión complementa al artículo anterior.