



VNIVERSIDAD
D SALAMANCA

CAMPUS DE EXCELENCIA INTERNACIONAL

ESTRATEGIAS D OBTENCIÓN D ALIMENTO Y
CONDUCTA D FORRAJEO D VN ECTOTERMØ
EN VN AMBIENTE IMPREDECIBLE

ANA PÉREZ CEMBRANOS



TESIS DOCTORAL
SALAMANCA, 2015

**Estrategias de obtención de alimento y
conducta de forrajeo de un ectotermo en un
ambiente impredecible**

Ana Pérez Cembranos



**VNiVERSiDAD
D SALAMANCA**

CAMPUS DE EXCELENCIA INTERNACIONAL

UNIVERSIDAD DE SALAMANCA

FACULTAD DE BIOLOGÍA

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA ANIMAL, PARASITOLOGÍA, ECOLOGÍA,
EDAFOLOGÍA Y QUÍMICA AGRÍCOLA

**Estrategias de obtención de alimento y conducta
de forrajeo de un ectotermo en un ambiente
impredecible**

TESIS DOCTORAL

Memoria presentada por la Licenciada en Biología Ana Pérez
Cembranos para optar al título de Doctor en Biología por la
Universidad de Salamanca bajo la dirección del Dr. Valentín
Pérez Mellado.

SALAMANCA, FEBRERO DE 2015

Esta tesis doctoral está formada por un compendio de cinco artículos, de los cuales cuatro están publicados o han sido aceptados para su publicación en revistas internacionales especializadas en el momento de depósito de la tesis.

Capítulo 3- **Using faecal samples in lizard dietary studies**

Valentín Pérez-Mellado¹, Ana Pérez-Cembranos¹, Mario Garrido¹, Luca Luiselli² y Claudia Corti³ (2011)

¹ Departamento de Biología Animal, Universidad de Salamanca, Campus Miguel de Unamuno, Edificio de Farmacia, 37071 Salamanca, Spain

² Demetra s.r.l. Environmental Studies Centre, via Olona 7, I-00198, Rome, Italy

³ Museo di Storia Naturale dell'Università degli Studi di Firenze, Sezione di Zoologia "La Specola", via Romana 17, 50125 Florence, Italy

Manuscrito recibido: 17 de enero de 2010

Aceptado: 26 de agosto de 2010

Amphibia-Reptilia, 32 (2011): 1-7.

DOI: 10.1163/017353710X530212

Factor de impacto JCR 2011: 1.056

Capítulo 4- **Omnivory of an insular lizard: sources of variation in the diet of *Podarcis lilfordi* (Squamata, Lacertidae)**

Capítulo 5- **The effect of plant consumption in the overall diet of an omnivorous lizard**

Ana Pérez-Cembranos y Valentín Pérez-Mellado (2015)

Department of Animal Biology, Campus Miguel de Unamuno s/n, Universidad de Salamanca, 37007 Salamanca, Spain

Manuscrito recibido: 21 de enero de 2014

Aceptado: 30 de abril de 2014

Salamandra

Factor de impacto JCR 2013: 1.229

Capítulo 6- **Predation risk and opportunity cost of fleeing while foraging on plants influence escape decisions of an insular lizard**

Ana Pérez-Cembranos¹, Valentín Pérez-Mellado¹ y William E. Cooper² (2013)

¹ Department of Animal Biology, Universidad de Salamanca, Facultad de Farmacia, Salamanca, Spain

² Department of Biology, Indiana University Purdue University Fort Wayne, Fort Wayne, IN, USA

Manuscrito recibido: 13 de diciembre de 2012

Aceptado: 26 de marzo de 2013

Ethology, 119 (2013): 522-530. DOI: 10.1111/eth.12092

Factor de impacto JCR 2013: 1.556

Capítulo 7- **Local enhancement and social foraging in a non-social insular lizard**

Ana Pérez-Cembranos y Valentín Pérez-Mellado (2015)

Department of Animal Biology, Campus Miguel de Unamuno Universidad de Salamanca, 37007 Salamanca, Spain

Manuscrito recibido: 29 de septiembre de 2014

Aceptado: 16 de diciembre de 2014

Publicado online: 21 de diciembre de 2014 en

<http://rd.springer.com/article/10.1007/s10071-014-0831-3>

Animal Cognition. DOI: 10.1007/s10071-014-0831-3

Factor de impacto JCR 2013: 2.631

D. Valentín Pérez Mellado, Catedrático de Zoología del Departamento de Biología Animal, Parasitología, Ecología, Edafología y Química Agrícola, de la Facultad de Biología de la Universidad de Salamanca,

Certifica:

Que la tesis doctoral titulada **Estrategias de obtención de alimento y conducta de forrajeo de un ectotermo en un ambiente impredecible** ha sido realizada bajo su dirección por la Licenciada en Biología Ana Pérez Cembranos en el Departamento de Biología Animal, Parasitología, Ecología, Edafología y Química Agrícola, de la Facultad de Biología de la Universidad de Salamanca, que reúne todos los requisitos científicos y formales para ser defendida y optar al título de Doctora en Biología por la Universidad de Salamanca, y autoriza a que sea presentada en el formato de compendio de artículos.

En Salamanca, a de febrero de 2015

Fdo. Valentín Pérez Mellado

La Comisión de Doctorado y Posgrado de la Universidad de Salamanca,

Autoriza:

La presentación de la tesis doctoral titulada **Estrategias de obtención de alimento y conducta de forrajeo de un ectotermo en un ambiente impredecible**, realizada por la Licenciada en Biología Ana Pérez Cembranos, para su tramitación en el formato de compendio de artículos.

En Salamanca, a de febrero de 2015

AGRADECIMIENTOS

Debería agradecer mucho a mucha gente que me ha apoyado durante el desarrollo de esta tesis doctoral y más. Además, debería hacerlo bien, porque este apartado lo va a leer prácticamente todo el que coja este trabajo, buscando su nombre y las palabras que le dedico. Sin embargo, estas líneas no hacen justicia a mi agradecimiento hacia todos ellos, ni creo que sea necesario, pues cada uno sabe todo lo que le debo.

En primer lugar, muchas gracias a Valentín, por darme la oportunidad de realizar este trabajo y todo lo que no aparece aquí. Por tu apoyo y confianza en todo momento. Y por compartir todo lo que conlleva el trabajo en las islas, con sus sacrificios pero también sus maravillosas recompensas. A su familia (incluida la fauna, por supuesto) por hacerme sentir una más.

Al Ministerio de Educación por la ayuda FPU AP2007-00214 que disfruté durante cuatro años, y por los proyectos que han financiado, en parte, este trabajo: CGL2006-10893-C02-02, CGL2009-12926-C02-02 y CGL2012-39850-C02-02. Al Institut Menorquí d'Estudis (IME), por su apoyo logístico, y a la Autoridad Portuaria de Balears por cedernos la caseta de la isla del Aire.

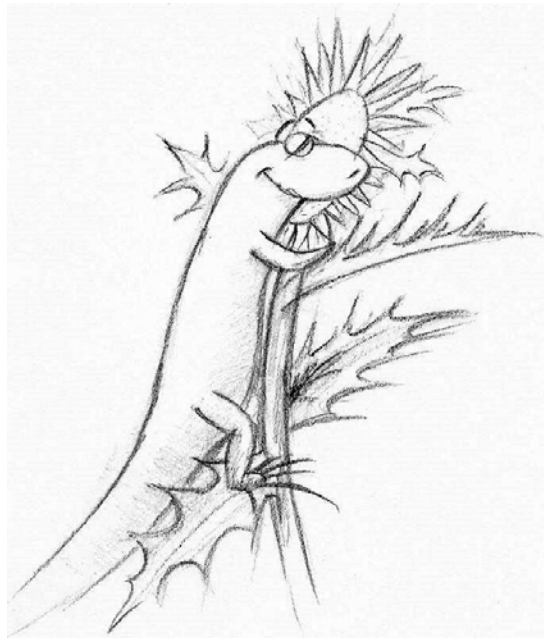
A mis compañeros Mario, Zaida, Abraham, Alicia y Gonzalo. Por las horas de trabajo y de ocio compartidas, mucho más agradables y amenas a vuestro lado. Aunque suene redundante, por vuestra compañía.

A mis amigos, por tantas cosas que necesitaría demasiado espacio y tiempo para escribirlas. Abe, por conocerme tan bien, por tu paciencia, ánimos y risas durante tanto tiempo, bien lo sabes. Pilar, Pepín, Raúl, por

hablar de cosas que yo no entiendo, por todo el tiempo compartido sea donde sea y por todos los baches pasados en la carrera de obstáculos. Rocío, Pilar, Carmen, Jorge, porque aunque nos veamos poco sé que estáis ahí y siempre es un placer charlar con vosotros.

Por supuesto, a mi familia, mis padres, hermanos, abuelos, tías, primos... por estar siempre a mi lado, aunque muchas veces no me dé cuenta. Por vuestro interés y vuestra paciencia con una cabezota como yo. Por haberme acompañado tan bien hasta aquí. Y unas gracias especiales a los pequeñajos, por dejarme jugar con vosotros.

Y por último, a las protagonistas de esta tesis. A las que comen en el suelo y las que lo hacen sobre las plantas. Las sibaritas y las glotonas. Las valientes y las cobardes. Las que han colaborado y las que seguro que se han reído de mí en los días de más bochorno. Ni de lejos me imaginaba yo al empezar esta tesis que fuerais así de alucinantes.



ÍNDICE

0. Resumen. Abstract	15
1. Introducción	27
1.1. La vida en las islas.....	23
1.2. La importancia de los recursos tróficos.....	29
1.3. Estrategias de obtención de alimento	32
1.4. Comportamiento antidepredador	35
1.5. Conducta social y uso de la información.....	39
1.6. Objetivos.....	45
2. Materiales y métodos	47
2.1. Zona de estudio.....	49
2.1.1. Islas Baleares.....	49
2.1.2. Isla del Aire	51
2.2. Especie en estudio. Lagartija balear, <i>Podarcis</i> <i>lilfordi</i> (Günther, 1874).....	57
2.3. Periodo de estudio	62
2.4. Metodología general.....	63
2.4.1. Captura y manejo de individuos.....	63
2.4.2. Análisis de la dieta	63
2.4.3. Observaciones del comportamiento	65
3. El uso de muestras fecales en los estudios de dieta de lagartijas	67
5. Efecto del consumo de plantas en la dieta general de una lagartija omnívora.....	157
6. El riesgo de depredación y el coste de huida al forrajear en plantas influyen en las decisiones de escape de una lagartija insular	185

7. Intensificación local y forrajeo social en una lagartija insular no social.....	209
8. Discusión.....	235
9. Conclusiones	247
10. Bibliografía	253

RESUMEN DE LA TESIS

Las características de las islas determinan y marcan las de la biota que vive en ellas. El aislamiento, la lejanía al continente, la baja diversidad o simplicidad de sus comunidades, los recursos escasos e impredecibles y, en general, la baja presión de depredación, han marcado el desarrollo de su fauna, y especialmente de los lacértidos (Pérez-Mellado y Pérez-Cembranos, en prensa). Así, *Podarcis lilfordi*, como otros lacértidos insulares endémicos, es un buen ejemplo de los efectos de la liberación ecológica, es decir, de ciertas modificaciones comportamentales y de la ampliación del rango en el uso del hábitat y los recursos de una especie gracias a la escasez de competidores y de depredadores (MacArthur y Wilson, 1967). Esto no sólo se manifiesta en una dieta omnívora, sino en una extraordinaria variabilidad en el consumo de los recursos según su disponibilidad en las diferentes zonas de la isla del Aire, estaciones o años estudiados (Capítulos 4 y 5).

El consumo de elementos vegetales por parte de lacértidos insulares es un fenómeno común (Van Damme, 1999; Cooper y Vitt, 2002) y, así como las diferentes presas animales pueden requerir distintas estrategias de caza y consumo (Pianka, 1966), la amplia variedad de los elementos vegetales consumidos también requerirá el empleo de diferentes estrategias de obtención del alimento, como libar el néctar o el polen accesible, morder o arrancar flores, tragar frutos enteros o arrancar fragmentos de tallos y hojas (Capítulo 5). De este modo, las interacciones entre reptiles y plantas son de muy variada naturaleza (Pérez-Mellado y Traveset, 1999), abarcando desde su consumo hasta complejos mutualismos de polinización y dispersión, que pueden influir en

numerosos aspectos del comportamiento de los reptiles implicados. Es el caso del consumo de las flores del cardo cuco, *Carlina corymbosa*, por parte de *P. lilfordi*, que no sólo influye en la proporción vegetal que incorpora a la dieta, sino que también va ligado al consumo de una mayor proporción de presas voladoras, probablemente atraídas por las mismas flores de *Carlina* (Capítulo 5).

Es más, su consumo influye de modo significativo en el comportamiento antidepredador de las lagartijas, que emplean el cardo como elemento nutritivo valioso pero que arrostra un incremento en el riesgo de depredación, debido a su mayor visibilidad sobre las plantas, que durante el forrajeo en el suelo. No obstante, las formaciones de cardos tienen la ventaja de servir como un refugio muy cercano y seguro ante los depredadores, al menos para una primera huida (Capítulo 6). En situaciones así, se observa el carácter complejo del comportamiento antidepredador, en el que de forma continua se valoran los riesgos y beneficios de cada actividad y de cada alternativa, tomando decisiones sobre cómo actuar.

En definitiva, la toma de decisiones es esencial y cada individuo debe ponerla en práctica de forma continua en relación con múltiples aspectos de su actividad diaria. En ocasiones, tales decisiones están basadas en la experiencia propia, pero también el resto de individuos pueden jugar un papel importante con la información que, de manera voluntaria o involuntaria, brindan a sus conespecíficos (Valone y Templeton, 2002). Incluso en especies solitarias y sin un comportamiento social o jerárquico marcado, como es el caso de numerosos reptiles insulares, se observa el uso de la información social en la toma de

decisiones relacionadas con la alimentación (Capítulo 7). Las condiciones ambientales propias de las poblaciones de reptiles insulares, especialmente su elevada densidad poblacional y la escasez de recursos, parecen haber reforzado evolutivamente la capacidad de las especies insulares para aprovechar cualquier nuevo recurso alimenticio. Esta circunstancia parece haber favorecido el uso de la información procedente de los conespecíficos. Ya que el aprendizaje social puede tener lugar en reptiles sin una estructura social (Wilkinson *et al.*, 2010), podríamos pensar que la observación de conespecíficos explotando de manera exitosa diferentes recursos alimenticios novedosos tiene un valor adaptativo. Así, el consumo de subsidios marinos que llegan a la costa durante los temporales, especies vegetales de reciente implantación, o carroña de especies autóctonas como gaviotas o introducidas, como los conejos, e incluso restos de comida de visitantes humanos, podría extenderse rápidamente por una población insular como la de *P. lilfordi* en la isla del Aire.

En resumen, las particulares condiciones ambientales de la isla del Aire y, en general, de los enclaves microinsulares, parecen haber favorecido la aparición de toda una serie de sorprendentes conductas de obtención del alimento en la lagartija balear, de modo que estas poblaciones exhiben una ecología trófica que puede considerarse única en el conjunto de los vertebrados terrestres.

THESIS ABSTRACT

Islands characteristics determine and define its biota's traits. The isolation, the distance to mainland, the low biodiversity or the simplicity of their communities, the scarcity and unpredictability of their resources and, in general, the low predation pressure, define the development of the insular fauna, and especially of lizards (Pérez-Mellado y Pérez-Cembranos, in press). Thus, *Podarcis lilfordi*, as well as other endemic insular lizards, is a good example of the ecological release consequences. That is, the scarcity or absence of predators and competitors can be responsible for the behavioural modifications and the use of a wider array of resources than the continental ancestral form (MacArthur & Wilson, 1967). This fact not only leads to an omnivorous diet, but also to an extraordinary variability in the consumption of the resources according to its availability in the different areas of Aire Island, seasons or years under study (Chapters 4 and 5).

The inclusion of vegetal matter in the diet of insular lizards is a common phenomenon (Van Damme, 1999; Cooper & Vitt, 2002). Different animal prey may require different hunting and handling techniques and strategies (Pianka, 1966). In the same way, the consumption of such a wide variety of vegetal items would also require the display of different foraging strategies, such as licking the nectar or the pollen, biting or plucking flowers or leaves, or swallowing whole fruits (Chapter 5). Thus, the plant – reptile interactions are really diverse (Pérez-Mellado & Traveset, 1999). These interactions include from the consumption of the plant to complex pollination and dispersal mutualisms, which can influence the reptile's behaviour. That is the case

of the consumption of the thistle *Carlina corymbosa* by *P. lilfordi*. Foraging on *C. corymbosa* led to consumption not only of plant elements, but also of different proportions of flying and terrestrial prey (Chapter 5).

The use of *C. corymbosa* as a food resource has an important influence on the escape behaviour of *P. lilfordi*. The thistle is a valuable food resource, but its consumption also implies a higher predator risk, mainly due to the greater conspicuousness of a melanistic lizard on a background of yellow flowers. Nevertheless, thistles seem to be a good option as refuges against predators (Chapter 6). Here we can observe the complexity of escape behaviour, with a continuous assessment of the risks and the benefits of each activity and each option.

Definitely, every individual is continuously assessing the environment and making decisions. Sometimes, those decisions are based on personal information, but conspecifics can also provide social information, either signals or inadvertent social information (Valone & Templeton, 2002). Even in solitary species, such as insular reptiles, social information can play an important role in foraging decision-making (Chapter 7). Some environmental conditions for insular reptiles, such as its high population density and the scarcity of resources, seem to be key evolutionary factors to facilitate the exploitation of every new food resource. Maybe these circumstances helped the use of social information. It is not necessary to have a social structure to show social learning (Wilkinson et al., 2010). So, the observation of conspecifics successfully exploiting different new food resources could have an evolutionary value. In this way, the consumption of marine subsidies, new plant species, carrion of endemic or introduced animal species, or even leftovers from

human visitors, could be quickly widespread in an insular population like that of *P. lilfordi* on Aire Island.

In conclusion, the particular conditions of Aire Island and, in general, of microinsular environments, could have favoured the development of a wide variety of foraging behaviours in the Balearic lizard. As a consequence, these populations show an amazing foraging ecology.

1. INTRODUCCIÓN





INTRODUCCIÓN

1.1. LA VIDA EN LAS ISLAS

Una isla es una zona de tierra firme rodeada completamente de agua. Por analogía, se define una isla ecológica como un lugar favorable para un individuo, población o especie, rodeado de un ambiente hostil. Para los habitantes de islas geográficas, el ambiente hostil es el agua; pero también las cimas de las montañas están separadas de otros ambientes similares por valles con diferentes condiciones; incluso una flor puede ser considerada una isla desde el punto de vista ecológico, separada de otras por un espacio abierto (Fernández-Palacios, 2010). Las verdaderas islas pueden ser clasificadas según su origen en continentes isla (Australia), islas oceánicas, islas continentales, fragmentos continentales e islas fluviales (Wallace, 1880; Whittaker y Fernández-Palacios, 2007; Fernández-Palacios, 2004).

Las **islas oceánicas** son islas de formación volcánica o coralina, situadas normalmente lejos de los continentes y siempre separadas de éstos por un brazo de mar muy profundo (Wallace, 1880). Suelen ser islas pequeñas y altas, generalmente agrupadas en archipiélagos. Pueden surgir archipiélagos en puntos calientes de una placa tectónica, por subducción en el borde de placas formando los archipiélagos en arco, o bien en zonas de dorsales centro-oceánicas. Al no haber tenido nunca contacto con el continente, están pobladas por especies con mecanismos de dispersión a larga distancia. Su vida media es relativamente corta, desde unos días a 20 millones de años, desapareciendo por erosión (Whittaker y Fernández-



Palacios, 2007). En los lugares en los que la temperatura del agua es adecuada, el crecimiento de corales sobre los restos sumergidos de la isla volcánica puede formar un atolón (Darwin, 1842), que puede ser considerado también un tipo de isla oceánica. Ejemplos de islas oceánicas son las Islas Canarias, las Azores, Islandia, Madeira o Cabo Verde.

Las **islas continentales** son islas incluidas en la plataforma continental, pero separadas del continente por brazos de mar estrechos y poco profundos. En origen serían penínsulas continentales que quedaron aisladas por un aumento del nivel del mar. Persisten por lo tanto como islas durante los periodos interglaciares, normalmente entre 10000 y 30000 años. Se han separado y unido varias veces al continente desde el Pleistoceno. Sus características geológicas y biológicas son, al menos en origen, similares a las del continente (Wallace, 1880; Whittaker y Fernández-Palacios, 2007). Algunas islas de este tipo son las Islas Británicas, Java, Trinidad o Sumatra.

Los **fragmentos continentales** o **micro-continentes** son islas situadas lejos de los continentes y separadas de éste por un brazo de mar relativamente profundo, aunque tienen características geológicas similares a las de éstos. Son fragmentos de tierra que se separaron del continente por la aparición de una dorsal centro-oceánica. Suelen ser islas o grupos de islas grandes y duraderas, de 50 a más de 100 millones de años. Su fauna y flora inicial era como la del continente, pero el largo periodo de aislamiento ha permitido tanto la persistencia de algunos linajes antiguos como la aparición de nuevas especies (Wallace, 1880; Whittaker y Fernández-Palacios, 2007). Como ejemplos encontramos las Islas Baleares, Córcega y Cerdeña, Sicilia, Cuba o Madagascar.



Las **islas fluviales y lacustres** aparecen en ríos y lagos, formadas principalmente por depósitos sedimentarios. Por ejemplo, la Isla Manitoulin en el Lago Hurón, Isla Royale en el Lago Superior o la Isla de Marajó en la desembocadura del Río Amazonas.

Aunque las islas reales sólo suponen entre el 3 y el 5% de la superficie terrestre (Simberloff, 1974; Mielke, 1989; Fernández-Palacios, 2010), sus características y condiciones ecológicas, geográficas o evolutivas han atraído el interés de numerosos estudios y observaciones, desde las primeras expediciones transoceánicas (s. XV) hasta los actuales biogeógrafos, ecólogos y biólogos evolutivos. Varias características hacen de las islas sistemas de estudio muy interesantes desde el punto de vista biológico y ecológico. En primer lugar, sus límites (la línea de costa) están bien definidos y su tamaño es más reducido que los continentes (Figura 1). Por otro lado, el aislamiento ha posibilitado una serie de fenómenos ecológicos a corto plazo y evolutivos a largo plazo que son diferentes en cada isla. Además, la simplicidad de sus comunidades hace que sea más sencillo estudiar esos fenómenos en las islas que en los continentes (Simberloff, 1974; Fernández-Palacios, 2010; Whittaker y Fernández-Palacios, 2007).



Figura 1. Vista de los islotes de Poniente de Ibiza. De izquierda a derecha, Na Bosc, Es Vaixell, Na Gorra, Bleda Plana y Escull Vermell



La biota de las islas, especialmente de las más remotas, difiere de la presente en los continentes en varios aspectos, siendo en general pobres en el número de especies y desarmónicas, aunque ricas en especies endémicas. La **desarmonía**, o a veces llamada disonancia (Fernández-Palacios, 2004), supone la composición sesgada de especies y con un balance diferente respecto a la presente en un clima equivalente en el continente, incluso con notables ausencias de grupos taxonómicos completos. Esta diferencia en composición es el resultado de las diferentes habilidades de dispersión de las especies o los grupos que colonizaron la isla, dando lugar a una atenuación en el número de grupos de organismos representados a medida que aumenta el aislamiento (Gillespie y Baldwin, 2010).

La particular composición de las islas hace que las especies insulares se encuentren en un ambiente con una presencia reducida o nula de competidores y depredadores. Esto da lugar a una **liberación ecológica** (*ecological release*), que puede manifestarse de dos formas principales en las especies insulares: ampliando su nicho ecológico y con modificaciones morfológicas y comportamentales (MacArthur y Wilson, 1967; Whittaker y Fernández-Palacios, 2007; Gillespie y Baldwin, 2010). Una de las consecuencias que en ocasiones se ha asociado con la liberación ecológica y el aumento en la amplitud de nicho es la **compensación de la densidad** (*density compensation*, MacArthur *et al.*, 1972). En las islas, donde el número de especies y grupos taxonómicos es menor que en el continente (Janzen, 1973; Olesen y Valido, 2003), se espera que esos pocos grupos tengan una densidad mayor que en el continente. Las explicaciones que se han dado, unidas a la ausencia de depredadores y competidores, incluyen la posibilidad de encontrar más



comida por unidad de esfuerzo en las islas respecto al continente o el aumento de nicho, utilizando un mayor rango de hábitat y nuevas técnicas de forrajeo o elementos de la dieta (MacArthur *et al.*, 1972). De todas formas, la existencia y el grado de la compensación de densidad es variable; incluso una misma especie puede mostrar densidades mayores, comparables o menores en diferentes islas respecto al continente (MacArthur *et al.*, 1972; Whittaker y Fernández-Palacios, 2007). Al fin y al cabo, cada especie experimenta unas condiciones particulares en cada isla, como la presencia o ausencia de depredadores o competidores, o la disponibilidad de hábitats. De todas formas, aunque la liberación ecológica y la compensación de densidades no se apliquen universalmente a todas las poblaciones insulares, son una buena evidencia de la presión selectiva que pueden soportar las especies insulares.

La vida en las islas puede condicionar diversos aspectos en la morfología y comportamiento de las especies que las habitan. El **síndrome de insularidad** (*island syndrome*), definido inicialmente en roedores (Adler y Levins, 1994), agrupa un conjunto de cambios que se suelen observar en las poblaciones insulares respecto a sus parientes continentales, como cambios en la dinámica de la población, tamaño corporal, comportamiento antidepredador o rasgos vitales. MacArthur y Wilson (1967) predijeron una tendencia a la estrategia k en la reproducción de las poblaciones insulares a medida que la densidad de población aumentaba, con un menor número de crías, pero de mayor tamaño. Este cambio se ha observado en algunas especies de aves, mamíferos y reptiles, generalmente asociado a un mayor tamaño corporal de los recién nacidos (Whittaker y Fernández-Palacios, 2007; Novosolov *et al.*, 2013 y referencias incluidas). En algunos grupos taxonómicos se ha



visto un cambio en el tamaño corporal de las especies insulares respecto a sus antepasados continentales. Foster (1964) describió que los roedores tendían al gigantismo en las islas, mientras que otros grupos de vertebrados de mayor tamaño, como los lagomorfos, los carnívoros y los artiodáctilos tendían al enanismo. Van Valen (1973) llamó a este fenómeno **regla insular** o regla de las islas (*island rule*). Aunque posteriormente se ha generalizado la idea a otros grupos (ver, por ejemplo, Lomolino, 2005), no hay evidencias filogenéticas de que sea una regla que se cumpla para todos ellos (ver, por ejemplo, Meiri *et al.*, 2008). En las aves e insectos insulares se observa una tendencia a la reducción o pérdida de la capacidad de volar. Posiblemente la energía necesaria para mantener las estructuras de vuelo sería demasiado elevada en individuos que no tendrían depredadores de los que huir (Whittaker y Fernández-Palacios, 2007). También se observan ciertos cambios en el comportamiento de las especies insulares, como una relajación de la territorialidad en mamíferos, aves y reptiles (Stamps y Buechner, 1985), relajación en la conducta de escape frente a depredadores, cambios en la dieta, como el consumo de elementos vegetales por parte de lacértidos (Van Damme, 1999; Cooper y Vitt, 2002), o reducción del dimorfismo sexual (Whittaker y Fernández-Palacios, 2007 y referencias incluidas).

El contexto biótico de las especies insulares respecto al de sus equivalentes continentales incluye diferencias en sus polinizadores, dispersores, competidores, depredadores, parásitos o enfermedades. La ausencia de ciertos grupos taxonómicos y la elevada competencia intraespecífica favorece la explotación de nuevos recursos por parte de las especies insulares. Esto repercute en la polinización y dispersión de semillas de las plantas insulares, apareciendo especies supergeneralistas y



ciertas relaciones de polinización y dispersión que son raras en el continente. Así, ante la ausencia de los polinizadores y dispersores de semillas habituales en el continente, las especies animales insulares pueden ocupar esos puestos en las relaciones interespecíficas. Por ejemplo, los reptiles han adoptado en varias ocasiones el rol de polinizadores y dispersores de semillas, aunque casi exclusivamente en islas (Olesen y Valido, 2003; Whittaker y Fernández-Palacios, 2007).

1.2. LA IMPORTANCIA DE LOS RECURSOS TRÓFICOS

El comportamiento de alimentación de un animal es una cualidad fundamental que tiene grandes implicaciones en su aptitud biológica. Su tasa de crecimiento, su supervivencia y su éxito reproductor dependen en última instancia del éxito en la captura de las presas. Éste, a su vez, está unido al comportamiento de búsqueda, que influye profundamente en la variedad y número de presas encontradas (Pianka, 1966, 1973; Pietruszka, 1986). La habilidad para encontrar comida afecta por lo tanto a la ingesta de alimento y, finalmente, al balance energético de un individuo. La importancia de la obtención de alimento se manifiesta en la miríada de comportamientos que los animales despliegan para buscar, perseguir y capturar las presas. Pero los diferentes comportamientos de búsqueda también suponen unos costes, de modo que la duración del tiempo invertido en forrajear y el tipo de hábitat en el que un animal busca comida afecta al riesgo de depredación y a la habilidad de evitar a los depredadores (Huey y Pianka, 1981). No sorprende entonces que el estudio del comportamiento de forrajeo haya sido un tema importante en ecología y biología evolutiva (Miles *et al.*, 2007).



Se considera el año 1966 como un punto de inflexión en el estudio del comportamiento de forrajeo animal. En ese año, en el mismo número de la revista *The American Naturalist*, se publicaron dos trabajos que marcaron el inicio de la llamada Teoría Óptima de Forrajeo (*Optimal Foraging Theory*, MacArthur y Pianka, 1966; Emlen, 1966). La nueva idea era que las estrategias de alimentación debían ser entendidas como tendencias que evolucionaban por selección natural para maximizar la energía neta ganada por unidad de tiempo invertida en conseguir alimento. Durante las décadas de 1970 y 1980 surgieron varios estudios proponiendo y modificando modelos de optimización en la elección de presas (Teoría de la Dieta Óptima, MacArthur y Pianka, 1966; Emlen, 1966; ver revisión en Schoener, 1987), la elección de las parcelas en las que alimentarse (MacArthur y Pianka, 1966; Schoener, 1974) o el momento óptimo para abandonar una zona de forrajeo y buscar otra (Teorema del Valor Marginal, Charnov, 1976). Aunque la terminología cambia ligeramente según los autores, los modelos óptimos de forrajeo se podrían resumir con la frase “elije la opción que maximice el objetivo, teniendo en cuenta las limitaciones presentes” (Ydenberg *et al.*, 2007).

A partir de los años ochenta del siglo XX, surgieron numerosas críticas a la Teoría Óptima de Forrajeo (ver, por ejemplo, Pyke, 1984; Gray, 1987; Pierce y Ollason, 1987); sin embargo, comenzaron a incorporarse también nuevos conceptos en el estudio del comportamiento de forrajeo. Quizás el más importante es el de la valoración de los riesgos de depredación durante el forrajeo. Para la mayoría de animales, son raras las oportunidades de concentrarse en una actividad excluyendo otras. En determinadas ocasiones, pueden separar la alimentación de otras actividades, como el cortejo, pero la supervivencia es un trabajo a tiempo



completo; no se pueden permitir descuidar el comportamiento antidepredador (Ydenberg *et al.*, 2007). Por lo tanto, se dan situaciones de compromiso entre las ganancias y las pérdidas de las actividades que tengan que desarrollar mientras se alimentan. Teniendo esto en cuenta, el término “comportamiento de forrajeo” no debería restringirse sólo a los mecanismos de alimentación, sino considerar también otras actividades que los limitan o modifican, como el comportamiento antidepredador (Lima y Dill, 1990).

Otro de los conceptos a los que se empezaron a prestar atención es el de la dependencia de estado (*state dependence*), es decir, que las variables de estado, como el hambre, la temperatura corporal o las reservas grasas disponibles, pueden influir en las elecciones tácticas que toma un animal al alimentarse (Ydenberg *et al.*, 2007).

El tercer avance conceptual fue incorporar las ideas de la Teoría de Juegos en el forrajeo, creando la idea de los juegos de forrajeo (*foraging games*), en los que se incluyen las relaciones depredador-presa o las consecuencias del forrajeo social, como la competencia o las relaciones productor-gorrón (*producer-scrounger*, Barnard y Sibly, 1981; Ydenberg *et al.*, 2007). Los modelos clásicos de dieta y de parcelas asumían que los animales tenían un conocimiento perfecto de los parámetros del modelo, como el valor energético de una presa, el tiempo necesario para manipularla, o el valor residual de una parcela. Sin embargo, es una presunción que no suele ser cierta. Lo más común es que un individuo obtenga información sobre el medio en el que vive a medida que lo explota, y que esa información influya en sus acciones posteriores (Green, 1980; McNamara, 1982). Además, otros individuos, de la misma especie



o de otra diferente, pueden dar información útil sobre la calidad del medio, lo que se conoce como información social (Dall *et al.*, 2005, ver más adelante).

1.3. ESTRATEGIAS DE OBTENCIÓN DE ALIMENTO

La evolución y ecología del comportamiento de forrajeo ha sido un tema muy estudiado desde la década de 1960. Pianka (1966) fue el primero en dicotomizar el modo de forrajeo, diferenciando los depredadores al acecho (*sit-and-wait*) de los buscadores activos (*actively foraging*). Los **depredadores al acecho** se consideran sedentarios, que esperan en un lugar más o menos fijo a que la presa entre en su campo de acción para entonces atacar; por el contrario, los **forrajeadores activos** pasan la mayor parte del tiempo moviéndose, buscando activamente presas (Pianka, 1966; Schoener, 1969; Huey y Pianka, 1981). Este contraste se ha aplicado en numerosas ocasiones tanto en vertebrados como en invertebrados, y algunos organismos parecen encajar muy bien en una u otra categoría. Sin embargo, la mayoría de los autores actualmente reconocen la existencia de un patrón continuo en el que esas estrategias ocupan los extremos, con una gran variedad de comportamientos intermedios (ver, por ejemplo, Magnusson *et al.*, 1985; Perry, 1999, 2007; pero ver también McLaughlin, 1989; Cooper, 2005, 2007a).

La visión dicotómica de los modos de forrajeo dio lugar al estudio de las consecuencias biológicas que podía tener tal variación en el



comportamiento de alimentación (Huey y Pianka, 1981), originando una amplia literatura sobre el tema (ver revisiones en Perry y Pianka, 1997; Reilly *et al.*, 2007). Este conjunto de características asociadas con uno u otro modo de forrajeo ha recibido el nombre de **paradigma del modo de forrajeo** (*foraging mode paradigm*) o **hipótesis del síndrome** (*syndrome hypothesis*, McLaughlin, 1989), sugiriendo que los dos tipos de estrategia son parte de un conjunto más amplio de diferencias comportamentales, ecológicas, fisiológicas y morfológicas. Entre estas diferencias se incluyen la dieta, el comportamiento antidepredador, la velocidad y resistencia en la carrera, el comportamiento termorregulador, la fisiología y el metabolismo, el plan corporal y la morfología, la capacidad de quimiorrecepción, la selección de hábitat, el modo de reproducción y otras más (Huey y Pianka, 1981; Perry, 1999 y referencias incluidas). Sin embargo, la filogenia es un factor importante en los análisis de los comportamientos de forrajeo (Perry y Pianka, 1997; Perry, 1999, 2007). Así, entre los lagartos, los Iguania son mayoritariamente cazadores al acecho que responden mejor a estímulos visuales de sus presas, a las que cazan con la lengua prensil. Sin embargo, los Autarchoglossa exhiben un amplio rango de comportamientos, incluyendo el de forrajeadores activos, que usan tanto señales visuales como químicas para detectar a las presas, a las que capturan principalmente con las mandíbulas, mientras su lengua se ha especializado en otras funciones, como la detección de señales químicas (Cooper, 1995, 1997, 2007b). Por lo tanto, la aprehensión lingual obligada parece ser un carácter ancestral en lagartos, mientras que la aprehensión mandibular obligada evolucionó en los Scleroglossa con la pérdida de la aprehensión lingual, asociada al uso de la lengua en nuevas funciones, como la limpieza en Gekkota y la percepción química en Autarchoglossa (Schwenk, 2000). Sin embargo, el paradigma del modo



de forrajeo es más complejo de lo que aparenta. Lo que parecía una clara separación filogenética de modos de forrajeo (Pianka y Vitt, 2003; Vitt *et al.*, 2003) está repleta de excepciones en clados mayores, al menos en los reptiles, sugiriendo la pérdida o el múltiple origen de los rasgos a menudo asociados al modo de forrajeo (ver, por ejemplo, Cooper, 1997; Cooper *et al.*, 1997).

Aunque se acepte la existencia del continuo en los modos de forrajeo, se siguen categorizando las especies en uno de los dos modos por su sentido práctico (Cooper, 2007a). Con el uso de variables cualitativas se puede dar el caso de incluir a una misma especie en los dos tipos de forrajeo, según el autor o las especies con las que se compare. Por eso es importante el uso de variables cuantitativas para describir el comportamiento de las especies que no se encuentran en uno de los dos extremos, además de reducir los malentendidos y proporcionar mayor rigor estadístico (Perry, 2007). Por ello, se han propuesto numerosas variables para identificar y categorizar los dos modos de forrajeo, buscando un punto de corte que pudiera separar ambos extremos.

Las variables más usadas son el porcentaje de tiempo en movimiento (PTM) y el número de movimientos por minuto (MPM, Pianka *et al.*, 1979; Huey y Pianka, 1981; McLaughlin, 1989; Perry, 1999, 2007). Se considera que fue McLaughlin (1989) quien propuso por primera vez el valor de $MPM = 1.0$ como punto de corte para separar los forrajeadores activos de los cazadores al acecho, pero no parece haber una propuesta firme en el punto de corte de PTM, que estaría entre el 10 y el 25 % según los autores (McBrayer *et al.*, 2007 y referencias incluidas). Sin embargo, ninguno de estos estudios ha comprobado empíricamente la



existencia de un paréntesis o hueco en ninguna de las dos variables que permita dicotomizar el modo de forrajeo (McBrayer *et al.*, 2007). Otras variables sugeridas se basan en el número de cazas realizadas, como el porcentaje de ataques con éxito en movimiento (PAM, Cooper y Whiting, 1999), o el número de ataques mientras el depredador está parado (AWS, McBrayer *et al.*, 2007). También se han usado como descriptores otras variables como la velocidad media, la velocidad en movimiento o la duración media de los movimientos (Cooper *et al.*, 2005).

1.4. COMPORTAMIENTO ANTIDEPREDADOR

El riesgo de depredación es una parte integral del proceso de toma de decisiones, ya que la mayoría de los animales son potenciales presas de otros. Por eso, cuando un animal toma decisiones relacionadas con la alimentación, no están sólo relacionadas con la ingesta eficiente de comida, sino también con el riesgo de ser depredado. Sin embargo, aunque en ocasiones se entienda que el riesgo de depredación actúa como una restricción sobre el comportamiento de forrajeo (ver, por ejemplo, Milinski, 1986), también se podría argumentar que la necesidad de alimentarse es una restricción para la evasión de depredadores. El hecho es que ni la alimentación ni la depredación se limitan la una a la otra. Al alimentarse, cada individuo puede situar su comportamiento en un continuo entre la maximización energética (renunciando a la evasión de los depredadores) y la minimización del riesgo (renunciando a la alimentación). Ninguno de los dos extremos es en principio deseable, pero no hay nada que limite al animal para elegir uno de ellos (Lima y Dill, 1990).



Para poder realizar las actividades necesarias y a la vez evitar a los depredadores, los mecanismos antidepredadores deben combinar tanto las adaptaciones morfológicas como la toma de decisiones. Es decir, un individuo debe valorar en cada momento el riesgo de depredación y los costes y beneficios asociados a cada opción de comportamiento (Lima y Dill, 1990). La Teoría Clásica de Escape (Ydenberg y Dill, 1986) predice que la presa huirá en el momento en que el depredador se acerque a una distancia tal que el riesgo de depredación iguale a los costes de escapar. Un modelo matemático más reciente (Cooper y Frederick, 2007) predice que el momento de inicio de la huida tendrá lugar cuando el depredador se encuentre a una distancia tal que la aptitud biológica de la presa sea máxima, definida a su vez por el riesgo de captura y los beneficios de permanecer en el sitio. Aunque difieren cuantitativamente, los dos modelos reflejan la misma idea y son cualitativamente iguales para muchos factores que afectan al riesgo de depredación y al coste de huir. Ambos definen la distancia de acercamiento o **distancia de inicio de la huida (FID, Flight Initiation Distance)** como la distancia a la que se encuentra el depredador de la presa en el momento en que ésta inicia la huida. Para la presa, el precio de permanecer en el sitio y no huir es la disminución de la probabilidad de supervivencia a medida que el depredador se acerca. Por otra parte, en el coste de huir se incluye la energía gastada en la huida y las oportunidades perdidas en la actividad que se estuviera realizando, como alimentación, reproducción o termorregulación. Este coste de huida es menor cuanto menor es la distancia de acercamiento. Por tanto, en una situación en la que el coste de permanencia sea mayor que en otra, la distancia de acercamiento también lo será, mientras que si el coste de huida es mayor, la distancia de acercamiento será menor (Figura 2).

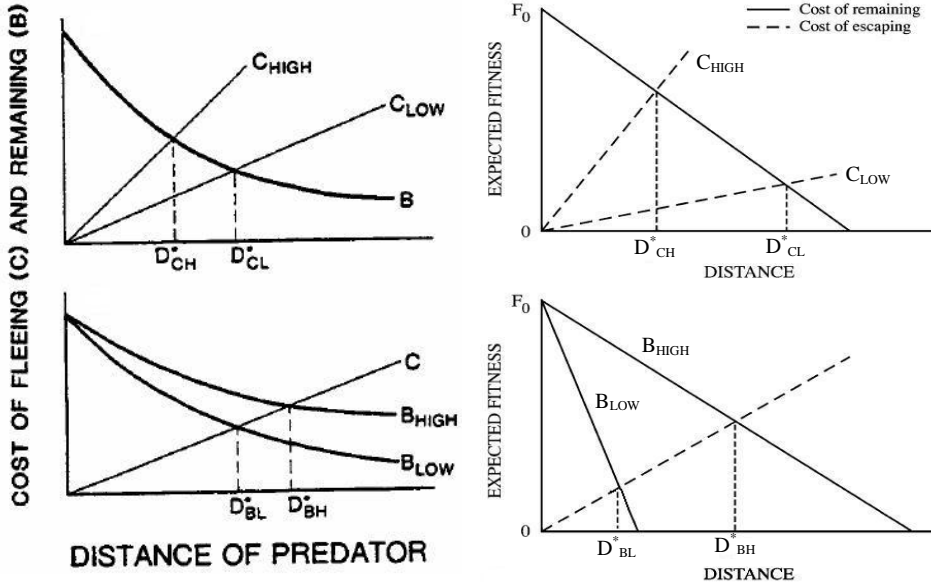


Figura 2. Representación de los costes de permanencia y de huida frente a la distancia del depredador, según la teoría clásica de escape. El coste de permanencia (B) cuando un depredador está a una distancia D es directamente proporcional al riesgo de captura, que alcanza el máximo (F_0) cuando $D=0$. Los costes de huir (C) aumentan con la distancia del depredador. El punto de corte entre ambas funciones define la distancia óptima de acercamiento (D^*). Para un coste de permanencia fijo (gráficas superiores), un aumento en el coste de huida hace disminuir la distancia óptima de acercamiento ($D_{CH}^* < D_{CL}^*$), mientras que para un coste de huida fijo (gráficas inferiores), el aumento en el coste de permanencia hace aumentar la distancia óptima de acercamiento ($D_{BH}^* > D_{BL}^*$). Tomado de Ydenberg y Dill (1986; izquierda) y modificado de Cooper y Frederick (2007; derecha)

A las ideas iniciales de la Teoría Clásica de Escape se han ido añadiendo otras variables a tener en cuenta como parte de la decisión de huida, además de la FID. Las más comúnmente estudiadas son la distancia de alerta, la **distancia de huida (DF, distance fled**, la distancia que recorre la presa en su primer movimiento de huida), la posibilidad de usar un refugio, el tipo de refugio o el tiempo pasado en el refugio hasta retomar la actividad. Además, estas decisiones están influidas por los factores de riesgo y los costes de la huida, así como las características de la presa y del depredador (Figura 3) (Cooper, 2003, 2011; Stankowich y Blumstein, 2005).

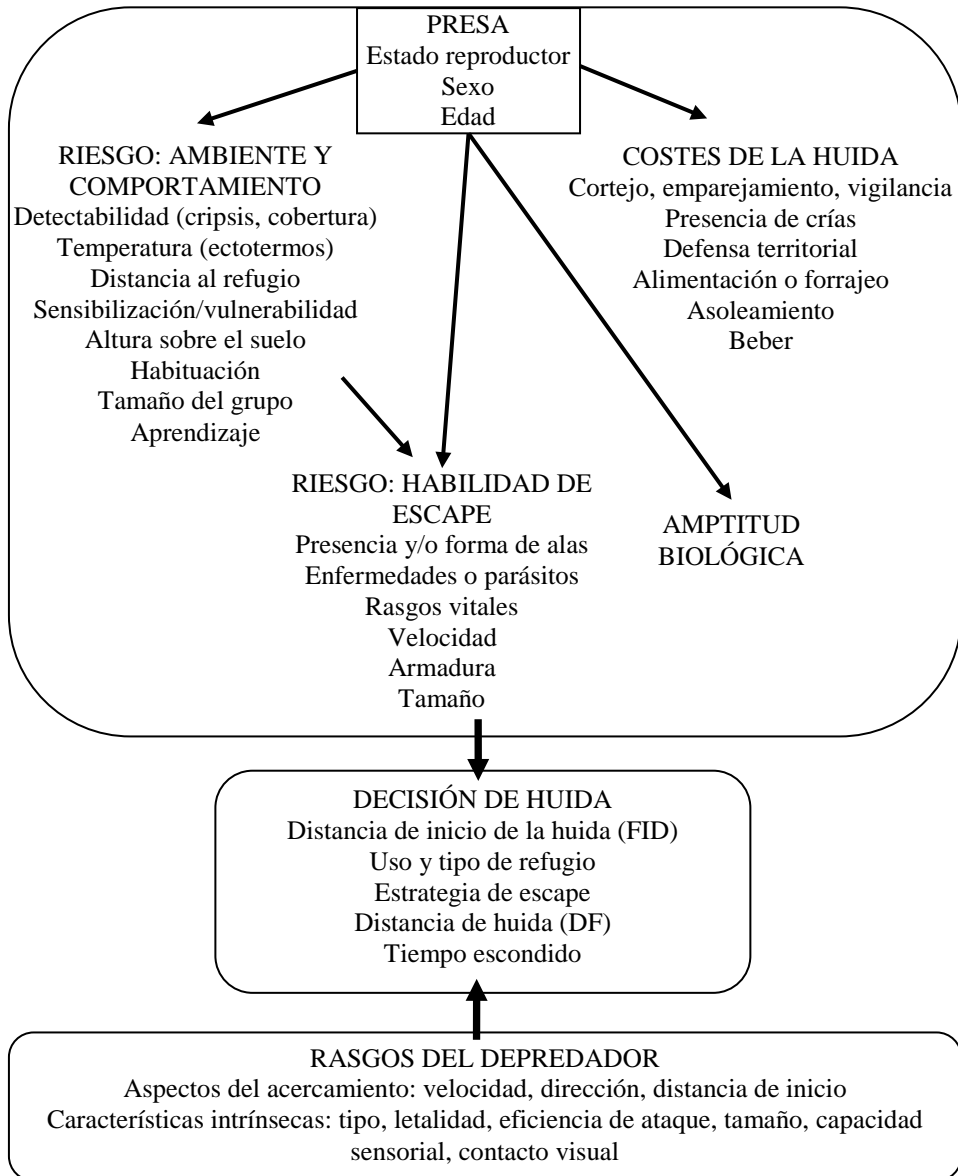


Figura 3. Las decisiones de huida de una presa están basadas en su valoración del riesgo de ser depredado, los costes de escapar y su aptitud biológica. La edad, el sexo y el estado reproductor de la presa afectan indirectamente a sus decisiones de escape por medio de la modificación de los factores de riesgo, costes y aptitud biológica, que influyen directamente en la decisión de huida. Los rasgos del depredador influyen en las decisiones de huida de manera independiente a las características de la presa. Sin embargo, las relaciones entre las características de la presa y del depredador son importantes. Por ejemplo, la presa podría usar diferentes estrategias de escape o distancia de inicio de la huida cuando se aproxime un depredador incapaz de detectar la cripsis que cuando se aproxime uno con ciertas capacidades sensoriales que reduzcan la efectividad de la cripsis. Modificado de Cooper (2011)



1.5. CONDUCTA SOCIAL Y USO DE LA INFORMACIÓN

Los animales tienen que tomar decisiones continuamente a lo largo de sus vidas, como dónde vivir (elección de hábitat, migración), con quién interactuar (elección de pareja, defensa de territorio o de recursos) o qué comer (elección de dieta, explotación de parcelas; Valone y Templeton, 2002; Dall *et al.*, 2005; Schmidt *et al.*, 2010). En el campo del comportamiento de forrajeo en particular, se ha prestado bastante atención a entender cómo los individuos toman varios tipos de decisiones (Stephens y Krebs, 1986). Para los forrajeadores activos, el encontrar e ingerir comida es un proceso complejo con una secuencia de opciones: cuándo y dónde buscar comida, qué elementos ingerir y cuáles evitar, cómo manipular el alimento para evitar posibles elementos protectores (espinas, conchas o defensas químicas), cuándo abandonar el lugar de forrajeo para buscar otro, etc. (Galef y Giraldeau, 2001). Todas estas tomas de decisiones requieren valorar el rango de opciones disponible en cada caso, las posibles consecuencias de tomar cada alternativa o el comportamiento y situación de otros animales (Dall *et al.*, 2005). Los primeros trabajos sobre ecología del comportamiento asumían que los individuos tienen un conocimiento total del medio que les rodea (por ejemplo, Charnov, 1976). Sin embargo, las características ecológicas pocas veces son completamente predecibles, debido a condiciones meteorológicas cambiantes, el comportamiento de otros organismos u otros factores que se escapan del control directo y la experiencia de un animal (Dall *et al.*, 2005). Por eso, los tratamientos teóricos posteriores sobre explotación de recursos, especialmente el alimento, se han centrado en investigar cómo los forrajeadores con información limitada estiman la



calidad de las parcelas que explotan (Oaten, 1977, McNamara, 1982; Valone, 1991, 2006 y referencias incluidas). Según la fuente de información que usen, se habla de forrajeadores bayesianos (McNamara y Houston, 1980) o forrajeadores clarividentes (*prescient foragers*, Valone y Brown, 1989). En cualquier caso, los individuos deben combinar información previa sobre el medio que les rodea con la información de muestreo que recogen mientras usan un recurso o desarrollan una actividad (ver, por ejemplo, las revisiones de Dall *et al.*, 2005 y Valone, 2006).

Normalmente, los forrajeadores solitarios deben obtener nueva información muestreando directamente el medio, durante la búsqueda y explotación de comida, lo que se conoce como **información personal** (Valone, 1991). Sin embargo, los animales que se alimentan en grupo tienen acceso a una fuente de información adicional, la obtenida por otros individuos en sus actividades diarias y que ellos pueden aprovechar. La **información adquirida socialmente** (*socially acquired information*) o información social es cualquier información obtenida por la observación del comportamiento de otros individuos (Valone y Templeton, 2002; Giraldeau *et al.*, 2002; Figura 4). Esta información social puede ser transmitida en forma de señales (*signals*) o de indicadores (*cues*). Las **señales** son acciones o estructuras que se emiten deliberadamente para modificar el comportamiento del receptor, que han evolucionado precisamente por ese efecto y que son efectivas porque la respuesta del receptor también ha evolucionado (Maynard Smith y Harper, 2003; Dall *et al.*, 2005; Baude *et al.*, 2011). Además, deben ofrecer, en promedio, un beneficio tanto para el emisor como para el receptor de la señal, lo que distingue a la señalización de la coacción. Sin embargo, los **indicadores**



son cualquier característica del mundo, animado o inanimado, que puede ser usada por un animal como una guía para acciones futuras (Maynard Smith y Harper, 2003). Algunos autores (por ejemplo, Galef y Giraldeau, 2001) restringen el significado de indicadores a los rasgos comportamentales de los animales que son usados por otros. Distinguen así los indicadores de los **signos** (*signs*), consecuencias residuales del comportamiento de un animal que pueden alterar el comportamiento de otro individuo, como restos de comida, heces o huellas. La información social obtenida de otros individuos a través de indicadores se conoce como **información social involuntaria** (ISI, del término anglosajón *Inadvertent social information*, Danchin *et al.*, 2004), pues la emiten los

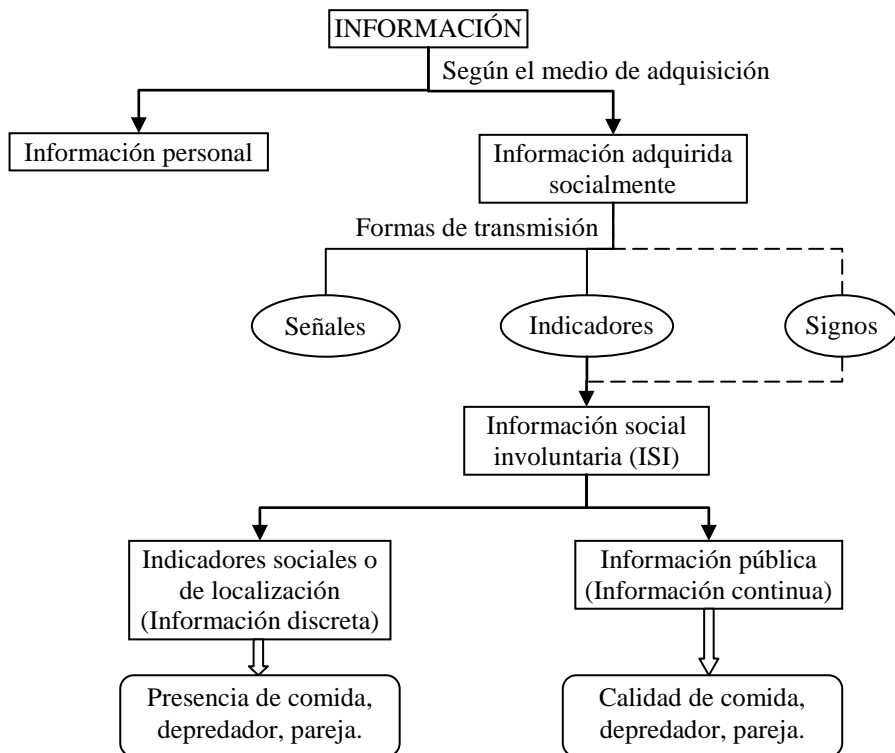


Figura 4. Tipos de información obtenida por los animales. Ver el texto para las definiciones. La línea discontinua indica que no todos los autores diferencian signos de indicadores. En ocasiones, es difícil separar la obtención y el uso de información pública y de indicadores sociales



animales de manera involuntaria mientras están inmersos en otras actividades. Dentro de ésta, podemos distinguir indicadores sociales (Dall *et al.*, 2005) o indicadores de localización (Danchin *et al.*, 2004) e información pública (Valone, 1989; Danchin *et al.*, 2004; Dall *et al.*, 2005). Los **indicadores sociales o de localización** derivan de las decisiones tomadas por otros individuos y proporcionan información discreta sobre la presencia o ausencia de alguna característica (comida, depredador, etc.; Danchin *et al.*, 2004; Dall *et al.*, 2005). Así, el uso de estos indicadores puede dar lugar a comportamientos como la atracción social, la intensificación local (*local enhancement*) o el aprendizaje social (Danchin *et al.*, 2004; Bonnie y Earley, 2007). Por otro lado, la **información pública** es la información continua sobre la calidad de un recurso que es adquirida indirectamente al observar el comportamiento de otros individuos (Valone, 1989; Valone y Templeton, 2002; Danchin *et al.*, 2004; Dall *et al.*, 2005). Generalmente se considera que los indicadores de localización se detectan a cierta distancia del recurso, mientras que la información pública se adquiere y se usa una vez que se accede al recurso, por ejemplo para valorar el momento de dejar de explotar una parcela de alimento y cambiar a otra más productiva (Valone y Templeton, 2002). Sin embargo, en la práctica es difícil decidir en qué momento los animales usan uno u otro tipo de información, y hasta qué punto éstas son independientes (Lotem y Winkler, 2005).

La información adquirida socialmente tiene las ventajas de que se obtiene más rápidamente y a menor coste (tanto energético como de riesgos de depredación, oportunidades perdidas, etc.) que la personal. Sin embargo, hay situaciones en las que los individuos deben elegir cuál de los dos tipos de información usar. En primer lugar, es posible que los



animales no sean capaces de recoger de manera simultánea información personal y social debido a ciertas limitaciones cognitivas o físicas (Giraldeau *et al.*, 2002; Rieucou y Giraldeau, 2011). Otra opción es que la información recibida por las dos fuentes sea contradictoria (Rieucou y Giraldeau, 2009). En estos casos, parece que la información social no es siempre fiable y ventajosa, sino que en determinadas circunstancias los animales eligen preferentemente el uso de la información personal (Giraldeau *et al.*, 2002; Kendal *et al.*, 2005; Rieucou y Giraldeau, 2011 y referencias incluidas). La **hipótesis de la información costosa** (*costly information hypothesis*, Boyd y Richerson, 1985) propone que los individuos serán más propensos a confiar en la información social si carecen de la información personal necesaria para tomar las decisiones que si poseen información personal relevante. En general, parece que los animales usan la información social como un plan B, cuando la información personal es difícil o costosa de obtener, poco fiable o fue tomada hace demasiado tiempo y se considera caducada (Laland, 2004, Rieucou y Giraldeau, 2011 y referencias incluidas). Además, no todos los tipos de información social tienen la misma calidad, de manera que, cuando pueden elegir entre información pública e indicadores sociales, los animales prefieren la primera (Giraldeau *et al.*, 2002; Coolen *et al.*, 2005). Cuando el uso simultáneo de ambos tipos de información no es posible, los individuos de una población se dividirán en usuarios de información social y usuarios de información asocial, dando lugar a una mezcla evolutivamente estable de los dos tipos de usuarios de información, en un juego de **productores-gorriones** (*producers-scroungers*, Barnard y Sibly, 1981). Un peligro potencial del uso de la información social son las **cascadas informativas** (*informational cascades*, Bikhchandani *et al.*, 1992). El uso secuencial de indicadores



sociales en un grupo puede iniciar una cascada de decisiones en la que la información adquirida socialmente invalida y se antepone a la información personal. Una vez iniciada la cascada, los individuos copian la decisión a ciegas, lo que normalmente lleva a una elección correcta, pero que también puede dar lugar a errores (ver, por ejemplo, Giraldeau *et al.*, 2002). Ejemplos de cascadas informativas son las falsas llamadas de alerta, la elección de dormideros o la elección de pareja (Giraldeau *et al.*, 2002).

Los indicadores obtenidos de los conespecíficos, productos de su implicación en actividades cotidianas, son la base de casi todas las formas conocidas de aprendizaje social en vertebrados sobre cuándo, dónde, cómo y qué comer (Galef y Giraldeau, 2001). El **aprendizaje social** se refiere al aprendizaje que es facilitado por la observación de, o interacción con, otro animal (normalmente un conespecífico) o sus productos (Box, 1984; Galef, 1988; Heyes, 1994; Hoppitt y Laland, 2013), entendiendo por aprendizaje el cambio que se produce en un animal a causa de una experiencia vivida en un momento dado, t_1 , y que es detectable más tarde, t_2 , en el comportamiento de dicho animal (Rescorla, 1988). Aunque las primeras observaciones de aprendizaje animal se atribuyen a Aristóteles, es a partir de la segunda mitad del s. XIX cuando este campo comienza a crecer, con los trabajos de Darwin, Romanes, Morgan y Thorndike (ver las revisiones de Galef, 1988 y Hoppitt y Laland, 2013). Actualmente el estudio del aprendizaje social animal abarca desde la psicología hasta la antropología y la zoología, con diferentes puntos de vista y enfoques, y a menudo sin consenso en la clasificación o las definiciones de sus categorías y mecanismos (ver, por ejemplo, Heyes, 1994; Galef, 1996; Zentall, 2006; Hoppitt y Laland, 2013).



El estudio del comportamiento social en vertebrados ha puesto de manifiesto una amplia variación, tanto en complejidad como en frecuencia, de las interacciones sociales, situando a cada especie en algún punto del espectro entre predominantemente solitaria y altamente social (Tinbergen, 1953; Doody *et al.*, 2013). Se suelen considerar a las aves, mamíferos y, en menor medida, peces, como los grupos de vertebrados más sociales (Doody *et al.*, 2013 y referencias incluidas). Los reptiles son a menudo estereotipados como solitarios y agresivos, sin cuidados parentales o agregaciones sociales estables, con poca variedad de comportamientos sociales más allá del territorialismo y las jerarquías de dominancia (Doody *et al.*, 2013). Sin embargo, el comportamiento social de los reptiles es mucho más amplio. Así, encontramos ejemplos de especies con cuidados parentales en cocodrilos y tortugas, cooperación entre familiares en iguanas, caza cooperativa en cocodrilos y serpientes marinas, monogamia, vigilancia de pareja en lagartos, comunicación por señales en tortugas y cocodrilos, atracción hacia los conoespecíficos e incluso ejemplos de aprendizaje social (Doody *et al.*, 2013 y referencias incluidas).

1.6. OBJETIVOS

El objetivo general de esta tesis es explorar la dieta, las estrategias de obtención de alimento y otros aspectos del comportamiento relacionado con el forrajeo de la lagartija balear, *P. lilfordi*, en la Isla del Aire, un ambiente donde la presencia y abundancia de recursos es

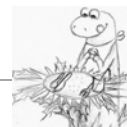


impredecible. En concreto, los objetivos de cada capítulo son los siguientes:

- 1- Confirmar la validez del análisis de muestras fecales para la obtención de datos en los estudios de dieta de lacértidos y sus ventajas frente a otras alternativas como el análisis de contenidos estomacales.
- 2- Analizar la variedad en la dieta de *P. lilfordi* en la isla del Aire y su variabilidad según la zona, en año o el mes estudiados.
- 3- Describir las técnicas de obtención de alimento y el comportamiento de alimentación de *P. lilfordi* cuando forrajea sobre las inflorescencias del cardo cuco, *C. corymbosa*, así como la influencia de este consumo en el resto de los elementos de la dieta.
- 4- Analizar cómo afecta el consumo de *C. corymbosa* en la conducta antidepredadora de *P. lilfordi*.
- 5- Probar si *P. lilfordi* usa a sus conespecíficos como fuente fiable de información para acceder a un recurso alimenticio.

2. MATERIALES Y MÉTODOS





MATERIALES Y MÉTODOS

2.1. ZONA DE ESTUDIO

2.1.1. Islas Baleares

Las Islas Baleares se encuentran en el Mediterráneo Occidental. Geográficamente se distinguen las Pitiusas (Ibiza, Formentera y sus islotes adyacentes), al sur y las Gimnesias (Menorca, Mallorca, Cabrera y sus islotes adyacentes), al norte. Durante el Mesozoico estuvieron bajo el nivel del agua, mientras que durante el Eoceno y el Oligoceno estuvieron unidas a tierra firme durante ciertos periodos de tiempo, primero a Europa y luego a África (Alcover, 2010).

De acuerdo con el registro fósil, podemos distinguir dos importantes episodios de la fauna insular: un primer episodio poco documentado, que se sitúa en el Mioceno medio y superior, y un segundo episodio durante el Plioceno y el Pleistoceno, con varios eventos de colonización y extinción (Alcover, 2010). Los restos fósiles del primer episodio encontrados en Mallorca y Menorca indican que éstas estaban entonces aisladas del continente. Esta condición insular se aprecia en la cantidad de endemismos encontrados, la presencia de pequeños mamíferos y tortugas gigantes y la ausencia de restos de mamíferos carnívoros. El segundo episodio de fauna insular comienza tras la crisis de salinidad del Messiniense, al final del Mioceno.



Hace unos 5.7 Ma se produjo la colisión de las placas tectónicas africana y europea, cerrando la conexión entre el Mar Mediterráneo y el Atlántico. La bajada de más de 1000 metros del nivel del Mar Mediterráneo (Hsu *et al.*, 1973) supuso la formación de un desierto con grandes depósitos de evaporitas en la cuenca. Si alguna especie de la fauna miocénica sobrevivió hasta este momento, debió extinguirse entonces. Sin embargo, este episodio marca también el inicio de la colonización de las Baleares por los ancestros del segundo grupo de fauna insular, algunos de cuyos descendientes han llegado hasta nuestros días. Se calcula que el final de la crisis ocurrió hace unos 5.35 Ma (Krijnsman *et al.*, 1999), cuando se abrió el Estrecho de Gibraltar, inundando de nuevo toda la cuenca del Mediterráneo en muy poco tiempo. La subida del nivel del mar separó dos grupos de islas en el archipiélago Balear, que han permanecido separadas desde entonces: las Gimnesias y las Pitiusas. Desde entonces, la evolución de la fauna y de la flora ha sido diferente en los dos grupos. Hay datos fósiles de cinco mamíferos, un ave y siete reptiles del principio del Plioceno en Mallorca, así como dos mamíferos, varios reptiles (incluyendo representantes del género *Podarcis*), un anfibio y varias aves en Menorca (Alcover, 2010). Es posible que ocurriera un recambio de la fauna hace 2.6 – 2.7 Ma (Shackleton *et al.*, 1984), coincidiendo con las glaciaciones. Posteriormente, durante el Pleistoceno y el Holoceno, en la fauna de las Gimnesias destaca una especie de cabra (*Myotragus*), un ratón (*Eliomys*) y una musaraña (*Asoriculus*) gigantes, un anfibio (*Alytes muletensis*) y una lagartija (*Podarcis lilfordi*). Sin embargo, las Pitiusas eran las únicas islas del Mediterráneo sin mamíferos terrestres; su fauna estaba representada principalmente por las aves, murciélagos y la lagartija de las Pitiusas, *Podarcis pityusensis*, que era el único vertebrado terrestre. Durante las



glaciaciones del Pleistoceno las islas e islotes dentro de cada uno de estos dos grupos se unieron, con la posibilidad de intercambiar fauna, mientras que en los períodos interglaciares volvían a separarse. La glaciación de Würm supuso el último episodio de unión del conjunto de las Pitiusas, por un lado, y de las Gimnesias por otro (Cuerda, 1975). Al finalizar, hace 10000 años, la progresiva subida del nivel del mar hizo que las islas principales y sus islotes se fueran separando. En el caso de Menorca, los islotes que la rodean se separaron hace entre 7000 y 2000 años (Pretus *et al.*, 2004). Finalmente, los humanos colonizaron las Baleares entre los años 2350 y 2150 a.C. (Alcover, 2008), siendo los responsables del gran cambio de fauna que supuso la extinción de gran parte de la conocida hasta entonces. La introducción de ofidios y carnívoros, antes ausentes en las islas, probablemente supuso la extinción de *P. lilfordi* en las islas principales de Mallorca y Menorca, entre los años 300 y 50 a.C. (Alcover, 1988; Sanders, 1984). Como consecuencia, sólo tres especies de los vertebrados baleares del Mioceno han llegado hasta nuestros días: las dos lagartijas, *P. pityusensis* y *P. lilfordi*, y el sapo partero balear o *ferreret*, *A. muletensis* (Alcover, 2010).

2.1.2. Isla del Aire

La Isla del Aire se encuentra situada a unos 1000 m de la costa sureste de Menorca. Se calcula que quedó aislada de la isla principal de Menorca hace unos 5000 - 8000 años (Fairbridge, 1960; Lumley, 1976; Pretus *et al.*, 2004), debido a la subida del nivel del mar tras la glaciación de Würm. Tiene forma alargada en dirección Este – Oeste, con una superficie de 34 ha y 3510 m de perímetro (Varios Autores, 2004;



Dirección General del Catastro, 2014; SITIBSA, 2014), con sustrato calcáreo como la costa sur de Menorca y una ligera pendiente en sentido Norte – Sur, alcanzando una altura máxima de 15 msnm en los acantilados de la zona sur. La zona más occidental forma una península de unas 10 ha conectada con el resto de la isla por un istmo de unos 90 m de anchura. En la zona norte se distingue también otra península más pequeña. La isla dispone de un muelle que facilita el acceso, así como un faro en la zona sudoriental, comunicados por un estrecho camino de unos 460 m de longitud. En el puerto se mantiene una caseta propiedad de Autoridad Portuaria de Baleares. Junto al faro se encuentran los restos de las antiguas viviendas de los fareros, en desuso desde 1976, tras su automatización (Autoridad Portuaria de Baleares, 2010). Éstas son las únicas edificaciones de la isla, además de los restos de un muro en la zona norte y los de un par de casas derruidas, cerca del recinto del faro y en la zona del puerto.

Menorca tiene un clima mesomediterráneo, con temperaturas medias mínimas en invierno de 7.5°C y máximas en verano de 28.9°C, manteniendo una media anual de 17.2°C (AEMET, 2012). La precipitación anual ronda los 550 mm, aunque su distribución es marcadamente estacional. Los meses de otoño y, en menor medida, los de invierno, son los más lluviosos, con unos 70 mm de media mensual, mientras que los meses de verano son los más secos, con tan sólo 12 mm de media mensual (AEMET, 2012). En el faro de la Isla del Aire hay una estación pluviométrica, según la cual la precipitación media anual apenas sobrepasa los 400 mm (Franquesa i Balcells *et al.*, 2011).



Estas características geológicas, geográficas y climáticas, junto a los frecuentes vientos y las interacciones con la fauna determinan el crecimiento y desarrollo de ciertas especies y comunidades vegetales que conforman el paisaje de la Isla del Aire, con un predominio de la vegetación xerohalófila (Figura 5). La explotación agrícola y ganadera tuvo lugar de una forma continua desde la creación del faro en 1860 y la consecuente instalación de las familias de fareros, hasta mediados del siglo XX. En 1996 se retiró el último rebaño de cabras que pastoreaba allí (Varios Autores, 2004). La Isla del Aire se encuentra protegida a nivel europeo dentro de la Red Natura 2000, con las denominaciones de LIC (Lugar de Interés Comunitario; Unión Europea, 2009) y ZEPA (Zona de Especial Protección para las Aves; Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente, 2013).

Los primeros metros junto a la costa de la Isla del Aire, zonas habitualmente batidas por el oleaje, son pedregales sin vegetación, hasta que aparece el hinojo marino, *Crithmum maritimum*, acompañado de algunas especies del género *Limonium* (Figura 5). Éstas ocupan una banda de anchura variable alrededor de la isla y a los lados del camino, pero son realmente dominantes en la península occidental. En el interior de la isla la planta más abundante es el almarjo dulce, *Suaeda vera*, con una densidad mayor al norte del camino, salvo en las zonas más pedregosas, donde aparecen plantas herbáceas formando praderas más o menos amplias. Junto a ella, y de manera especialmente abundante en la zona norte del camino, crece la rapa mosquera, *Dracunculus* (= *Helicodicerus*) *muscivorus*. Las zonas más cálidas están dominadas por el cardo cuco, *Carlina corymbosa*, junto a la lechetrezna, *Euphorbia segetalis*, y la escoba castañuela, *Asteriscus aquaticus*. En los suelos más arenosos,

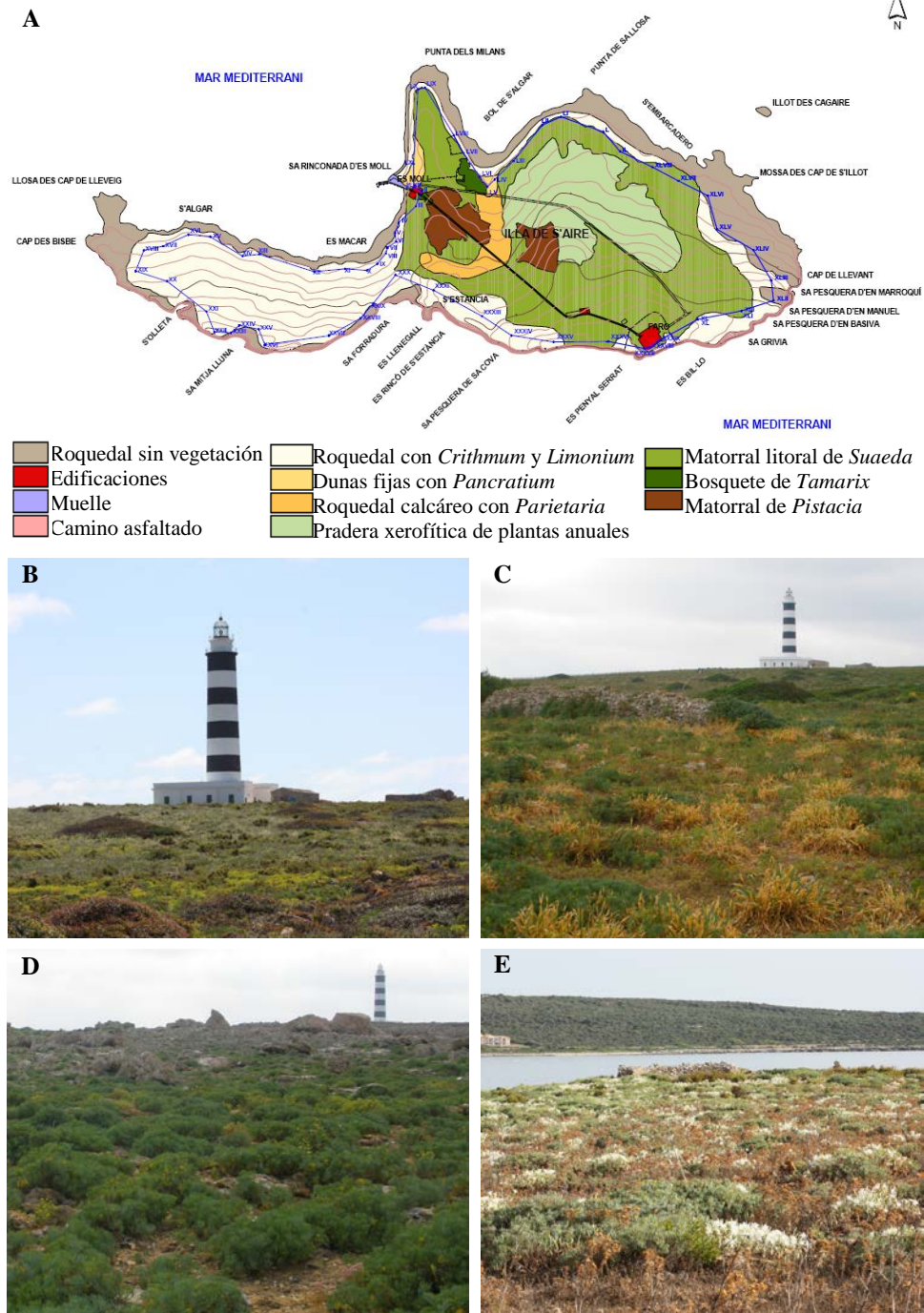
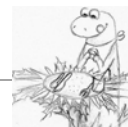


Figura 5. Isla del Aire. **A**, Mapa de vegetación (tomado de Varios Autores, 2004). **B**, Paisaje de la zona Baja en mayo. **C**, Paisaje desde la Península Norte hacia las zonas Baja y Alta en junio. **D**, Paisaje desde la Península Occidental en junio. **E**, Paisaje de la Península Norte en agosto



como los de la península del norte, *S. vera* aparece junto al lirio de mar, *Pancratium maritimum*, y el gamón común, *Asphodelus aestivus*. Para completar el paisaje, cabe mencionar la presencia de algunas matas amplias y dispersas de lentisco, *Pistacia lentiscus*, así como dos grupos de tamariscos, *Tamarix africana*, uno junto al puerto y otro formando un pequeño bosque en la península del norte.

En cuanto a la fauna, nos encontramos con numerosas especies de invertebrados, pertenecientes principalmente a los siguientes grupos: Isopoda, Amphipoda, Brachiopoda, Malacostraca, Chilopoda, Diplopoda, Arachnida, Collembola y Hexapoda. Los reptiles se hallan representados por la lagartija balear, *Podarcis lilfordi*, el vertebrado más abundante de la isla, aunque se ha citado también la presencia de salamanquesa rosada, *Hemidactylus turcicus* (Gekkonidae) en las cercanías al puerto. El único mamífero presente en la isla, exceptuando la presencia esporádica de quirópteros procedentes de la costa de Menorca, es el conejo, *Oryctolagus cuniculus*, introducido y mantenido como especie cinegética. En el año 2000 se usó para probar una vacuna contra la mixomatosis y la hemorragia vírica (Torres *et al.*, 2001). Su densidad varía de unos años a otros, siendo importante el impacto que causa sobre la vegetación y la fauna que de ella depende, sobre todo en los años en que la población de conejo es abundante (Varios Autores, 2004). Por último, en la Isla del Aire nidifican unas 15 especies de aves, aunque en primavera y otoño adquiere una mayor importancia como lugar de paso para las aves migratorias, de las que se han contabilizado unas 160 especies en las campañas de anillamiento llevadas a cabo en las últimas primaveras (proyecto *Piccole Isole*). Las aves marinas son el grupo más numeroso de las nidificantes en la isla, de manera que las seis especies que crían en el



Mediterráneo Occidental lo hacen aquí: la gaviota patiamarilla, *Larus michahellis*, la gaviota de Audouin, *Ichthyaetus audouinii*, la pardela cenicienta, *Calonectris diomedea*, la pardela balear, *Puffinus mauretanicus*, el paño europeo, *Hydrobates pelagicus*, y el cormorán moñudo, *Phalacrocorax aristotelis*. También crían en la isla algunas parejas de alcaraván, *Burhinus oedicephalus*, chorlito patinegro, *Charadrius alexandrinus*, paloma bravía, *Columba livia*, vencejo pálido, *Apus pallidus*, tarabilla común, *Saxicola torquatus*, pardillo común, *Carduelis cannabina*, y una pareja de halcón peregrino, *Falco peregrinus*. Cabe destacar la presencia ocasional de otras aves, nidificantes en Menorca, pero que visitan la Isla del Aire en busca de alimento, como el águila calzada, *Aquila pennata*, el cernícalo vulgar, *Falco tinnunculus*, o el milano real, *Milvus milvus*, entre otros (Varios Autores, 2004).

Para la realización de ciertos estudios, como los de dieta, hemos dividido la superficie de la isla del Aire en cinco zonas según su morfología, paisaje y vegetación (Figura 6). Estas zonas son el puerto, la península norte, la península occidental, la zona baja y la zona alta. La zona del puerto tiene una superficie pequeña, pero es interesante separarla del resto de la isla, pues es una zona a la que acuden muchos turistas, a menudo con comida. La península norte tiene un 63% de cobertura vegetal, principalmente de *C. corymbosa*, *A. aestivus* y *P. maritimum*, junto con un pequeño bosque de *T. africana* y numerosos pies de *D. muscivorus*. La península occidental es la principal zona de cría de la gaviota patiamarilla, *L. michahellis* y, de modo más ocasional, de la gaviota de Audouin, *I. audouinii*. Es una zona más pedregosa, con una cobertura vegetal del 36%, pero donde se encuentra la mayor cantidad de pies de *C. maritimum*, junto con *Limonium* spp. y algunas plantas de *D.*



muscivorus en la parte central, así como unos pocos pies de *C. corymbosa* y *A. aquaticus* en el istmo. La parte central de la isla es la que llamamos zona baja, con cerca de un 70% de cobertura vegetal, dominada por *C. corymbosa*, *E. segetalis* y algunas matas de *P. lentiscus*. La zona alta es la más cercana al faro, con una cobertura vegetal similar a la de la zona baja, pero en este caso dominada por *S. vera* y donde se encuentra la mayor densidad de *D. muscivorus*.



Figura 6. Isla del Aire con la división de las cinco zonas habituales de toma de datos. Imagen modificada a partir de Google Maps

2.2. ESPECIE EN ESTUDIO: LAGARTIJA BALEAR, *Podarcis lilfordi* (GÜNTHER, 1874)

La lagartija balear, *Podarcis lilfordi* (Squamata, Lacertidae), es un lacértido de mediano tamaño endémico de las Islas Baleares. Actualmente su área de distribución se reduce a los islotes costeros de Mallorca y Menorca y al archipiélago de Cabrera. Sin embargo, los restos fósiles de *Podarcis* spp. encontrados en las islas principales de Mallorca y Menorca atestiguan su presencia desde el Plioceno inferior hasta el Holoceno (Alcover y Mayol, 1981). Se cree que el antepasado común de *P. lilfordi* y *P. pityusensis* llegó a la zona de las Islas Baleares durante la Crisis de



Salinidad del Messiniense. Al finalizar ésta, hace 5.3 Ma, se separaron las dos especies, *P. lilfordi* en las Gimnesias (Mallorca, Menorca y Cabrera, aún unidas) y *P. pityusensis* en las Pitiusas (Ibiza y Formentera, también unidas) (Duggen *et al.*, 2003; Brown *et al.*, 2008). Las poblaciones de Mallorca y Menorca se separaron hace unos 2.6 Ma, mientras que las poblaciones que ocupan los islotes actuales se cree que quedaron aisladas hace entre 7000 y 2000 años (Pretus *et al.*, 2004; Brown *et al.*, 2008; Terrasa *et al.*, 2009).

Actualmente se aceptan 25 subespecies de *P. lilfordi* (Pérez-Mellado y Salvador, 1988; Pérez-Mellado, 2009), distribuidas en 16 poblaciones en los islotes de Menorca, 11 en los de Mallorca y 16 en el archipiélago de Cabrera (Pérez-Mellado *et al.*, 2008). *P. lilfordi* fue descrita en 1874 como *Zootoca lilfordi* por Albert Günther (Günther, 1874) a partir de los individuos recogidos por el ornitólogo Lord Lilford en la Isla del Aire en 1865. Es una lagartija de constitución robusta y cabeza alta, con tamaño corporal y coloración muy variables según la población. La subespecie de la Isla del Aire, *P. lilfordi lilfordi*, es la única melánica de Menorca (Figura 7). Tiene el dorso negro y el vientre de color azul ultramar, negro o gris muy oscuro, con ocelos azules en las escamas ventrolaterales y puntos negros en la zona gular. La coloración de los juveniles es muy similar a la de los adultos, aunque puede ser más clara, con tonos dorados en el dorso y con la cola contrastada en color verdoso o pardo más claro. Los individuos de la Isla del Aire son algo más grandes y robustos que los de otras poblaciones, con un claro dimorfismo sexual en caracteres morfométricos. Los machos tienen una longitud cabeza-cloaca (LCC) media de 69.98 mm, con una longitud de cola media de 110.34 mm y un peso medio de 9.54 g. Las hembras tienen



una LCC media de 61.73 mm, una cola de 93.03 mm y un peso medio de 6.34 g (Pérez-Mellado y Salvador, 1988).



Figura 7. *Podarcis lilfordi lilfordi* en la isla del Aire, Menorca. **A**, Un macho (al fondo) y dos hembras. **B**, Varios individuos en la zona del puerto

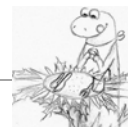
La lagartija balear suele permanecer activa durante todo el año, incluso con búsqueda y consumo de alimento, aunque en primavera su periodo de actividad es más amplio, evitando las condiciones adversas de temperatura, viento o lluvia. La actividad diaria es unimodal en primavera y otoño y bimodal en verano, evitando, al menos parcialmente, las horas centrales del día (Pérez-Mellado, 1998). Las densidades poblacionales son muy variables según los islotes y años. Se calcula que la población de la Isla del Aire tiene una media \pm S.E. de 4098.60 ± 586.60 individuos por hectárea (Pérez-Mellado *et al.*, 2008). Sin embargo, su distribución no es uniforme, sino que es mayor en la zona del puerto, sobre todo en verano, pues son zonas donde los visitantes suelen dejar restos de comida (Pérez-Mellado, 1989).

La lagartija balear es un buscador activo con una dieta generalmente omnívora pero extremadamente variable según la población y los recursos



tróficos presentes en cada islote. En su dieta predominan los artrópodos, como homópteros, heterópteros, coleópteros, dípteros e himenópteros no formícidos y, sobre todo, presas de conducta gregaria, como formícidos. Además, es frecuente el consumo de plantas, especialmente en épocas, como el verano, en que las presas animales son más escasas (Pérez-Mellado, 1989; Pérez-Mellado y Corti, 1993). El consumo de plantas incluye desde hojas o frutos carnosos hasta polen, néctar o flores completas (Salvador, 1986; Pérez-Mellado y Corti, 1993; Pérez-Mellado y Pérez-Cembranos, en prensa). En la Isla del Aire se ha observado a *P. lilfordi* consumir hojas de *S. vera*, flores de *Anagallis arvensis*, *C. corymbosa*, *Capparis spinosa* y *A. aestivus*, néctar y polen de *C. maritimum* y *E. segetalis*, o frutos de *P. lentiscus*, *Arisarum vulgare* o *D. muscivorus* (Pérez-Mellado, 2009), además de partes de otras plantas como *Lotus cytisoides*, *Galactites tomentosa*, *A. aquaticus*, *Echium plantagineum*, *Scolymus hispanicus* o *Medicago litoralis* (Pérez-Mellado *et al.*, datos inéditos y ver capítulo 4).

Aunque se conocía la capacidad de los Squamata para localizar conoespecíficos y alimento por vomerolfacción, con *P. lilfordi* se demostró que también son capaces de localizar comida usando exclusivamente señales olfativas (Cooper y Pérez-Mellado, 2001). Ya sea por olfacción o vomerolfacción, la lagartija balear es capaz de detectar un amplio espectro de señales químicas de distintos tipos de presas (Cooper y Pérez-Mellado, 2002) y emitir una respuesta diferente según el tipo de compuesto. Así, responde libando los compuestos azucarados y mordiendo los ricos en grasas animales (Cooper *et al.*, 2002a), pero evita ciertas toxinas vegetales como saponina, quinina y cumarina (Cooper *et al.*, 2002b).



Como es de esperar en ambientes con escasez de recursos y alta densidad de población, la competencia por el alimento es muy intensa. El cleptoparasitismo, es decir, robar la comida a otro individuo, es relativamente común en poblaciones mantenidas en cautividad con una densidad elevada, pero es poco frecuente observarla en el campo. En *P. lilfordi* es una práctica común en varias poblaciones (observaciones personales), y parece ser importante para la obtención de alimento, especialmente para los individuos de mayor tamaño, como los machos adultos (Cooper y Pérez-Mellado, 2003).

El consumo de plantas por parte de las lagartijas es el origen de varias interacciones mutualistas (ver revisión en Olesen y Valido, 2003). Las lagartijas pueden usar las plantas como refugio frente a depredadores, sustrato de termorregulación, lugar de forrajeo o alimento. A cambio, las lagartijas pueden actuar como agentes polinizadores o dispersores de semillas. En la Isla del Aire se ha observado que transportan polen de, al menos, 24 especies de plantas (Pérez-Mellado *et al.*, 2000), aunque tan sólo se ha confirmado que *P. lilfordi* sea el agente polinizador de *C. maritimum* en la isla menorquina de Sanitja (Pérez-Mellado y Casas, 1997) y de *Euphorbia dendroides* en Cabrera (Traveset y Sáez, 1997). Al consumir frutos, *P. lilfordi* actúa como potencial dispersor de semillas de al menos 10 especies en los islotes de Menorca y 11 especies en el archipiélago de Cabrera (Pérez-Mellado y Traveset, 1999). Se ha demostrado la viabilidad de las semillas tras el paso por el tracto digestivo de las lagartijas en varias especies, incluyendo *Cneorum tricoccon* (Traveset, 1995), *Phyllirea media* (Pérez-Mellado *et al.*, 2005), *Whitania frutescens* (Castilla, 1999), *Daphne rodriguezii* (Rodríguez-Pérez y Traveset, 2010) o *D. muscivorus* (Pérez-Mellado *et al.*, 2007).



En la Isla del Aire no habitan depredadores habituales de *P. lilfordi*. En contadas ocasiones se ha citado algún caso de depredación por parte de la gaviota patiamarilla y de la gaviota de Audouin sobre la lagartija balear (Pérez-Mellado *et al.*, 2014 y datos inéditos). Por lo tanto, los principales depredadores de *P. lilfordi* en la Isla del Aire son algunas aves nidificantes en Menorca, como el cernícalo vulgar, *F. tinnunculus*, el águila calzada, *A. pennata*, o el milano real, *M. milvus* (Pérez-Mellado, 2009). Se han hecho varios estudios de conducta antidepredadora con *P. lilfordi*, especialmente con la población de la Isla del Aire. En general, *P. lilfordi* presenta una relajación de su conducta antidepredadora, con una reducida capacidad autotómica de la cola (Pérez-Mellado *et al.*, 1997; Cooper *et al.*, 2004) y una menor distancia de inicio de la huida (FID) (Cooper y Pérez-Mellado, 2012). Además, se ha confirmado que *P. lilfordi* modifica su comportamiento de huida en presencia de comida, de forma que permite una mayor aproximación del depredador, huye a distancias menores y muestra una mayor tendencia a volver al mismo sitio tras el ataque (Cooper y Pérez-Mellado, 2004; Cooper *et al.*, 2006).

2.3. PERIODO DE ESTUDIO

Los datos que componen esta tesis doctoral fueron tomados durante los meses de julio de 2007 y 2008 y los periodos de primavera y verano de los años 2009 a 2013. Para los estudios de dieta se usaron también datos de años anteriores. La mayoría de las visitas a la Isla del Aire se realizaron durante la mañana, entre las 5 y las 12 horas GMT, coincidiendo con el periodo de máxima actividad de *P. lilfordi*.



2.4. METODOLOGÍA GENERAL

2.4.1. Captura y manejo de individuos

Para algunos de los estudios fue necesaria la captura de lagartijas, ya fuera para la obtención de datos o bien para su marcaje y evitar así muestrear al mismo individuo más de una vez. Las capturas se realizaron por medio de un lazo corredizo atado al final de una caña de fibra de vidrio de 1 m de longitud. Una vez obtenidos los datos necesarios (ver más adelante la metodología para cada caso), se marcaba el individuo con un punto de color en el dorso, realizado con un rotulador permanente y atóxico, y se liberaba inmediatamente en el lugar de captura. Este marcaje dura aproximadamente entre una y dos semanas en las condiciones de las islas y no interfiere con su comportamiento, siendo una buena alternativa a otros métodos permanentes de marcaje, pero más agresivos, como la amputación de falanges (Brattstorm, 1974).

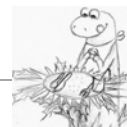
2.4.2. Análisis de la dieta

Se dispone de una extensa base de datos sobre la dieta de *P. lilfordi* en distintos islotes, incluida la Isla del Aire. La mayoría de esos datos están obtenidos a partir del análisis de excrementos, pero también hay algunos a partir de análisis de contenidos estomacales o del tracto digestivo, en el caso de individuos de colección. Como se detalla en el apartado de Material y métodos del capítulo 3, los datos de contenidos estomacales únicamente se usaron para comparar la eficacia de este método de estudio frente al del análisis de excrementos. En el resto de



capítulos en los que se estudió la dieta (capítulos 4 y 5), se hizo a partir de excrementos, ya fueran recogidos para tal fin o a partir de la base de datos. El análisis de excrementos es una herramienta fiable para la descripción de la dieta de muchos animales, entre los que se incluyen los reptiles, siempre que se tenga suficiente práctica en identificar las presas presentes en las heces (Pérez-Mellado *et al.*, 2011).

Los excrementos de lagartija se reconocen por su forma y tamaño, diferenciándolos de los de las aves en que los primeros presentan una pequeña bola blanca de ácido úrico cristalizado pegada en uno de los extremos, mientras que el ácido úrico excretado por las aves es semilíquido y suele impregnar el excremento. Las muestras generales de excrementos se obtuvieron realizando búsquedas exhaustivas por la isla. En muchos casos se obtuvieron muestras individuales, obtenidas directamente a partir de lagartijas capturadas. En estos casos, cuando la lagartija no defecaba espontáneamente, se le ayudaba con un suave masaje abdominal. En cualquier caso, los excrementos se guardaban de manera individual en tubos de 1.5 ml convenientemente rotulados. En el laboratorio, cada excremento se analizó extendiéndolo en una placa Petri con un poco de alcohol y observándolo bajo una lupa binocular con micrómetro. Los restos animales presentes en la muestra fueron identificados a nivel de Orden o Familia siempre que fue posible. El porcentaje de fracción vegetal consumido se estimó como porcentaje del área ocupada por los elementos vegetales respecto al total de la muestra en la placa. Cuando fue posible, se identificó la especie y estructuras a las que pertenecían los restos vegetales, comparando con una colección de fragmentos de varias especies recogidas en los islotes baleares (ver más detalles metodológicos en los capítulos correspondientes).



A partir de los datos obtenidos, se calculó la frecuencia de cada presa, el porcentaje de contribución de cada presa respecto al número total de presas, la presencia (número de excrementos en los que aparece un tipo de presa) y el porcentaje de presencia. Cuando fue posible, se calculó el peso seco de las presas usando ecuaciones de regresión a partir del tamaño de determinados fragmentos de las presas. En los capítulos correspondientes se detallan otros análisis estadísticos llevados a cabo en el estudio de la dieta.

2.4.3. Observaciones del comportamiento

Los datos cuantitativos y cualitativos de la conducta de forrajeo se obtuvieron a través de registros focales, a unos 3-4 m del individuo focal para no perturbar su comportamiento. Para el estudio de la actividad de *P. lilfordi* sobre la planta *C. corymbosa* (capítulo 5) se realizaron registros focales de una duración mínima de 10 minutos a individuos elegidos al azar sobre dicha planta, registrando su actividad en 14 variables diferentes (Perry, 2007 y ver apartado de Material y métodos del capítulo 5 para más detalles).

En el estudio de comportamiento antidepredador (capítulo 6) se plantearon tres situaciones combinando la presencia-ausencia de comida y dos niveles de riesgo frente a los depredadores. En cada una de las tres situaciones se realizaron aproximaciones al individuo experimental simulando el ataque de un depredador (ver capítulo 6 para más detalles). Posteriormente, se registraron la distancia de inicio de la huida (FID) y la distancia de huida (DF) de cada individuo.



Los experimentos de comportamiento social se realizaron observando las decisiones tomadas por las lagartijas en libertad ante una situación de elección entre dos opciones, con o sin información social por parte de un conespecífico o de un modelo de cobre con forma de lagartija (ver capítulo 7 para más detalles).

3. USING FAECAL SAMPLES IN LIZARD DIETARY STUDIES

3. EL USO DE MUESTRAS FECALES EN LOS ESTUDIOS DE DIETA DE LAGARTIJAS



Este capítulo reproduce íntegramente el siguiente artículo:
Pérez-Mellado, V., Pérez-Cembranos, A., Garrido, M., Luiselli, L. y Corti, C. (2011) Using faecal samples in lizard dietary studies. *Amphibia-Reptilia*, **32**: 1-7.



RESUMEN

Aunque el uso de muestras fecales está ampliamente aceptado como una fuente metodológica primordial para la obtención de datos en estudios de dieta, un reciente artículo aboga por el uso de contenidos estomacales. Esto es debido al hecho de que las muestras fecales podrían dar resultados sesgados de la dieta de los depredadores de artrópodos, debido a una menor representación de las presas blandas en las muestras fecales. Para probar esta afirmación, comparamos la dieta de primavera de varias poblaciones de dos especies de lagartijas insulares de las Islas Baleares (España), *Podarcis lilfordi* y *Podarcis pityusensis*, usando tanto muestras fecales como contenidos estomacales. Nuestros resultados no apoyan el supuesto sesgo de los análisis de dieta basados en muestras fecales. De hecho, las presas blandas, y particularmente las larvas de insectos, están a menudo igual de representadas en los contenidos fecales que en los estomacales. En algunos casos, las presas blandas aparecen en diferentes proporciones en los contenidos estomacales y en las heces, pero en ocasiones con mayores proporciones observadas en los contenidos estomacales y en otros casos con mayores proporciones en las muestras fecales. La conclusión que obtenemos es que las muestras fecales se pueden tomar como una fuente de información fiable para los estudios de dieta.



Using faecal samples in lizard dietary studies

Valentín Pérez-Mellado, Ana Pérez-Cembranos, Mario Garrido, Luca Luiselli & Claudia Corti

Abstract. While the use of faecal pellets is widely accepted as a primary methodological source of data for dietary studies, a recent paper advocated for the use of gut contents. This was due to the fact that faecal samples would give biased results of the diet of arthropod predators, due to a lower representation of soft-bodied prey in faecal pellets. To test this assumption, we compared the spring diet of several populations of two insular lizards from the Balearic Islands (Spain), *Podarcis lilfordi* and *Podarcis pityusensis*, using both faecal pellets and gut contents. Our results do not support the supposed bias of dietary analyses based on faecal pellets. Indeed, soft-bodied prey and particularly insect larvae are often equally represented in faecal pellets and gut contents. Alternatively, soft bodied prey are represented in different proportions in gut contents and faecal pellets, but in some cases with higher proportions being observed in the gut contents, and in other cases with higher proportions in faecal samples. We conclude that faecal pellets can be a reliable source of information for dietary studies.

Keywords: dietary methods, faecal analysis, Lacertidae, *Podarcis*.

Introduction

Dietary studies are central in the study of reptilian natural history and ecology. Moreover, they constitute the basic information needed to tackle broader questions related to the dynamics of trophic niche utilization and the predatory behaviour

of animals in general (Vanhooydonck, Herrel and Van Damme, 2007). Studies on the diet are also interesting because what is eaten can affect interactions between the organism and its competitors (Sih, 1993 and references therein). Several methods are currently available in order to investigate the dietary



habits of a given species. In lizards, studies are mainly carried out by analysing either stomach contents or entire digestive tracts of dead individuals (Pough et al., 2004) either wild-captured and immediately sacrificed or as part of preserved collections in museums and other science collections (Pérez-Mellado, 1989). Three alternative methods were also additionally employed, viz. stomach flushing (Legler and Sullivan, 1979; Herrel et al., 2006), analysis of faecal samples (in the case of lacertid lizards, e.g., Angelici, Luiselli and Rugiero, 1997; Capizzi, 1999; Hawlena and Pérez-Mellado, 2009) and direct observation of lizards foraging (e.g., Sáez and Traveset, 1995). In the case of turtles, dietary studies are done principally using stomach flushing (Lima, Magnusson and Da Costa, 1997); in the case of snakes, faeces analyses and forced regurgitation are the most commonly used methods (e.g., Luiselli, 2006). Over the last few years, the analysis of the isotopic signature of the tissues of a predator has been incorporated into the series of tools used for

analysing diets of free-ranging reptiles (Barrett et al., 2005; Farina et al., 2008).

Whether one or a few of these methods are actually the best in capturing the dietary habits in reptiles remains controversial. Angelici, Luiselli and Rugiero (1997) discussed the advantages and limitations of faecal analysis in dietary studies of lizards. They concluded that the best procedure to test the reliability of faecal analysis versus other methods such as stomach content is to employ the same lizard specimens or, at least, lizards belonging from the same populations to compare both methods. Recently, Pincheira-Donoso (2008) pointed out that faecal samples provide inaccurate estimates of lizard trophic preferences, because soft-bodied prey are destroyed during the digestive process and cannot be identified in faeces. Accordingly, insect larvae and other soft prey such as, for example, spiders, may be almost entirely absent from faeces, even if they can be important prey items (Pincheira-Donoso, 2008). However, ethical reasons argue against



the sacrifice of lizards (Bekoff, 2007).

Our aim in this paper is to test the reliability of faecal analyses as a method for the study of the diet of lizards. We use two species of insular lacertid lizards from Balearic Islands, the Balearic lizard, *Podarcis lilfordi* and the Pitiusic lizard, *Podarcis pityusensis* for which, dietary data from both faecal and gut samples are available from the same populations. Therefore, we can directly test the methodology using the most careful experimental criterion of method reliability as elaborated by Angelici, Luiselli and Rugiero (1997).

Materials and methods

We surveyed the spring diet of two insular species of lizards, *Podarcis pityusensis* from Ibiza and surrounding coastal islets, and *Podarcis lilfordi* from the coastal islets of Mallorca, Menorca and the Cabrera archipelago. Nine populations from *P. lilfordi* and five populations from *P. pityusensis* were used (table 1, see Pérez-Mellado et al., 2008 and

Pérez-Mellado, 2009 for more details).

Populations were selected because we had data from the diet of adult individuals from the same spring period (April and May months), from different years, with samples of faecal pellets and gut contents. Populations included in this study represent a wide range of different ecological conditions, from very small coastal islets to large islands such as Colom in the case of *P. lilfordi*, and Formentera in *P. pityusensis* (Pérez-Mellado et al., 2008; Pérez-Mellado, 2009). We included the analysis of 242 gut contents (from specimens captured in 1988, see Pérez-Mellado, 1989) and 1312 faecal pellets from *P. lilfordi* and 95 guts and 208 faecal pellets from *P. pityusensis* (table 1). In the case of gut contents of *P. lilfordi*, the results given here were already published (Pérez-Mellado, 1989), while gastric contents of *P. pityusensis* were analyzed from specimens stored at the herpetological collection of Alexander Koenig Museum, Bonn, Germany. These samples were collected in



Species	Population	No. of digestive tracts	No. of faecal pellets	Fisher test A	Fisher test B
<i>P. lilfordi</i>	Aire	44	246	1.879×10^{-6}	2.2×10^{-16}
“	Colom	32	229	0.001253	7.182×10^{-9}
“	Addaia gran	28	326	1.989×10^{-13}	8.054×10^{-8}
“	Addaia petita	27	25	0.2744	7.243×10^{-5}
“	Sargantana	43	79	0.004637	0.05526
“	Rovells	9	41	0.4066	0.4709
“	Porros	5	114	1	0.008857
“	Sanitja	40	180	0.02439	0.5142
“	Bledas	14	72	2.124×10^{-5}	0.1143
<i>P. pityusensis</i>	Bleda Plana	39	10	0.593	0.08592
“	Espardell	17	68	1	0.06446
“	Gastaví	12	23	0.002828	1.414×10^{-6}
“	Penjats	14	23		
“	Formentera	13	84	0.3860	0.5351

Table 1. Populations of *P.lilfordi* and *P.pityusensis* under study. We give the number of digestive tracts and faecal pellets analyzed for each population as well as the probabilities of the Fisher exact test. Fisher test A was applied to frequencies of insect larvae in digestive tracts and faecal pellets (figures 1 and 3) and Fisher test B to frequencies of soft-bodied prey in digestive tracts and faecal pellets (figures 2 and 4, see more details in the text). In larger islands, as Colom and Formentera, faecal pellets were collected at same locations as individual digestive tracts (the southwestern beach in Colom and Trocadors peninsula in Formentera).

1930. Faecal samples from both species were collected during spring 2006 at each population. In the case of gut contents, lizards were immediately euthanized after collection, in order to stop the digestive process (Pérez-Mellado, 1989). Faeces were obtained directly from the field and taken by hand or entomological forceps and individually stored in

Eppendorf vials.

Prey remains were identified to order or family level always by the same observer (VPM). Then, from faecal and gut samples and in both species under study, we calculated the proportion of insect larvae, as well as the proportion of a group of selected soft-bodied prey, including insect larvae, Araneae, Opilionida,



Pseudoscorpionida, Diptera, and Lepidoptera. Frequencies of larvae and the pooled frequency of the whole group of soft-bodied prey were compared with frequencies of the remaining prey items using a Fisher's exact test, because of its greater accuracy with frequencies lower than 5 (McKillup, 2005). The average percentage of larvae and the average percentage of the group of soft-bodied prey were compared among faecal and gut samples with one-way ANOVAs. When underlying assumptions for ANOVA were violated, especially the homogeneity

of variances checked with Levene's test, we employed Welch's ANOVA (Zar, 1999). Statistical calculations were done with JMP and R base packages (R Developmental Core Team, 2009). In all cases, statistical tests were two-tailed and alpha was set at 5%. Means are presented ± 1 Standard Error (S.E.).

Results

In *P. lilfordi*, we detected significant differences in the frequencies of soft/hard prey in five popula-

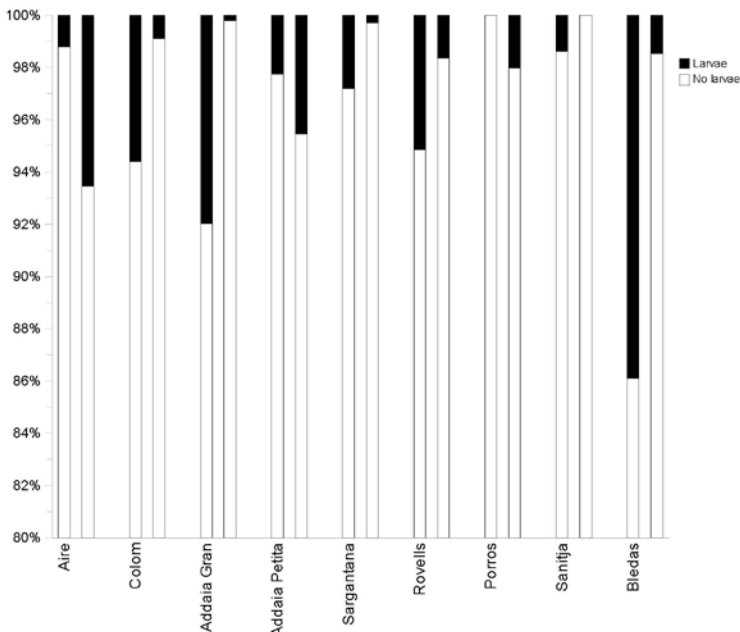


Figure 1. Percentage of gut contents (left) and faecal pellets (right) with and without insect larvae in insular populations of *P. lilfordi* under study



tions: Aire, Colom, Addaia gran, Addaia petita and Porros. However, in three of them, Aire, Addaia petita and Porros, a significantly higher proportion of soft prey was present in faecal samples (table 1). For insect larvae, we obtained significant differences in six populations, from which, on Aire Island the proportion of larvae was higher in faecal samples. No differences were detected in Rovells, Porros and Addaia petita (table 1 and figs 1 and 2). In fact, at Porros islet, insect larvae were absent from gut contents.

We failed to detect any significant difference between the proportion of

larvae and soft/hard prey from guts or faecal samples of *P. pityusensis* (table 1) in four populations. Only in the case of Gastaví, did we detect significant differences in the proportion of larvae and soft-bodied prey, but in both cases, with higher proportions corresponding to faecal samples (table 1 and figs 3 and 4). On the islet of Gastaví islet, larvae were absent from gut contents. At Penjats islet, we did not detect insect larvae in guts nor faecal pellets.

If we consider the whole set of samples from each lizard species under study, we can compare the average percentage of larvae and

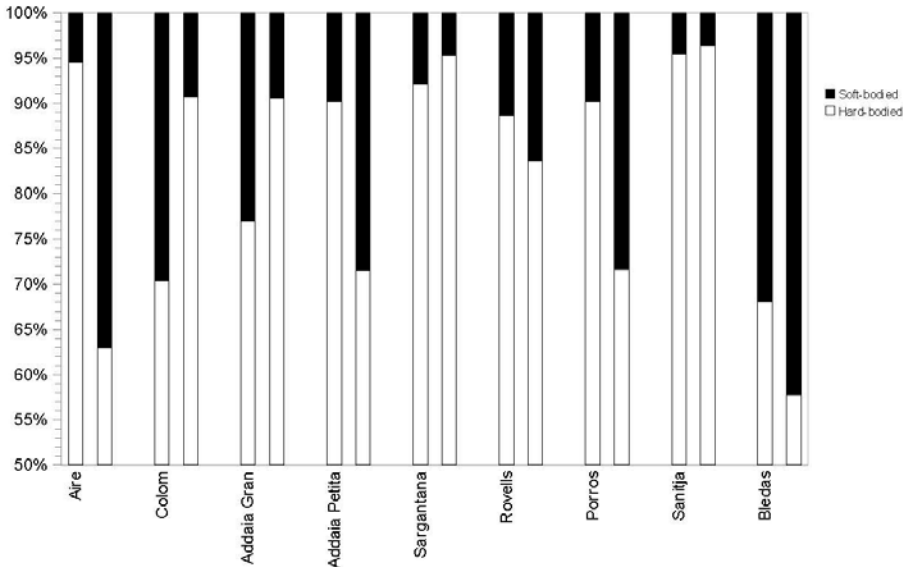


Figure 2. Percentage of gut contents (left) and faecal pellets (right) with soft-bodied vs hard-bodied prey in insular populations of *P. lilfordi* under study.

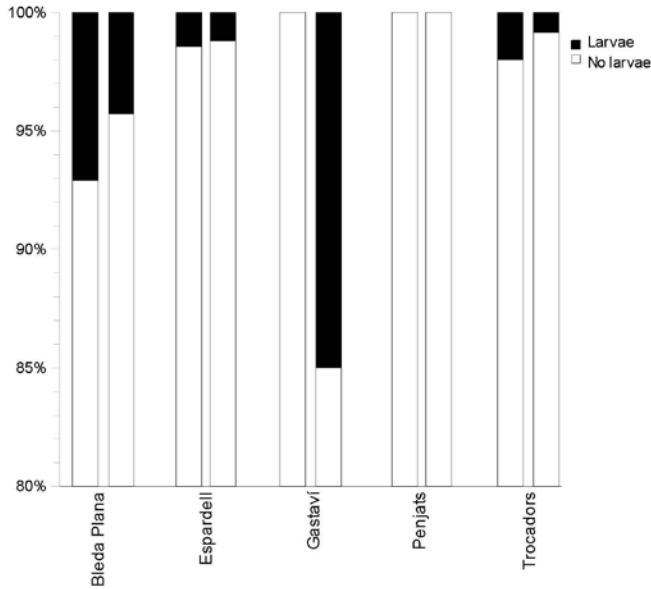


Figure 3. Percentage of gut contents (left) and faecal pellets (right) with and without insect larvae in insular populations of *P. pityusensis* under study

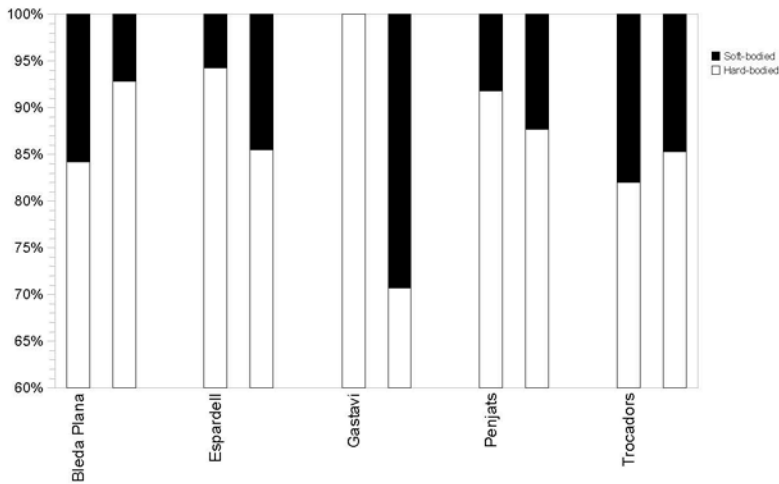


Figure 4. Percentage of gut contents (left) and faecal pellets (right) with soft-bodied vs hard-bodied prey in insular populations of *P. pityusensis* under study.

other soft-bodied prey from faecal and gut samples. In *P. lilfordi*, we did not find any significant difference between the average percentage of insect larvae from faecal and gut samples (one-way ANOVA,

$F_{1,16} = 2.43$, $P = 0.14$). A similar result was observed for *P. pityusensis* ($F_{1,8} = 0.17$, $P = 0.69$). For the remaining soft-bodied prey, results were similar: indeed, no significant differences in both species were



detected in the average percentage of Pseudoscorpionida, Opilionida, Araneae, Diptera, and Lepidoptera between gut contents and faecal pellets. The exception was the average percentage of Araneae in *P. lilfordi* samples (heterogeneous variances, Welch's one-way ANOVA, $F_{1,16} = 5.35$, $P = 0.0401$), but with a higher percentage of spiders detected in faecal pellets (in gut contents, $\bar{x} = 3.66 \pm 1.54$, in faecal pellets, $\bar{x} = 8.71 \pm 1.54$).

Discussion

The principal conclusion that can be derived from the present study is that our results do not support the statement made by Pincheira-Donoso (2008) regarding detection probabilities of soft-bodied prey in faecal pellets. We found a large variety of scenarios, from populations where larvae or other soft-bodied prey were more frequent in gut contents than in faecal pellets, to those with the opposite situation. In no case could we demonstrate that faecal pellets systematically contained less soft-bodied prey than gut

contents. During our survey, we did not detect any group exclusively based gut contents, while some prey types were only present on faecal pellets, as in the case of Opilionida, only detected in fecal pellets of *P. lilfordi*. A limitation of our study is that faecal pellets and gut contents were obtained at the same populations and during the same season, but in different years (see Methods). We suspect that the observed differences in prey composition between faecal pellets and gut contents could be due to differences in prey availability in different years. Yet, it is unlikely that prey availability differences among years affect the detectability of soft-bodied prey in either faecal or gut content samples. Our data thus confirm the conclusions of Angelici, Luiselli and Rugiero (1997), who suggested that faecal pellets can be used for dietary studies of lizards. Our results show that faecal samples retain a large amount of soft-bodied prey remains. Yet, the identification of prey remains is somewhat less easy in faecal samples compared to stomach contents (Angelici, Luiselli and



Rugiero, 1997), but is possible with some training and experience (see also, Hódar, 1996, 1997).

It is obvious that volumetric calculations cannot be done with most of the fragments included in faecal samples. But, at least for small lizards under 80 mm SVL, prey remains from digestive tracts, even if we focus the analysis only to stomach contents, are also frequently fragmented and not useful for direct measurements (Angelici, Luiselli and Rugiero, 1997). Only whole prey items could be useful for volumetric calculations, and whole items are not common in digestive tracts of small lacertid lizards (Pérez-Mellado, 1989; Pérez-Mellado and Corti, 1993 and personal observations). Thus, with small lacertid lizards, we encounter similar problems for volumetric calculations with prey remains from faecal and gut samples. An alternative method, at least for some prey items, is the calculation of total prey size with the measurement of particular anatomical pieces (see, for example, Calver and Wooller, 1982; Hódar, 1996, 1997) and the use of

regression equations to estimate prey body sizes or biomass (Sage, 1982).

Working with protected species and frequently endangered populations, as it is the case of several insular populations of the genus *Podarcis* (Pérez-Mellado and Corti, 1993) or large Canarian lizards, as *Gallotia simonyi* (Pérez-Mellado et al., 1999), the use of faecal pellets was mandatory. Soft-bodied prey recovered in these studies (Pérez-Mellado and Corti, 1993; Pérez-Mellado et al., 1999) and detected in a similar way as identified in gut contents (Pérez-Mellado, 1989).

The study of diets remains a very interesting topic in lizard ecology and a complementary tool to understand foraging behaviour of lizards, and the interactions of lizards with plants and other organisms. Dietary studies of poorly known species are badly needed but, in our opinion, researchers need to improve their identification skills of prey remains from faecal samples and need to include direct observations of foraging and prey capture as a complement, rather than returning to the



classical analysis of digestive tracts. Conservation issues preclude the use of this method in strictly protected lizards, and ethics does the same in the case of more common species. Sacrifice of a free-ranging animal on scientific grounds is allowed only when there is no other way of obtaining data, but in this case lizard biologists certainly have alternative methods. Indeed, we can obtain a reliable description of a lizard diet with the analysis of a sample of faecal pellets, providing the knowledge of which elements of different prey types are identifiable. Angelici, Luiselli and Rugiero (1997) concluded that faecal analysis gives a reliable picture of the diet of *Lacerta bilineata*, fully comparable with the diet obtained with stomach dissection of lizards. Davies (1976) showed also that faecal analyses gave estimates of the diet of avian insectivores similar to those obtained with emetic techniques (see also, Calver and Wooller, 1982). Rosenberg and Cooper (1990) reached a similar conclusion, also applicable to several insectivorous lizards (see, for

example, Hódar and Pleguezuelos, 1999 and references therein). In addition, the use of faecal pellets can give us a good picture of interactions of lizards with other organisms, as it is the case in lizard pollination syndromes and seed dispersal (see, for example, Valido and Nogales, 1994).

Acknowledgements. Wolfgang Böhme kindly allowed us the study of lizards and extraction of guts from specimens of the Herpetological Collection of Alexander Koenig Museum (Bonn, Germany) under his care. Anna Perera and Gloria Cortázar helped us during the study of lizard's collections in Bonn. Núria Riera helped during the analysis of gut contents of *P. pityusensis*. This work was funded by the grant: CGL2009-12926-C02-02 from the Spanish Ministry of Science and Innovation. During this study, Ana Pérez-Cembranos and Mario Garrido were granted by the Ministry of Science and Innovation and Junta de Castilla y León, respectively, and Luca Luiselli by Ente Nazionale Idrocarburi (ENI S.p.a.). Four anonymous reviewers considerably improved previous



drafts of this manuscript.

References

- Angelici, F.M., Luiselli, L., Rugiero, L. (1997): Food habits of the green lizard, *Lacerta bilineata*, in central Italy and a reliability test of faecal pellet analysis. *Ital. J. Zool.* **64**: 267-272.
- Barrett, K., Anderson, W.B., Wait, D.A., Grismer, L.L., Polis, G.A., Rose, M.D. (2005): Marine subsidies alter the diet and abundance of insular and coastal lizard populations. *Oikos* **109**: 145-153.
- Bekoff, M. (2007): *Animals Matter*. Boston, Shambhala.
- Calver, M.C., Wooller, R.D. (1982): A technique for assessing the taxa, length, dry weight and energy content of the arthropod prey of birds. *Aust. Wildl. Res.* **9**: 293-301.
- Capizzi, D. (1999): Preliminary data on food habits of an Alpine population of Horvath's Rock Lizard *Lacerta horvathi* Méhely, 1904 (Squamata: Sauria: Lacertidae). *Herpetozoa* **11**: 117-120.
- Caputo, F.P., Vogt, R.C. (2008): Stomach flushing vs. faecal analysis: The example of *Phrynops rufipes* (Testudines: Chelidae). *Copeia* **2008** (2): 301-305.
- Davies, N.B. (1976): Food, flocking and territorial behaviour of the pied wagtail *Motacilla alba yarrellii* Gould, in winter. *J. Anim. Ecol.* **46**: 37-57.
- Farina, J.M., Sepúlveda, M., Reyna, M.V., Wallem, K.P., Ossa-Zazzali, P.G. (2008): Geographical variation in the use of intertidal rocky shores by the lizard *Microlophus atacamensis* in relation to changes in terrestrial productivity along the Atacama Desert coast. *J. Anim. Ecol.* **77**: 458-468.
- Griffiths, R.A. (1986): Feeding niche overlap and food selection in smooth and palmate newts, *Triturus vulgaris* and *T. helveticus*, at a pond of Mid-Wales. *J. Anim. Ecol.* **55**: 201-214.
- Hawlena, D., Pérez-Mellado, V. (2009): Change your diet or die: predator-induced shifts in insectivorous lizard feeding ecology. *Oecologia* **161**: 411-419.
- Hódar, J.A. (1996): The use of regression equations for estimation of arthropod biomass. *Acta Oecol.* **17**: 421-433.
- Hódar, J.A. (1997): The use of re-



- gression equations for the estimation of prey length and biomass in diet studies of insectivore vertebrates. *Misc. Zool.* **20**: 1-10.
- Hódar, J.A., Pleguezuelos, J.M. (1999): Diet of the Moorish gecko *Tarentola mauritanica* in an arid zone of south-eastern Spain. *Herpet. J.* **9**: 29-32.
- Lima, A.C. De, Magnusson, W.E., Da Costa, V.L. (1997): Diet of the turtle *Phrynops rufipes* in central Amazonia. *Copeia* **1997**: 216-219.
- Luiselli, L. (2003): Do snakes exhibit shifts in feeding ecology associated with the presence or absence of potential competitors? A case study from tropical Africa. *Can. J. Zool.* **81**: 228-236.
- Luiselli, L. (2006): Interspecific relationships between two species of sympatric Afrotropical water snake in relation to a seasonally fluctuating food resource. *J. Trop. Ecol.* **22**: 91-100.
- McKillup, S. (2005): *Statistics Explained*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Pérez-Mellado, V. (1983): Alimentación de dos especies simpátridas de Saurios en el Sistema Central, *Podarcis hispanica* (Steindachner, 1870) y *Podarcis bocagei* (Seoane, 1884) (Sauria, Lacertidae). *Stud. Oecol.* **2**: 89-114.
- Pérez-Mellado, V. (1989): Estudio ecológico de la Lagartija Balear *Podarcis lilfordi* (Gunther, 1874) en Menorca. *Rev. Menorca* **80**: 455-511.
- Pérez-Mellado, V. (2009): *Les sargantanes de les Balears*. Palma de Mallorca, Edicions Documenta Balear.
- Pérez-Mellado, V., Corti, C. (1993): Dietary adaptations and herbivory in lacertid lizards of the genus *Podarcis* from western Mediterranean islands (Reptilia: Sauria). *Bonn. Zool. Beitr.* **44**: 193-220.
- Pérez-Mellado, V., Romero-Beviá, M., Ortega, F., Martín-García, S., Perera, A., López-Vicente, M., Galache, C. (1999): El uso de los recursos tróficos en *Gallotia simonyi* (Sauria, Lacertidae) de la Isla de El Hierro (Islas Canarias). In: *El Lagarto de El Hierro: Bases para su conservación*, p. 63-84. López-Jurado, L.F., Mateo Miras, J.A., Eds, Las Palmas, Asociación Herpetológica Española.
- Pérez-Mellado, V., Hernández-Estévez, J.A., García-Díez, T., Terrassa,



- B., Ramón, M.M., Castro, J.A., Picornell, A., Martín-Vallejo, F.J., Brown, R.P. (2008): Population density in *Podarcis lilfordi* (Squamata, Lacertidae), a lizard species endemic to small islets in the Balearic Islands (Spain). *Amphibia-Reptilia* **29**: 49-60.
- Pincheira-Donoso, D. (2008): Testing the accuracy of fecal-based analyses in studies of trophic ecology of lizards. *Copeia* **2008** (2): 322-325.
- Pough, F.H., Andrews, R.M., Cadle, J.E., Crump, M.L., Savitzky, A.H., Wells, K.D. (2004): *Herpetology*, 3rd Edition. Upper Saddle River, Pearson/Prentice Hall.
- R Developmental Core Team (2009): R: A language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria, R Foundation for Statistical Computing. Available at <http://www.R-project.org>.
- Rosenberg, K.V., Cooper, R.J. (1990): Approaches to avian diet analysis. *Stud. Avian Biol.* **13**: 80-90.
- Sáez, E., Traveset, A. (1995): Fruit and nectar feeding by *Podarcis lilfordi* (Lacertidae) on Cabrera Archipelago (Balearic Islands). *Herp. Rev.* **26**: 121-123.
- Sage, R.D. (1982): Wet and dry-weight estimates of insects and spiders based on length. *Amer. Midl. Nat.* **108**: 407-411.
- Sih, A. (1993): Effects of ecological interactions on forager diets: competition, predation risk, parasitism and prey behaviour. In: *Diet Selection, An Interdisciplinary Approach to Foraging Behaviour*, p. 182-211. Hughes, R.N., Ed., Oxford, Blackwell Scientific Publications.
- Valido, A., Nogales, M. (1994): Frugivory and seed dispersal by the lizard *Gallotia galloti* (Lacertidae) in a xeric habitat of the Canary Islands. *Oikos* **70**: 403-411.
- Vanhooydonck, B., Herrel, A., Van Damme, R. (2007): Interactions between habitat use, behavior, and the trophic niche of lacertid lizards. In: *Lizard Ecology. The Evolutionary Consequences of Foraging Mode*, p. 427-449. Reilly, S.M., McBrayer, L.D., Miles, D.B., Eds, Cambridge, Cambridge University Press.
- Zar, J.H. (1999): *Biostatistical Analysis*, 4rd Edition. Upper Saddle River, Prentice Hall.

5. THE EFFECT OF PLANT CONSUMPTION IN THE OVERALL DIET OF AN OMNIVOROUS LIZARD

5. EFECTO DEL CONSUMO DE PLANTAS EN LA DIETA GENERAL DE UNA LAGARTIJA OMNÍVORA



Este capítulo reproduce íntegramente el siguiente artículo:
Pérez-Cembranos, A. y Pérez-Mellado, V. (2015). The effect of plant consumption in the overall diet of an omnivorous lizard. *Salamandra*



RESUMEN

Durante el periodo de floración del cardo *Carlina corymbosa* L. (Asteraceae) en la isla del Aire (Menorca, Islas Baleares, España), la lagartija balear, *Podarcis lilfordi*, sube a estas plantas y forrajea en sus inflorescencias. El objetivo de este trabajo es conocer el comportamiento de alimentación de *P. lilfordi* sobre *C. corymbosa* y si el consumo de esta planta influye en la dieta general de la lagartija. Estudiamos el comportamiento de forrajeo por medio de la observación directa y la grabación de registros focales en el campo. Recogimos datos de catorce variables asignadas a tres grupos: movimientos y estrategia de forrajeo, uso de *C. corymbosa* como recurso trófico, y comportamiento de forrajeo de *P. lilfordi* sobre esta planta. El análisis de estas variables muestra que *P. lilfordi* emplea una estrategia mixta consistente en libar y arrancar las flores de *C. corymbosa*, probablemente debido a la baja producción de néctar y/o su difícil acceso. Resulta interesante que algunos rasgos de comportamiento mostrados al consumir *C. corymbosa* son similares a los observados durante el consumo de cadáveres. También estudiamos la dieta de *P. lilfordi* por medio de análisis de muestras fecales. Encontramos que *C. corymbosa* es un recurso alimenticio clave durante el verano. Además, el forrajeo sobre *C. corymbosa* no sólo conlleva el consumo de elementos vegetales, sino también de diferentes proporciones de presas terrestres y voladoras en la dieta de las lagartijas que viven en áreas de la isla con presencia y con ausencia de *C. corymbosa*. Así, el consumo de un tipo de planta durante un breve periodo de actividad anual tiene una inesperada influencia en la dieta general de estas lagartijas.



The effect of plant consumption in the overall diet of an omnivorous lizard

Ana Pérez-Cembranos & Valentín Pérez-Mellado

Abstract. During the blooming period of the thistle *Carlina corymbosa* L. (Asteraceae) on Aire Island (Menorca, Balearic Islands, Spain), the Balearic lizard, *Podarcis lilfordi*, climbs the plant and forages on its inflorescences. We studied this foraging behaviour by means of observation. We collected data on fourteen variables belonging to three groups: movements and foraging strategy, use of *C. corymbosa* as a trophic resource, and foraging behaviour of *P. lilfordi* on this plant species. Analysis of these variables shows that *P. lilfordi* employs a mixed strategy of licking and plucking *C. corymbosa* flowers, probably due to a low nectar production and/or its difficulty of access. Interestingly, some behavioural traits are similar to those observed while foraging on carcasses. We also studied the diet of *P. lilfordi* through analysis of faecal samples. We found that *C. corymbosa* is a key food resource during summer. Foraging on *C. corymbosa* led to consumption not only of plant elements, but also of different proportions of flying and terrestrial prey by lizards living in areas of the island with or without *C. corymbosa*. In this manner, the consumption of a plant species during a short period of annual activity has an unexpected influence on the overall diet of these lizards.

Keywords. Squamata, Lacertidae, Balearic lizard, *Podarcis lilfordi*, *Carlina corymbosa*, foraging, herbivory, Mediterranean islands

Introduction

The study of foraging behaviour occupies a large part of the existing literature, especially since the semi-

nal works by MacArthur & Pianka (1966) and Emlen (1966) that laid the theoretical basis of the optimal foraging theory. Optimal foraging entails maximizing the energy bene-



fit while spending the least amount of time and energy. Early works on lizard foraging defined two foraging modes: sit-and-wait or ambush foraging, and wide or active foraging (Pianka, 1966; Huey & Pianka, 1981). Subsequent empirical studies have revealed that in some cases foraging patterns fall clearly within one of these two categories, and that such a bipolar view is appropriate and/or analytically very useful (e.g., McLaughlin, 1989; Cooper & Whiting, 2000; Cooper, 2005, 2007). Nevertheless, foraging behaviour falls between these two extremes in other species, so that it would be a continuum (e.g., Magnusson et al., 1985; Perry et al., 1990; Perry, 2007). When this is the case, there is no clear consensus among authors of the numerical threshold between these modes.

On several coastal islets off Mallorca and Minorca, the Balearic lizard, *Podarcis lilfordi* (Günther, 1874; Squamata: Lacertidae), is almost the only terrestrial vertebrate. This lizard has been living in the absence of competitors and with few predators for thousands of years

prior to the arrival of people during the Holocene (Corti et al., 1999). *Podarcis lilfordi* has high population densities compared to continental lacertid lizards of similar body size (Pérez-Mellado et al., 2008), reduced clutch sizes (Perera & Pérez-Mellado, 2002), marked sexual dimorphism in body size, with males being larger and more robust than females (Perera & Pérez-Mellado, 2002), and a wide range of foraging behaviours (Pérez-Mellado & Corti, 1993).

On small islands, food resources are usually scarce and their presence and abundance are unpredictable and strongly seasonal (Pérez-Mellado & Corti, 1993). In continental areas, the higher density of invertebrate prey allows most lizards to be insectivorous. Furthermore, the higher predation pressure in continental areas may favour insectivory, because consuming insects allows lizards to acquire the most energy per unit of foraging time. On small islands, where predation pressure is lower, lizards have been able to develop a wide range of foraging behaviours on other sources of food,



frequently incorporating into their diets plant matter (Pérez-Mellado & Corti, 1993; van Damme, 1999; Cooper & Vitt, 2002), carrion, remains of marine animals that wash ashore, human leftovers, or even conspecifics (Pérez-Mellado & Corti, 1993; authors' pers. obs.).

Omnivory is widespread in islet habitats, because specializing in the consumption of a particular food resource would give rise to dramatic consequences in the population during the year, or even the season, when that resource became less abundant (MacArthur & Pianka, 1966). Although consumption of plants by *P. lilfordi* is frequent, this species exhibits none of the anatomical or physiological modifications that are typical of herbivores (Pérez-Mellado & Traveset, 1999). Thus, omnivory and herbivory can be associated with body morphologies that are not directly related to the type of diet, which means that the morphology of a species of squamate reptile does not necessarily predict its diet (Schwenk, 2000). Omnivorous island lizards select a wide range of food items, adopting

a large variety of searching and handling strategies depending on the type of trophic resource. They may consume diverse plant products, including fruits, leaves, nectar, pollen or entire flowers. Typically, fleshy leaves, fruits and some flowers are plucked, while other flowers, probably with higher nectar production, are intensively licked (Pérez-Mellado, 2009).

Aire Island (Minorca, Balearic Islands, Spain) only serves sea birds for breeding, as well as two or three passerine bird species in some years. The only mammal present in the island is the introduced rabbit, *Oryctolagus cuniculus*, and arthropod biomass is low in July and throughout the summer. In addition, very few plants flower during that period. One of them is the thistle *Carlina corymbosa* L. (Asteraceae). Over many years, we have been observing *P. lilfordi* climbing to the top of its inflorescences and foraging, either licking or tearing off flowers (Pérez-Mellado, 2009; Fig. 1). This behaviour was different from the behaviour these lizards exhibit on other plants such as the



sea fern, *Crithmum maritimum* L., which is much more intensively licked (Pérez-Mellado & Casas, 1997). *Crithmum maritimum* blooms from late July or early August and has a higher nectar production than *C. corymbosa*.

The overall aim of this study is to describe the characteristics of the foraging behaviour of the Balearic lizard on *C. corymbosa* and the strategy adopted by the lizards in their consumption, as well as the importance of this relationship to the diet of the lizard. Even if there is abundant literature concerning the use of plant matter by lizards (van

Damme, 1999; Cooper & Vitt, 2002 and references therein), the influence of plant consumption on the overall diet of omnivorous lizards has rarely been addressed. Our hypothesis is that during the short period of blooming of some plant species, acting as seasonal key resources, as is the case with *C. corymbosa*, foraging behaviour of lizards is substantially modified and will result in a significant difference between the remaining prey consumed by individuals living in areas with *C. corymbosa* and lizards living in areas without that plant species. We also hypothesize that dif-



Figure 1. An individual of *Podarcis lilfordi* foraging from an inflorescence of the thistle *Carlina corymbosa* in Aire Island (Menorca, Balearic Islands, Spain).



ferences in sex, age, body size, weight, strength, or experience may be associated with differences in foraging behaviour and diet.

Materials and methods

We conducted this study on Aire Island, a 32-hectare islet off the coast of Minorca on sunny July days between 2008 and 2011. The main blooming species in July is *C. corymbosa*. We divided Aire Island into two study areas, one of them with a high density of *C. corymbosa*, and the other without it and dominated by *C. maritimum* and *S. vera* instead.

Study species

Carlina corymbosa is a biannual thistle of dry and poor habitats of the Mediterranean region. It is 10–70 cm high. Blooming occurs between late June and early August, and the yellow florets are clustered in several flower heads at the end of the branches (Meusel & Kästner, 1990). Its florets are primarily insect-pollinated, and the nectar production is low, and/or access to the

nectarium is difficult (Hidalgo & Cabezudo, 1995).

Podarcis lilfordi is a lacertid lizard endemic to the Cabrera Archipelago and the offshore islets of Mallorca and Minorca (Balearic Islands, Spain). It is medium-sized with a maximum SVL (snout–vent length) of 81 mm in males and 75 mm in females (Pérez-Mellado, 1998). *Podarcis lilfordi* reaches high population densities on Aire (Pérez-Mellado et al., 2008). Its diet consists mainly of insects, although it frequently consumes vegetal matter as well, especially in summer when prey is scarce. Plant products ingested are leaves, fleshy fruits, pollen, nectar and whole flowers (Pérez-Mellado, 1989; Pérez-Mellado & Corti, 1993).

Field observations

The same observer (APC) made focal observations in July of 2008, at 07.00–10.00 h GMT, when the lizards were more active. We located a lizard on *C. corymbosa* by randomly searching. We then observed it through binoculars from a



distance of 3–4 m. We used a digital voice recorder and additionally recorded the activity of the lizard including time spent on moving, estimated distances travelled, switching between plants or inflorescences, foraging behaviour, and any additional information that might be useful for comparative purposes among individuals and situations. At the end of each observation, we measured with a ruler the height of each inflorescence used by the lizard. Whenever possible, observation was continued while the lizard was on a *C. corymbosa* plant, for a minimum of 10 minutes (Perry, 2007). In some cases, the lizard moved out of sight, and our observation was terminated before that time limit. We considered as valid only those observations that lasted for at least 90 seconds. We obtained 53 valid focal records with an average duration of 7.90 minutes (minimum: 90 seconds, maximum: 35.38 minutes, total: 6.98 hours). We obtained 16 focal records from subadult individuals and 37 from adults. Within adults, 10 were male and 27 female.

Data analysis

We calculated two quantitative indices of foraging behaviour: movements per minute (MPM) and proportion of time spent moving (PTM) (Cooper, 2005; Perry, 2007). We analysed 14 variables of two types: continuous variables with duration, which were later converted into a percentage of the total observation time (activity or occupation of a given substrate), and discontinuous behavioural variables of very short duration, which were counted as number of events per minute. We defined three groups of variables based on the information they provide:

Group 1: Movement variables commonly used to define the foraging mode: number of moves per minute (MPM), the percentage of the time spent moving (PTM) (Pianka et al., 1979; Huey & Pianka, 1981), and distance covered per minute (DPM). Distance per minute was calculated as the total distance covered divided by the total duration of the focal record. MPM and PTM are the most com-



monly used measurements, and, although they are usually correlated, each provides distinct yet complementary information (Perry, 2007). We recorded only two attacks on prey by subadults and four by adults. Due to this small sample size, we did not calculate the percentage of attacks while moving (PAM) (Cooper & Whiting, 1999) or the proportion of attacks made while stationary (AWS) (McBrayer et al., 2007).

Group 2: Variables that describe the use of *C. corymbosa* as a trophic resource: percentage of time spent on *C. corymbosa*; percentage of time spent on inflorescences; number of inflorescences visited per unit of time; number of switches between different inflorescences per unit of time, and number of plants visited per unit of time. As each *C. corymbosa* plant can have several inflorescences, we counted the number of inflorescences and number of plants visited independently.

Group 3: Variables that describe the foraging behaviour of *P. lilfordi* on flowers: number of times the lizard ate per unit of time; percent-

age of time spent eating; number of tongue flicks per unit of time; number of licks on flowers per unit of time; number of bites into flowers per unit of time and number of flowers plucked per unit of time.

Diet study

We studied the diet of *P. lilfordi* by analysing faecal pellets. In July of 2008, 2009, 2010, and 2011, we collected samples from all over the island. We obtained 601 pellets in the area where *C. corymbosa* was present and 285 pellets in the area where it was absent. Furthermore, in 2008 and 2010, we collected some individual faecal samples directly from lizards perched on *C. corymbosa*. Faecal pellets were analysed using a binocular dissecting microscope with a micrometer, identifying prey items to family or order level. We measured characteristic body parts of prey to estimate the dry mass of each prey with regression equations. Where possible, we applied the regression equations we had developed from arthropods collected in the study area during



previous years (Pérez-Cembranos *et coll.*, unpubl. data). When no such equation was available for a prey group, we adopted a suitable substitute from Hódar (1996, 1997) or Díaz & Díaz (1990). When prey items were identified but measurements were not possible, we assigned the average dry mass recorded for that group in the study area. When we could not identify the group of arthropod remains, we assigned the average dry mass recorded in faeces for all arthropod groups. We only made statistical analyses of prey mass for those prey groups for which estimated dry mass values were available. Plant consumption was estimated as the percentage of plant volume in the total volume of the pellet. When possible, we identified the species and structures of plant remains by comparing them to a collection of several plant species from Aire Island. We carefully searched for remains of small and soft-bodied prey, such as larvae and spiders. In lizards, diet reconstruction based on this meticulous faecal pellet analysis is as accurate as one based on stom-

ach content analyses from dissected lizards (Pérez-Mellado *et al.*, 2011).

We carried out statistical tests with the raw data of prey frequency for each taxon (n), frequency of pellets in which each taxon was present (presence), and dry weight estimated for each taxon (biomass). We calculated prey abundance (% n) as the percentage of a given prey type in relation to the total prey number, and the relative prey or plant presence (% p) as the percentage of faeces containing a given type of prey or plant. The percentage of estimated biomass (% b) is the proportion of dry weight of each prey type relative to the total estimated biomass (Rosenberg & Cooper, 1990). We estimated diet diversity using both Levins' niche breadth index (B) (Levins, 1968) and its standardised form (B_a) (Hurlbert, 1978). We calculated Pianka's index (O) (Pianka, 1973) to estimate dietary overlaps between individuals in the area with *C. corymbosa* and the area where this plant was absent, as well as between age categories.

We categorized every taxon occurring in the diet of the lizards accord-



ing to its mobility, following Perry (2007). We then used prey composition and movement index to calculate H_j , a single value that represents the weighted average of the locomotor tendencies of all items found in each faecal pellet (Perry, 2007). This value can be expressed as $H_j = \sum M_i F_i$, where M_i is the movement index of prey type i , and F_i is the percentage of prey type i in the diet of lizard j . We also used the movement index M_i assigned to each prey item to construct a table of frequencies of overall mobility values for the area with *C. corymbosa* and the area without *C. corymbosa*. We proceeded in the same manner to compare the mobility of prey consumed for adult and subadult individuals.

Statistical analyses

Analyses were conducted within R framework and using the different available packages (R 2.15.1, R Core Team 2012). Because data showed non-normality and/or heterogeneity of variances, we applied non-parametric tests. Data are showed as mean \pm 1 SE. All tests

were two-tailed, $\alpha = 0.05$. Before applying G-tests, we grouped those taxa with frequencies < 3 to create classes of adequate sample size (Sokal & Rohlf, 1995).

Results

Behaviour of *P. lilfordi* on *C. corymbosa*

Foraging mode: Both PTM and MPM were similar in adult males and females (Mann-Whitney test, $U = 169$, $p = 0.257$ for PTM values and $U = 178$, $p = 0.148$ for MPM values; see average descriptive data on Tab. 1). However, we found significant differences in PTM and MPM between adult and subadult individuals ($U = 158$, $p = 0.007$; $U = 190$, $p = 0.040$, respectively). Subadults spent a higher percentage of time moving and made more moves per minute. Distance travelled per unit of time showed no significant differences between adult males and females ($U = 145$, $p = 0.749$), or between adults and subadults ($U = 227$, $p = 0.186$).



Table 1. Results of different variables analysed from focal observations of the Balearic lizard (*Podarcis lilfordi*) on *Carlina corymbosa* (see details in the text) on Aire Island. The standard error is abbreviated SE.

Variable	age				sex			
	adults (N = 37)		subadults (N = 16)		males (N = 10)		females (N = 27)	
	mean	SE	mean	SE	mean	SE	mean	SE
Duration of observation (sec)	446.2	61.4	539.5	105.5	337.8	61.5	486.4	80.3
Distance travelled (cm)/min	27.2	4.1	31.9	3.5	22.3	4.7	29.1	5.4
PTM	10.5	0.9	17.0	2.5	8.9	1.8	11.2	1.1
MPM	1.8	0.2	2.2	0.2	1.5	0.4	1.9	0.2
% time on <i>C. corymbosa</i>	84.7	3.8	87.3	4.0	82.6	8.7	85.5	4.2
% time on flowers	58.4	4.3	56.0	5.0	59.8	10.2	57.9	4.6
Inflorescences visited/min	0.8	0.1	1.0	0.1	0.8	0.3	0.7	0.1
Changes between inflorescences/min	0.7	0.1	0.9	0.1	0.8	0.4	0.7	0.1
Plants visited/min	0.3	0.0	0.3	0.1	0.3	0.1	0.3	0.0
Eating bouts/min	1.6	0.2	1.6	0.2	1.7	0.5	1.5	0.2
% time eating	13.8	2.0	14.3	3.0	10.8	3.5	15.0	2.4
Number of tongue flicks/min	0.5	0.1	0.6	0.2	0.4	0.2	0.5	0.2
Number of licks/min	7.6	1.9	10.6	3.4	5.6	3.7	8.4	2.3
Number of bites/min	0.4	0.1	1.2	0.3	0.6	0.2	0.4	0.1
Number of pulls/min	2.2	0.5	1.4	0.5	2.8	1.5	1.9	0.4
Height on flowers (cm)	37.4	2.3	38.4	2.8	37.6	5.9	37.3	2.3

We recorded eight cases in which two individuals were foraging on the same plant (with a distance of 10–20 cm between them). In three cases, there were two individuals of the same age class and sex, and in one, an adult female with a subadult. These lizards did not interact. In the remaining four cases, a female or another subadult individual displaced subadults from inflorescences.

Activity of lizards when foraging on *C. corymbosa*: Lizards observed during focal observations perched on inflorescences at 38 ± 2 cm height above the ground (range 0–70 cm). The number of plants visited per unit of time did not differ significantly between males and females (Mann-Whitney test, $U = 140$, $p = 0.880$; Tab. 1) or between adults and subadults ($U = 333.5$, $p = 0.474$). The proportion of time spent



on *C. corymbosa* did not differ significantly between males and females ($U = 142$, $p = 0.824$) or between adults and subadults ($U = 304.5$, $p = 0.877$). As expected, we did not find significant differences in the number of inflorescences visited per unit of time by adult males and females ($U = 154.5$, $p = 0.516$) or by adult and subadult lizards ($U = 219$, $p = 0.138$). Males and females also showed a similar number of switches between inflorescences ($U = 154.5$, $p = 0.516$), as did adults and subadults ($U = 208.5$, $p = 0.092$). The proportion of time spent on inflorescences was similar in both sexes ($U = 117.5$, $p = 0.561$) and ages ($U = 333$, $p = 0.480$). In summary, the utilisation of the thistles was extremely uniform in *P. lilfordi* on Aire Island, and adults and subadults of both sexes employed a very similar strategy.

Feeding behaviour: The number of eating bouts on thistles per unit of time was similar for both sexes (Mann-Whitney test, $U = 129.5$, $p = 0.864$; Tab. 1) and ages ($U = 282$, $p = 0.794$), as well as the proportion

of time they spent eating between sexes ($U = 156$, $p = 0.451$) and ages ($U = 289$, $p = 0.900$). The number of tongue flicks per unit of time was also similar in males and females ($U = 122$, $p = 0.641$), as well as in adults and subadults ($U = 294$, $p = 0.975$). We also found no significant differences in the number of licks per unit of time between sexes ($U = 158$, $p = 0.436$) or ages ($U = 261$, $df = 1$, $p = 0.499$). Although we did not find differences in the number of bites into flowers per unit of time between sexes, ($U = 115.5$, $p = 0.465$), it was significantly higher in subadult individuals compared to adults ($U = 162$, $p = 0.006$). The number of flowers plucked per unit of time did not differ significantly between sexes ($U = 126$, $p = 0.766$) or age groups ($U = 317.5$, $p = 0.678$).

Carlina corymbosa in the diet of *P. lilfordi*

The diet of *P. lilfordi* was mainly insectivorous, even though it contained an important contribution by vegetal matter, which was present in



more than 50% of the pellets examined (Tab. 2). In more than a third of the faecal pellets in which plants

were identified, we found flowers of *C. corymbosa*, which therefore represented an important proportion in

Table 2. Diet of the Balearic Lizard (*Podarcis lilfordi*) each in July of 2008, 2009, 2010 and 2011 in Aire Island. n, prey frequency of each taxon; % n, percentage of prey of each taxon in relation to total prey number; presence, frequencies of pellets where each taxon is present; % presence, percentage of pellets where each taxon is present, in relation to total number of pellets; biomass, dry weight (mg) estimated for each taxon; % biomass, percent biomass consumed of each taxon in relation to total biomass. In *C. corymbosa* and plant matter rows, we show the average percentage volume per pellet (mean \pm SE [standard error]) instead prey frequency. In Total row, we show total number of prey (n), the sum of percentages (% n and % biomass), total number of pellets (presence) and total dry weight consumed (biomass). Abbreviations: *B*, Levins' niche breadth index; *Ba* standardized form of Levins' index.

Taxon	n	% n	presence	% presence	biomass	% biomass
Gastropoda	47	1.32	44	4.97		
Pseudoscorpionida	14	0.39	14	1.58	1.7	0.03
Araneae	56	1.57	55	6.21	134.4	2.59
Isopoda	121	3.40	121	13.66	181.5	3.50
Crustacea	3	0.08	3	0.34		
Diplopoda	11	0.31	11	1.24	327.0	6.31
Dictyoptera	107	3.00	100	11.29	230.0	4.44
Isoptera	83	2.33	71	8.01	38.2	0.74
Dermaptera	13	0.36	12	1.35	170.7	3.29
Homoptera	100	2.81	89	10.05	11.3	0.22
Heteroptera	148	4.15	146	16.48	1965.3	37.92
Diptera	46	1.29	45	5.07	86.9	1.68
Lepidoptera	13	0.36	13	1.47	114.4	2.21
Coleoptera	207	5.81	184	20.77	829.5	16.01
Hymenoptera	387	10.86	156	17.61	717.3	13.84
Formicidae	2086	58.55	506	57.11	228.7	4.41
Unidentif. Arthrop.	34	0.95	34	3.84	83.6	1.61
Larvae	49	1.38	48	5.42	61.7	1.19
Seeds	31	0.87	27	3.05		
<i>P. lilfordi</i>	2	0.06	2	0.23		
Carrion	5	0.14	5	0.56		
<i>C. corymbosa</i>	10.96 \pm 0.93		159	17.95		
Plant matter	28.45 \pm 1.29		453	51.13		
Total	3563	100	886		5182.2	100
<i>B</i>	2.7469					
<i>Ba</i>	0.0873					



the volume of faeces (17.95%).

We found significant differences in the prey composition of the two areas, with and without *C. corymbosa* (G-test, $G = 199.69$, $df = 17$, $p < 0.0001$; Fig. 2). Ants were the most abundant item in both areas, although its consumption was

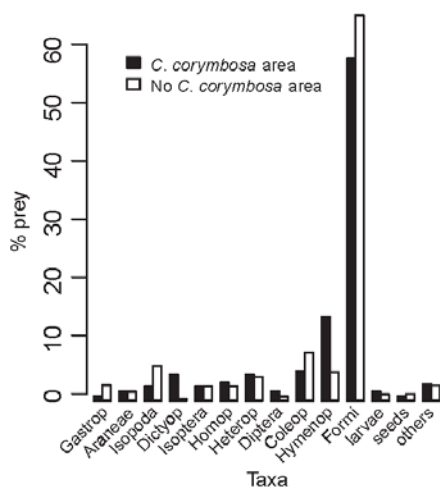


Figure 2. Percentage of prey of each taxon in relation to total number of prey. We compared percentage of prey present on pellets from the Balearic Lizard (*Pardalis lilfordi*) collected in areas where *Carlina corymbosa* is present (filled bars) and where it is absent (open bars).

Abbreviations: Gastrop, Gastropoda; Dictyop, Dictyoptera; Homop, Homoptera; Heterop, Heteroptera; Coleop, Coleoptera; Hymenop, Hymenoptera (excluding Formicidae); Formi, Formicidae; others includes Pseudoscorpionida, Crustacea, Diplopoda, Lepidoptera, Dermaptera, unidentified arthropods, carrion remains and *P. lilfordi*.

higher in the area without *C. corymbosa*. In the area with *C. corymbosa*, the most commonly consumed types of prey were ants, Hymenoptera, Coleoptera, Heteroptera and Dictyoptera, whereas in the area without *C. corymbosa*, the prey with the highest frequency were ants, Coleoptera, Isopoda, Hymenoptera and Heteroptera. We found a higher consumption of Gastropoda, Isopoda and Coleoptera in the area without *C. corymbosa*. In contrast, Dictyoptera, Dermaptera and Hymenoptera were more abundant in the diet in the area with *C. corymbosa*. We found a significantly higher consumption of flying arthropods in the area where *C. corymbosa* was present (0.16% in the area with *C. corymbosa* and 0.06% in the area without the plant; binomial test of proportions, $\chi^2 = 71.05$, $df = 1$, $p < 0.0001$). During focal observations, we recorded five attempts, one successful, to capture flying hymenopterans. We found a significantly higher average prey mobility index in the area with *C. corymbosa* (Mann-Whitney test, $U = 100355$, $p < 0.0001$; *C. corym-*



bosa area, $H_j = 327.71 \pm 4.99$; area without *C. corymbosa*, $H_j = 290.52 \pm 7.02$), as well as a significant difference in the frequency distribution of mobility values in both areas (G-test, $G = 152.98$, $df = 6$, $p < 0.001$; Fig. 3).

The biomass values show the importance of Heteroptera in both areas (Fig. 4). In the area with *C. corymbosa*, the second most dominant prey items were Hymenoptera, Coleoptera, Dictyoptera, Dermaptera and Formicidae. In the area without *C. corymbosa*, the majority of biomass was made up by Coleoptera, Diplopoda, Hymenoptera, Isopoda and Formicidae.

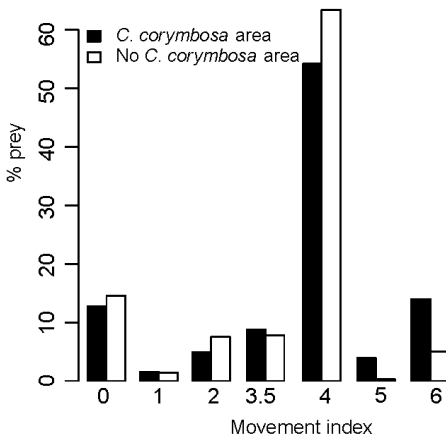


Figure 3. Overall distribution of prey mobility values in the diet of *P. lilfordi* in the area with and without *C. corymbosa*. Values of movement index according to PERRY (2007).

Levins' index showed a wider variety of prey and more uniformly distributed frequencies in the *C. corymbosa* area ($B = 2.8996$, $Ba = 0.0873$) than in the area without *C. corymbosa* ($B = 2.3981$, $Ba = 0.0736$). The diet overlap between the lizards in the two areas was very high (Pianka's index $O = 0.9814$).

The average percentage volume of vegetal matter was similar in both

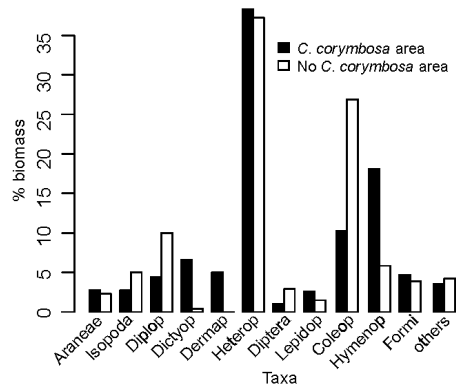


Figure 4. Percentage of the biomass of each taxon in relation to total biomass consumed by the Balearic Lizard (*Podarcis lilfordi*). We compared percentage of biomass consumed in areas where *Carlina corymbosa* is present (filled bars) and where it is absent (open bars). Abbreviations: Diplop., Diplopoda; Dicty., Dictyoptera; Dermap., Dermaptera; Heterop., Heteroptera; Lepidop., Lepidoptera; Coleop., Coleoptera; Hymenop., Hymenoptera (excluding Formicidae); Formi., Formicidae; others includes Pseudoscorpionida, Isoptera, Homoptera, unidentified arthropods and larvae.



areas (Mann-Whitney test, $U = 86681$, $p = 0.756$; area with *C. corymbosa*: $28.54 \pm 1.55\%$; area without *C. corymbosa*: $28.26 \pm 2.29\%$), as was the proportion of pellets in which vegetal matter appeared (binomial test of proportions, $\chi^2 = 0.21$, $df = 1$, $p = 0.644$, 95% CI = -0.05 to 0.09 ; area with *C. corymbosa*: 51.75% ; area without *C. corymbosa*: 49.82%). The presence of remains of *C. corymbosa* was significantly higher in areas where this plant was present (binomial test of proportions, $\chi^2 = 66.92$, $df = 1$, $p < 0.0001$, 95% CI = 0.19 to 0.27 ; area with *C. corymbosa*: 25.29% ; area without *C. corymbosa*: 2.46%), as was the average percentage of *C. corymbosa* consumption (Mann-Whitney test, $U = 105122$, $p < 0.0001$; area with *C. corymbosa*: $15.36 \pm 1.29\%$; area without *C. corymbosa*: $1.68 \pm 0.67\%$).

According to our results obtained from individual lizards, the diet was very similar in each age class, with no differences in the distribution of prey type frequencies (G-test, $G = 9.08$, $df = 11$, $p = 0.614$). None of the taxa consumed revealed differ-

ences between adults and subadults, and their niche overlap was very high (Pianka's index $O = 0.9888$). The mobility index H_j was also similar in both age classes (Mann-Whitney test, $U = 3008.5$, $p = 0.816$; adults, $H_j = 349.71 \pm 13.71$; subadults, $H_j = 354.24 \pm 13.98$). We did not find differences in prey mobility when the frequency of mobility values was compared between age classes (G-test, $G = 3.09$, $df = 6$, $p = 0.798$). In this particular analysis, all vegetal matter was identified as *C. corymbosa*. The proportion of pellets with *C. corymbosa* was relatively similar in the two age classes (binomial test of proportions, $\chi^2 = 3.14$, $df = 1$, $p = 0.077$, 95% CI = -0.01 to 0.32), as was the average volume consumed by adults and subadults (Mann-Whitney test, $U = 3576$, $p = 0.065$; adults: $35.07 \pm 4.29\%$; subadults: $24.40 \pm 4.20\%$).

Discussion

The Balearic lizard is an omnivorous reptile that exhibits a remarkable degree of plasticity in its foraging behaviour. Greef & Whiting



(2000) argue that the opportunistic use of several food resources can lead to important changes in the foraging mode. Foraging behaviour varies greatly between populations of *P. lilfordi* and even between areas at the same locality, depending on the availability of food resources (Pérez-Mellado & Corti, 1993 and authors' pers. obs.).

We found that subadults were foraging more actively than adult individuals. In other species, intraspecific differences in movement patterns were related to dietary differences (Greef & Whiting, 2000). In our observations, the diet of individuals foraging on *C. corymbosa* was very similar in adults and subadults, implying that the difference in foraging mode may be due to their competing for *C. corymbosa*, as is suggested by the observed displacement of subadults from flowers by other lizards. Therefore, subadults foraging on *C. corymbosa* probably need to move more in order to avoid the pressure from other individuals.

Other plant species, such as the sea fern, *C. maritimum*, are exploited by *P. lilfordi* almost exclu-

sively as food resources (Pérez-Mellado & Casas, 1997). However, when foraging on *C. corymbosa*, the Balearic lizard exhibits a mixed strategy, since attempts to capture prey are relatively common and the proportion of flying arthropods in the diet is higher in the area with *C. corymbosa*.

Flowers of Asteraceae have a low production of nectar. In the case of *C. corymbosa*, the production is difficult to quantify because nectar is scarce and/or the position of nectaria makes it difficult to access the nectar (Hidalgo & Cabezudo, 1995). Therefore, the nectar of *C. corymbosa* is either not quantitatively sufficient or not available to lizards. Moreover, the apical areas of *C. corymbosa* have very high quantities of biomass with a high concentration of starch and oils (Meusel & Kästner, 1990). *Podarcis lilfordi* discriminates between animal and plant elements in their diet based on the presence of fatty substances or sugars (Cooper et al., 2002a, 2002b). It is therefore possible that the Balearic lizard perceives the inflorescences of *C. corymbosa* and



C. maritimum in a qualitatively different way. Consequently, *P. lilfordi* exhibits a feeding behaviour that is qualitatively different on thistles than on other flowering plants with a higher nectar production, such as *C. maritimum*. In this last case, lizards intensively lick up nectar and pollen of flowers, without destroying any part of them (Pérez-Mellado & Casas, 1997). On *C. corymbosa*, lizards obtain floral elements not only by licking, but also biting and tearing them from the plant, in a similar manner to that used when feeding on a prey item that is too large to be swallowed whole. In fact, the consumption of large prey is exceptional in Lepidosauria and in the vast majority of non-mammalian Tetrapoda (Schwenk, 2000). *Podarcis lilfordi* plucks *C. corymbosa* flowers by using the jaws like clamps (Pérez-Mellado, 2009), a technique employed by many lepidosaurs. Sometimes, lizards will shake their heads violently when they try to dislodge pieces of a large prey item (Schwenk, 2000; Metzger, 2002). We observed several instances in

which lizards appeared to lack the strength necessary to tear a flower from the plant. In these cases, the lizards applied another technique, biting flowers and rapidly rotating their bodies around the longitudinal axis. This technique has been described as rotational feeding, a way of handling large prey in Crocodylia (Cott, 1961, Pooley & Gans, 1976, Taylor, 1987 in Schwenk & Rubega, 2005), caecilians (Measey & Herrel, 2006), and anguillid eels (Helfman & Clark, 1986). Because few individuals displayed that behaviour during focal observations, we were unable to quantify it. This technique is very often employed to obtain small pieces from large vertebrate carcasses, which is a resource typically exploited by insular lizards (Pérez-Mellado, 2009 and authors' pers. obs.).

Although ants quantitatively dominated the diet in areas of Aire having and lacking *C. corymbosa*, there were some striking differences between these areas in other taxa frequencies. Our results show that during its flowering season, the thistle *C. corymbosa* will be an important



trophic resource in the areas of the island where it is present. Its consumption appears to be associated with a lower percentage of other plant species present in the diet, at least during this time of the year. In addition, the consumption of thistle flowers appears to have a secondary effect on foraging, i.e., the use of *C. corymbosa* as a perch to capture flying insects from. Consequently, in the area without *C. corymbosa*, consumption of some terrestrial invertebrates, including gastropods, isopods, coleopterans and ants, was greater than in the area where the thistle was present, whereas some other insects, dictyopterans and dermapterans, were more abundant in the diet in the area with *C. corymbosa*. The greatest difference was that the proportional consumption of hymenopterans (excluding ants) was three times higher in areas covered by *C. corymbosa*. Other flying insects, like Diptera and Lepidoptera, were also more abundant in the diet of the area with *C. corymbosa*. Therefore, it seems that *P. lilfordi* foraged for both plant and animal prey on the thistle. Where *C. corym-*

bosa was present, the lizards obtained most of their food while foraging on this plant, obtaining not only a great amount of flower material, but also an important number of flying prey, which probably were attracted by the *C. corymbosa* flowers.

In conclusion, *P. lilfordi* on Aire Island employs a wide range of techniques to forage on *C. corymbosa*, with some of them being otherwise used to feed on other plant species and some typically employed to forage on carcasses. Moreover, our analysis of the diet of *P. lilfordi* shows that lizards use *C. corymbosa* both as an important trophic resource and a perch site to capture flying insects. Consequently, during the flowering period of *C. corymbosa* and in areas where the plant is present, the overall diet and foraging behaviour of these lizards are significantly influenced by the status of the plant. While a true active forager in other areas and during other seasons, *P. lilfordi* partly and temporarily turns into a sit-and-wait forager in areas with *C. corymbosa*. This is an unexpected



result that shows the role of key food resources as a modifier even if they are available only during a short period.

Acknowledgements. This work was supported by research projects CGL2009-12926-C02-02 and CGL2012-39850-C02-02 from the Spanish Ministry of Science and Innovation co-founded by FEDER funds from the European Union. APC was supported by a FPU grant from the Spanish Ministry of Education. Lizards were studied thanks to special permits from the Servei de Protecció d'Espècies, Conselleria de Medi Ambient, Balearic Government (CAP 04/2008 and CAP 09/2010. We thank M. Garrido for helping with fieldwork. Comments and suggestions of W. E. Cooper and two reviewers greatly improved a first version of the manuscript.

References

- Cooper, W. E. (2005): The foraging mode controversy: both continuous variation and clustering of foraging movements occur. – *Journal of Zoology* 267: 179–190.
- Cooper, W. E. (2007): Foraging modes as suites of coadapted movement traits. – *Journal of Zoology* 272: 45–56.
- Cooper, W. E. & L. J. Vitt (2002): Distribution, extent, and evolution of plant consumption by lizards. – *Journal of Zoology* 257: 487–517.
- Cooper, W. E. & M. J. Whiting (1999): Foraging modes in lacertid lizards from southern Africa. – *Amphibia-Reptilia* 20: 299–311.
- Cooper, W. E. & M. J. Whiting (2000): Ambush and active foraging modes both occur in the scincid genus *Mabuya*. – *Copeia* 2000: 112–118.
- Cooper, W. E., V. Pérez-Mellado & L. J. Vitt (2002a): Lingual and biting responses to selected lipids by the lizard *Podarcis lilfordi*. – *Physiology & Behavior* 75: 237–241.
- Cooper, W. E., V. Pérez-Mellado & L. J. Vitt (2002b): Responses to major categories of food chemicals by the lizard *Podarcis lilfordi*. – *Journal of Chemical Ecology* 28: 709–720.
- Corti, C., M. Masseti, M. Delfino & V. Pérez-Mellado (1999): Man and herpetofauna of the Mediterranean



- islands. – *Revista Española de Herpetología* 13: 83–00.
- Díaz, J. A. & M. Díaz (1990): Estimaciones de tamaños y biomásas de artrópodos aplicables al estudio de la alimentación de vertebrados insectívoros. – *Doñana Acta Vertebrata* 17: 67–74.
- Emlen, J. M. (1966): The role of time and energy in food preference. – *The American Naturalist* 100: 611–617.
- Greiff, J. M. & M. J. Whiting (2000): Foraging-mode plasticity in the lizard *Platysaurus broadleyi*. – *Herpetologica* 56: 402–407.
- Günther, A. (1874): Description of a new European species of *Zootoca*. – *The Annals and Magazine of Natural History; zoology, botany and geology* 4th ser., 14: 158–159.
- Helfman, G. S. & J. B. Clark (1986): Rotational feeding: overcoming gape-limited foraging in Anguillid eels. – *Copeia* 1986: 679–685.
- Hidalgo, M. I. & B. Cabezudo (1995): Producción de néctar en matorrales del sur de España (Andalucía). – *Acta Botanica Malacitana* 20: 123–132.
- Hódar, J. A. (1996): The use of regression equations for estimation of arthropod biomass in ecological studies. – *Acta Oecologica* 17: 421–433.
- Hódar, J. A. (1997): The use of regression equations for the estimation of prey length and biomass in diet studies of insectivore vertebrates. – *Miscel·lània Zoològica* 20: 1–10.
- Huey, R. B. & E. R. Pianka (1981): Ecological consequences of foraging mode. – *Ecology* 62: 991–999.
- Hurlbert, S. H. (1978): The measurement of niche overlap and some relatives. – *Ecology* 59: 67–77.
- Levins, R. (1968): *Evolution in Changing Environments; Some Theoretical Explorations*. – *Monographs in Population Biology*, No 2. Princeton University Press, USA.
- MacArthur, R. H. & E. R. Pianka (1966): On optimal use of a patchy environment. – *The American Naturalist* 100: 603–609.
- Magnusson, W. E., L. Junqueira de Paiva, R. Moreira de Rocha, C. R. Franke, L. A. Kasper & A. P. Lima (1985): The correlates of foraging mode in a community of Brazilian lizards. – *Herpetologica* 41: 324–332.



- McBrayer, L. D., D. B. Miles & S. M. Reilly (2007): The evolution of the foraging mode paradigm in lizard ecology. – pp. 508–521 in: Reilly, S.M., L.D. McBrayer & D.B. Miles (Eds): *Lizard Ecology: The Evolutionary Consequences of Foraging Mode*. – Cambridge University Press, UK.
- McLaughlin, R. (1989): Search modes of birds and lizards: evidence for alternative movement patterns. *The American Naturalist* 133: 654–670.
- Measey, J. & A. Herrel (2006): Rotational feeding in caecilians: putting a spin on the evolution of cranial design. – *Biology Letters* 2: 485–487.
- Metzger, K. (2002): Cranial kinesis in lepidosaurs: skulls in motion. – pp. 15–46 in: Aerts, P., K. D’Août, A. Herrel & R. van Damme (Eds) – *Topics in Functional and Ecological Vertebrate Morphology*. – Shaker Publishers, Netherlands.
- Meusel, H. & A. Kästner (1990): *Lebensgeschichte der Gold- und Silberdisteln: Monographie der mediterran-mitteuropäischen Compositen-Gattung Carlina*, Band I. Merkmalspektren und Lebensräume der Gattung. Österreichische Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse, Austria.
- Perera, A. & V. Pérez-Mellado (2002): Ausencia de plasticidad fenotípica en las estrategias reproductoras de la lagartija balear, *Podarcis lilfordi* (Squamata, Lacertidae). – *Revista de Menorca* 86: 159–171.
- Pérez-Mellado, V. (1989): Estudio ecológico de la lagartija balear *Podarcis lilfordi* (Günther, 1874) en Menorca. – *Revista de Menorca* 80: 455–511.
- Pérez-Mellado, V. (1998): *Podarcis lilfordi* (Günther, 1874). – pp. 272–282 in: Salvador, A. (Ed.): *Fauna Ibérica*, vol 10. – Museo Nacional de Ciencias Naturales, Spain.
- Pérez-Mellado, V. (2009): *Les sargantanes de les Balears*. – *Documenta Balear*, Spain.
- Pérez-Mellado, V. & J. L. Casas (1997): Pollination by a lizard on a Mediterranean island. – *Copeia* 1997(3): 593–595.
- Pérez-Mellado, V. & C. Corti (1993): Dietary adaptations and herbivory in lacertid lizards of the genus *Podarcis* from western Mediterranean is-



- lands (Reptilia: Sauria). – *Bonner Zoologische Beiträge* 44: 193–220.
- Pérez-Mellado, V. & A. Traveset (1999): Relationships between plants and Mediterranean lizards. – *Natura Croatica* 8: 275–285.
- Pérez-Mellado, V., J. A. Hernández-Estévez, T. García-Díez, B. Terrassa, M. M. Ramón, J. Castro, A. Picornell, J. Martín-Vallejo & R. Brown. (2008): Population density in *Podarcis lilfordi* (Squamata, Lacertidae), a lizard species endemic to small islets in the Balearic Islands (Spain). – *Amphibia-Reptilia* 29: 49–60.
- Pérez-Mellado, V., A. Pérez-Cembranos, M. Garrido, L. Luiselli & C. Corti (2011): Using faecal samples in lizard dietary studies. – *Amphibia-Reptilia* 32: 1–7.
- Perry, G. (2007): Movement patterns in lizards: measurement, modality, and behavioral correlates. – pp. 13–48 in: Reilly, S.M., L.D. McBraver & D.B Miles (Eds): *Lizard Ecology: The Evolutionary Consequences of Foraging Mode*. – Cambridge University Press, UK.
- Perry, G., I. Lampl, A. Lerner, D. Rothenstein, E. Shani, N. Sivan & Y. L. Werner (1990): Foraging mode in lacertid lizards: variation and correlates. – *Amphibia-Reptilia* 11: 373–384.
- Pianka, E. R. (1966): Convexity, desert lizards, and spatial heterogeneity. – *Ecology* 47(6): 1055–1059.
- Pianka, E. R. (1973): The structure of lizard communities. – *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 53–74.
- Pianka, E. R., R. B. Huey & L. R. Lawryor (1979): Niche segregation in desert lizards. – pp. 67–115 in: Horn, D.J., R. Mitchell & G.R. Stairs (Eds): *Analysis of Ecological Systems*. – Ohio State University Press, USA.
- R Core Team (2012): R: A language and environment for statistical computing. Version 2.15.1. – R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, <http://www.R-project.org>, downloaded on 2013-06-06
- Rosenberg, K. V. & R. J. Cooper (1990): Approaches to avian diet analysis. – *Studies in Avian Biology* 13: 80–90.
- Schwenk, K. (2000): Feeding in lepidosaurs. – pp. 1–41 in: Schwenk, K. (Ed.): *Feeding: form, function and*



- evolution in tetrapod vertebrates. – Academic Press, California, USA.
- Schwenk, K. & M. Rubega (2005): Diversity of vertebrate feeding systems. – pp. 1–41 in: Starck, J. M. & T. Wang (Eds): Physiological and ecological adaptations to feeding in vertebrates. – Science Publishers, USA.
- Sokal, R. R. & F. J. Rohlf (1995): Biometry. – 3rd edition. – Freeman, New York.
- van Damme, R. (1999): Evolution of herbivory in lacertid lizards: Effects of insularity and body size. – Journal of Herpetology 33: 663–674.

6. PREDATION RISK AND OPPORTUNITY COST OF FLEEING WHILE FORAGING ON PLANTS INFLUENCE ESCAPE DECISIONS OF AN INSULAR LIZARD

6. EL RIESGO DE DEPREDACIÓN Y EL COSTE DE HUIDA AL FORRAJEAR EN PLANTAS INFLUYEN EN LAS DECISIONES DE ESCAPE DE UNA LAGARTIJA INSULAR



Este capítulo reproduce íntegramente el siguiente artículo:

Pérez-Cembranos, A., Pérez-Mellado, V. y Cooper, W. E. (2013).

Predation risk and opportunity cost of fleeing while foraging on plants influence escape decisions of an insular lizard. *Ethology*, 119: 522-530. DOI: 10.1111/eth.1209



RESUMEN

Los modelos de costes-beneficios del comportamiento de escape predicen la distancia de acercamiento que una presa le permite a un depredador (distancia de inicio de la huida, FID) basándose en los costes de no huir (riesgo de depredación) y en los costes de huir (pérdida de oportunidades). Los modelos para la FID han sido usados con cierto éxito para predecir la distancia a la que huye la presa (DF). Nuestros objetivos son estudiar los efectos de las pérdidas de oportunidades de alimentación como costes de huida y examinar las diferencias de estos efectos en las distintas categorías de edad y sexo de la lagartija balear, *Podarcis lilfordi*. La lagartija balear forrajea en el suelo en busca de invertebrados y sube al cardo *Carlina corymbosa* para alimentarse de sus inflorescencias. Nosotros estudiamos el comportamiento de escape en tres grupos experimentales, con seres humanos como depredadores ficticios: lagartijas forrajeando sobre *C. corymbosa*, lagartijas forrajeando en el suelo sin cardos y lagartijas forrajeando en el suelo en inflorescencias cortadas de *C. corymbosa*. La distancia de inicio de la huida fue menor para las lagartijas con las inflorescencias cortadas que para (1) lagartijas sobre las plantas debido a un mayor riesgo de éstas por el contraste de las lagartijas negras sobre las inflorescencias amarillas; y (2) lagartijas en el suelo alejadas de las flores debido al coste de perder la oportunidad de comer por huir. La única diferencia entre sexos y edades fue una FID ligeramente superior para los machos adultos que para los subadultos, posiblemente porque los adultos más grandes son atacados por los depredadores con mayor probabilidad. Discutimos también otros factores potenciales que afectarían a esta diferencia. Los tres grupos



experimentales y los de sexo y edad no mostraron interacciones que afectaran a la FID ni a la DF. Ya que las lagartijas que forrajeaban sobre las plantas huían a la base de éstas, refugiándose entre las hojas espinosas del cardo, su DF era más corta que in los otros grupos, cuyas lagartijas huían por el suelo, generalmente sin entrar en un refugio. La DF no fue diferente entre los dos grupos del suelo ni por sexo y edad. No obtuvimos la menor DF esperada para las lagartijas que se alimentaban en el suelo de inflorescencias cortadas de *C. corymbosa* respecto a las que estaban en el suelo sin inflorescencias. Planteamos la posibilidad de que el coste de la oportunidad perdida era pequeño debido a la abundancia de cardos en flor y a que la DF puede ser menos sensible a los costes de oportunidades que la FID.



Predation risk and opportunity cost of fleeing while foraging on plants influence escape decisions of an insular lizard

Ana Pérez- Cembranos, Valentín Pérez- Mellado & William E. Cooper

Abstract. Cost-benefit models of escape behaviour predict how close a prey allows a predator to approach [flight initiation distance (FID)] based on cost of not fleeing (predation risk) and cost of fleeing (loss of opportunities). Models for flight initiation distance have been used with some success to predict distance fled (DF). We studied effects of foraging opportunity cost of fleeing and examined differences among age-sex groups in the omnivorous Balearic Lizard, *Podarcis lilfordi*. Balearic lizards forage on the ground for invertebrate prey and climb the thistle *Carlina corymbosa* to forage on its inflorescences. We studied escape behaviour in three experimental groups, with human beings as simulated predators: lizard foraging above ground on *C. corymbosa*, foraging on the ground away from thistles, and on the ground with cut inflorescences. Flight initiation distance was shorter for lizards with cut inflorescences than for (1) lizards above ground due to the greater risk above ground due to conspicuousness of black lizards on yellow flowers; and (2) lizards on ground away from flowers due to the cost of leaving while feeding. The only age-sex difference was slightly greater FID for adult males than subadults, presumably because larger adult males are more likely to be attacked by predators. Other potential factors affecting this difference are discussed. Experimental group and age-sex group did not interact for FID or DF. Because lizards foraging on inflorescences above ground fled to the base of the plants to refuge provided by spiny thistle leaves, their DF was shorter than in the other groups, which fled across the ground, usually without entering refuge. DF did not differ between groups on the ground or among age-sex groups. The predicted shorter DF for lizards with cut inflorescences



than on ground without inflorescences did not occur. We hypothesize that the opportunity cost was small due to the abundance of blooming thistles and that DF may be less sensitive to opportunity cost than FID.

Introduction

When a prey detects an approaching predator, it must decide whether, when and how far to flee. Economic models have been very successful in predicting when prey start to flee and to a lesser extent how far they flee based on costs and benefits associated with fleeing and not fleeing (Stankowich & Blumstein 2005; Cooper 2010). Prey are assumed to assess and continuously update the risk of predation and cost of fleeing to inform decision about their behavioural options for antipredatory defence (Lima & Dill 1990). Two explicit models predict flight initiation distance (FID), the distance between the prey and approaching predator when the prey begins to flee. In both models a prey monitors a predator continuously as it approaches. As the predator draws nearer, predation risk (cost of not fleeing) increases, but cost of fleeing decreases because the prey may ob-

tain some of the potential benefits of its current activity while the predator approaches.

A model by Ydenberg & Dill (1986) predicts that prey initiate escape at the distance where cost of not fleeing and cost of fleeing are equal. In contrast, the model of Cooper & Frederick (2007, 2010) predicts that escape begins at the FID for which the prey's fitness at the conclusion of the encounter is maximized. The optimal FID is based on predation risk, cost of fleeing, and a third factor, the prey's initial fitness (residual reproductive value). Inclusion of the prey's initial fitness is important because prey that have higher fitness are predicted by Clark's (1994) asset protection principle. Calculations and examples in which fitness can be enhanced even if the prey dies indicate that prey can achieve higher fitness if they make an optimal decision regarding FID than by escaping when costs of



fleeing and not fleeing are equal. In the Ydenberg & Dill model (1986), the best that a prey can do is break even, i.e., not lose fitness (Cooper & Frederick 2007).

Despite the conceptual differences between models, they can be used interchangeably to test qualitative predictions at the ordinal about relative magnitudes of FID under greater and lesser risk and cost for a wide range of factors that affect risk and cost. This is because (1) precise FID values predicted by the break-even and optimality models cannot be calculated because exact fitness costs and benefits are unknown, and (2) initial fitness of prey frequently does not differ between experimental groups when effects of other factors are being tested. In both cases, FID is longer when cost of not fleeing is greater and shorter when cost of fleeing is greater.

Many studies of single species have verified predictions of the models of FID for diverse risk and cost of fleeing factors (Lima & Dill 1990; Stankowich & Blumstein 2005; Cooper 2011a). Some factors

for which higher risk is associated with longer FID include distance to refuge, directness of the predator's approach, predator approach speed, presence or absence of predator eye contact and degree of plant cover (reviewed by Stankowich & Blumstein 2005; Cooper 2010, 2011a). Some factors for which higher cost of fleeing is associated with shorter FID include the presence of food and of potential mates or sexual rivals (Cooper & Pérez-Mellado 2004; Stankowich & Blumstein 2005; Cooper et al. 2006). Some of these factors depend on aspects of the predator, including its behaviour. Others are intrinsic for each prey species, individual, and setting. The latter features include crypsis, body armour, body condition, body size, loss of body parts by autotomy and experience with predators (reviewed by Stankowich & Blumstein 2005; Cooper & Wilson 2008; Cooper 2011b).

Most of the research about antipredator behaviour measured FID as an estimator of risk perception by prey. However, the cost-benefit logic es-



cape models conceived for FID have been applied with mixed success to distance fled (DF) by a prey before stopping. Distance fled is expected to be shorter when predation risk is lower, and fleeing farther increases potential loss of benefits, especially by loss of reproduction or feeding opportunities (Martín & López 1998; Cooper & Vitt 2002; Cooper & Pérez-Mellado 2004; Cooper et al. 2006; Cooper 2009). When food is present, DF by the prey is predicted to be shorter to avoid costs of losing the food item and of searching for another one. Furthermore, prey often maintain distances to refuge according to risk and expected benefits. Thus, the number of available refuges and distance to them could also affect DF (Martín & López 2000).

Although predation risk and cost of fleeing factors may interactively or independently affect escape decisions, very few studies have examined the effects of simultaneous risk and cost factors (Cooper et al. 2003; Cooper 2011a). Researchers usually test effects of two or more risk levels

by modifying the threat posed by the predator by varying factors such as approach speed, directness of attack or eye contact (Cooper 2003, 2011b; Cooper et al. 2003, 2009b, 2010, 2012; Stankowich & Blumstein 2005). In other studies differences in escape behaviour are examined in relation to features of the prey, predation intensity to which their population is exposed, or habitats characteristics related with risk level, such as cover, visibility or distance to refuges (Martín & López 2000; Cooper et al. 2009c; Cooper & Pérez-Mellado 2012). In our study, the prey are exposed to similar predators, but the risk level and expected foraging benefits varied between microhabitats occupied by lizard prey. Risk was higher on the plant, where flowers were present as a food resource, than on the ground, where food was absent. We created a third situation in which the food was present in the microhabitat with lower risk.

We studied the escape behaviour of the Balearic lizard, *Podarcis lilfordi* (Squamata, Lacertidae), which is



omnivorous, frequently consuming plant material such as flowers and nectar (Pérez-Mellado & Corti 1993). From late June to early August, *P. lilfordi* frequently climb to inflorescences of the thistle *Carlina corymbosa* and eat its flowers (own data). While a lizard is foraging on an inflorescence, risk of predation is presumably higher than when it is on the ground. That is mainly due to the greater conspicuousness of a melanistic lizard on a background of yellow flowers. Also, we have to take into account the instability or shakiness of the plant, as well as the difficulty to move over plants and the uncovered situation. We predicted that FID would be greater due to this risk, but the presence of flowers as food is expected to lead to shorter FID. Because lizards on the ground did not forage on flowers, their FID would be expected to be longer than above ground on flowers due to lower cost of fleeing in the absence of flowers as food, but shorter due to the lower risk conferred by being less conspicuous. In the absence of information about the

relative magnitudes of these factors, we could not predict the relative magnitudes of FID on inflorescences above ground and on the ground.

To separate the effects of the risks and costs, we studied escape in the two natural situation just described and in an artificial situation in which we cut blooming inflorescences from *C. corymbosa* and placed them on the ground. For this group, risk of being on the ground was equal to that of lizards foraging on the ground away from flowers. Due to very strong effects of presence of food on escape (Cooper 2000; Cooper et al. 2003, 2006), we predicted that FID would be longer at ground level for lizards away from than on flowers. For the two groups with flowers, we predicted longer FID for those that had climbed above ground because they had equal costs of leaving the food, but greater conspicuousness.

P. lilfordi sometimes hide into a refuge when escape, but other times just run for some centimetres before stopping, without entering a refuge (own data). We observed that lizards



over plants in Aire, such as *C. corymbosa*, *Crithmum maritimum* or *Euphorbia paralias*, usually flee jumping to the ground and remaining hidden on the base of the same plant where they were foraging. When applied to DF, the models for FID predicted shorter DF for lizards on flowers due to cost of leaving but greater DF for lizards above ground due to greater conspicuousness or for lizards further away from an available refuge. Thus, we predicted longer DF by lizards on flowers when above ground than on the ground because of the greater risk, but shorter because of the closer distance to refuge. The final result will depend on the balance between risks and benefits of each situation. Because lizards feeding on flowers on the ground were not on the flowers, they were not as conspicuous as lizards foraging on inflorescences above ground. Cost of leaving the food predicts shorter DF when flowers were present than absent on the ground.

Escape behaviour often differs among ages and between sexes

(Stankowich & Blumstein 2005; Cooper 2011b). Differences between adult and juvenile individuals might be attributable to differences in size, reliance on crypsis or smaller size by juveniles, or previous experiences with predators. In some studies, males and females have different FID or DF, due to sexual dimorphic characteristic, such as a greater conspicuousness or size of males, or the reproductive state of the female (Cooper 2011b). Therefore, we also examined differences among age-sex groups. It is difficult to make predictions about effects of sex and age on escape behaviour, because the complexity of factors that affect it and the lack of consensus on previous studies. Thus, we expected shorter FID for subadult than adult lizards, in a similar way that it is reported in most of the previous studies (Cooper 2011b; Martín & López 2003; Whiting et al 2003). Nevertheless, we did not expect any difference between sexes, considering that males and females of *P. lilfordi* have the same colour pattern,



and in July most of females are not pregnant.

Methods

Study species and site

We conducted the study on Aire, an islet off the coast of Menorca (Balearic Islands, Spain; 39°48'N, 4°17'E, 15 m.a.s.l.) during July and early August 2008 and July 2010, on sunny days from 0700 to 1100 hours GMT, when lizards were actively foraging. The vegetation in the study area was sparse, with some low plants and bushes that provide food and refuge for the lizards. Holes in stone fences and rocks provide additional refuges. The main flowering plant at the study site during summer is *C. corymbosa* (Asteraceae), a thistle 10 – 70 cm high with bright yellow flowers (Meusel & Kästner 1990).

Podarcis lilfordi (Squamata, Lacertidae) is a medium-sized lacertid lizard (average SVL 68 mm in males, 63 in females and 58 in subadults, own data). It reaches very high population densities in Aire

island (Pérez-Mellado et al. 2008), facilitating data collection. Balearic lizards are mainly insectivorous, but they also consume parts of a wide variety of plant species, as well as nectar (Pérez-Mellado & Corti 1993). Although active and ambush foraging modes strictly apply to insectivores, it could be applied to *P. lilfordi*, which was ancestrally insectivorous. The Balearic lizard appears to have retained the typical proportion of time spent moving of active foraging while foraging for animal prey and to have added substantial time for consumption of plant material (own data).

No mammalian or ophidian predators of lizards are present on Aire (Pérez-Mellado 1989), where birds are the main predators. Kestrels (*Falco tinnunculus*) do not breed on Aire, but visit the islet frequently and are the major predators of *P. lilfordi*; a breeding colony of two gull species (*Larus cachinnans* and *Larus audouinii*) is present on Aire, which very occasionally capture lizards (personal observations and see also, Martín & López 1990;



Martínez-Abraín et al. 2003 and Matias & Catry 2010).

Experimental procedure

Human experimenters served as simulated predators (Frid & Dill 2002). Although human beings are not natural predators of lizards, they have been very useful as simulated predators in escape experiments with different taxa (reviewed by Stankowich & Blumstein 2005). We have conducted several previous studies in this population with similar methods and lizards reacted to experimenters as it was to be expected in response to natural predators (Cooper & Pérez-Mellado 2004; Cooper et al. 2006, 2009b). Although it is possible that antipredatory responses specific to other predators might not be observed, the lizard *Sceloporus virgatus* exhibited similar escape responses to a human being and models of a raptorial bird and a snake (Cooper 2008).

We tested lizards in three different situations: a) active lizards foraging on the ground; b) lizards foraging above the ground on *C. corymbosa*

inflorescences; and c) lizards eating *C. corymbosa* cut inflorescences and offered to lizards on the ground. Situation c) was performed by cutting blooming fresh inflorescences of *C. corymbosa* and tying six of them to a piece of fine cardboard to prevent lizards from escaping with the whole inflorescences.

Before trials in situations a) or b) the investigator slowly walked through the area searching for an active lizard. After detecting one of them, he moved to a location that afforded the lizard a clear view of him and at a starting distance of 5 to 10 meters. Before each trial in situation c), we placed the cardboard with attached inflorescences on the ground in an open area in the zone where *C. corymbosa* occurs naturally, withdrew 10 meters and remained still. We conducted a trial after a lizard had approached and started to feed on the florets.

In all trials the same experimenter approached directly towards the lizard at a practiced speed of 80 m/min. At this speed, starting distance has no effect on FID in *P. lilfordi* (Co-



per et al. 2009a). As soon as the lizard fled, the investigator stopped and recorded flight initiation distance (FID) and DF by the lizard before stopping for at least 1 s. Distances were measured with a metric rule to the nearest 0.01 m. We also noted the age and sex of the individual (adult male, adult female or subadult) and the GMT hour. When we finished the trial for one individual, another individual was usually in sight, which we could distinguish from the previous one. Trials in the two natural situations were conducted in blocks of 2-3 trials in one situation alternating with blocks 2-3 trials in the other situation in 2008. Trials with cut inflorescences were conducted in 2010. Ideally, the sequence of testing would have been counterbalanced. Nevertheless, we believe that sequential bias was minimal because approach protocols were identical in the two years, weather very similar, and blooming *C. corymbosa* was similarly abundant in the two years, and the trials with cut inflorescences were conducted at the site where lizards were

simultaneously feeding on intact *C. corymbosa*. To avoid pseudoreplication, we moved through an area only once. Moreover, density of lizards was high enough to do repetition of the same individual unlikely.

We tested 11 males, 19 females and 15 subadults on *C. corymbosa*; 20 males, 9 females and 5 subadults on the ground; and 8 males, 9 females and 8 subadults with cut *C. corymbosa* inflorescences on the ground. In two trials we were unable to record DF.

Statistical analysis

Data were analyzed with separate 3 x 3 factorial ANOVAs for FID and DF, with all factors and levels being independent groups (Sokal & Rohlf 1995). We tested homogeneity of variances using the Fligner-Killeen test and normality using the Shapiro-Wilk test (Crawley 2009). Although some distributions were not normal, their variances were homogeneous, so we applied an ANOVA test, which is robust when data depart only slightly from normality (Sokal & Rohlf 1995). When we detected



significant main effects, we applied Tukey's HSD test to examine differences between pairs. We analyzed data using R 2.15.1 (R Core Team 2012). Data are presented as mean \pm 1.0 SE. All tests were two-tailed, with $\alpha = 0.05$. Effect sizes are reported as classical η^2 , which is given by the sum of squares for a particular effect divided by the total sum of square, varies from 0 to 1, and may be interpreted similarly to R^2 (Cohen 1973).

Results

Flight initiation distance

FID for all data pooled was 112 ± 6 cm, but FID differed significantly among the foraging situations (ANOVA, $F_{2,95} = 8.25$, $p < 0.001$; Fig. 1) and age-sex classes ($F_{2,95} = 3.32$, $p = 0.04$). The interaction between foraging situations and sex and age classes was not significant ($F_{4,95} = 0.48$, $p = 0.75$). FID was significantly shorter when lizards foraged on *C. corymbosa* inflorescences on the ground (71 ± 6 cm)

than both above ground on the plant (125 ± 10 cm; Tukey's HSD test, $p < 0.001$) and when foraging on the ground without *C. corymbosa* (124 ± 11 cm; $p = 0.002$). FID did not differ significantly between lizards foraging above ground level on *C. corymbosa* and lizards on the ground without *C. corymbosa* ($p = 1.00$). Although the main effect of foraging situation was significant, the effect size was small ($\eta^2 = 0.13$).

FID was 129 ± 12 cm for adult males, 111 ± 9 for adult females, and

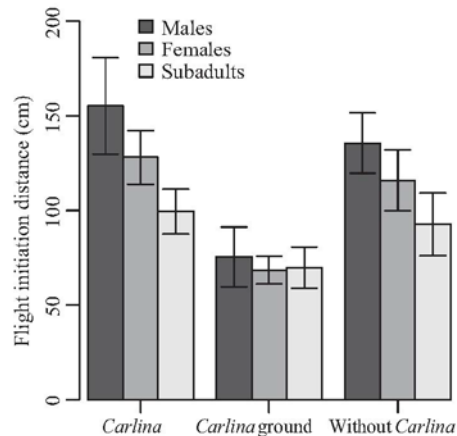


Fig. 1. Mean values of flight initiation distance (FID) of *P. lilfordi* for each age-sex class and situation. *Carlina*, lizards eating on *C. corymbosa* inflorescences above ground; *Carlina* ground, lizards eating on *C. corymbosa* inflorescences cut at ground level; Without *Carlina*, active lizards on ground without *C. corymbosa*. Error bars represent ± 1 SE.



90 ± 8 for subadults. FID was significantly greater for adult males than for subadults (Tukey's HSD test, $p = 0.04$). The other differences in FID were not significant (adult males vs adult females, $p = 0.43$; adult females vs subadults, $p = 0.41$). The effect size of age-sex group was small ($\eta^2 = 0.06$).

Distance fled

Distance fled for all lizards was 45 ± 3 cm, but differed significantly among foraging situations ($F_{2,93} = 22.29$, $p < 0.001$; Fig. 2). Distance fled did not differ significantly among age/sex classes ($F_{2,93} = 1.00$, $p = 0.37$), and the interaction between foraging situation and age-sex classes was not significant ($F_{4,93} = 0.6349$, $p = 0.64$). Distance fled was significantly shorter for lizards foraging above ground on *C. corymbosa* (28 ± 2 cm) than both for lizards on *C. corymbosa* inflorescences at ground level (61 ± 3 cm; Tukey's HSD test, $p < 0.001$) and for lizards foraging on the ground without *C. corymbosa* (57 ± 6 cm; Tukey's HSD test, $p < 0.001$). Distance fled

did not differ significantly between lizards foraging on the ground with and without *C. corymbosa* ($p = 0.84$).

Discussion

Foraging situations affected escape, but patterns of differences among situations were very different for FID and DF. Age/sex differences affected FID, but not DF. The results reveal differences in factors affecting FID and DF.

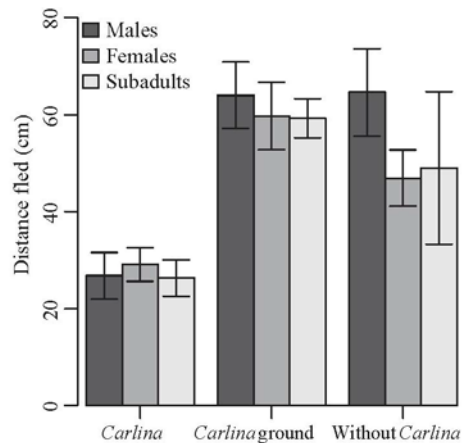


Fig. 2. Mean values of distance fled (DF) of *P. lilfordi* for each age-sex class and situation. *Carlina*, lizards eating on *C. corymbosa* inflorescences above ground; *Carlina ground*, lizards eating on *C. corymbosa* inflorescences cut at ground level; *Without Carlina*, active lizards on ground without *C. corymbosa*. Error bars represent ± 1 SE.



Flight initiation distance

Foraging groups

The differences in FID among experimental groups cannot be explained by differences in predation risk alone or in opportunity cost of fleeing alone. Each experimental group had a unique combination of cost of not fleeing and cost of fleeing. Therefore, factors that account for differences in FID themselves differ among pairs of experimental groups. FID was greater for lizards foraging on inflorescences on intact plants than for lizards foraging on cut inflorescences on the ground although both suffered loss of feeding opportunity upon fleeing. This finding verifies the prediction based on the greater risk of lizards foraging on inflorescences above ground, where their black bodies are viewed against yellow flowers, than on the ground next to cut inflorescences where the background is the soil rather than flowers.

For the groups on the ground, risk was similar, but only lizards foraging on cut inflorescences had on

opportunity cost. The shorter FID by the group foraging on cut inflorescences than lizards on the ground without inflorescences supports the prediction based on opportunity cost. We made no prediction about the difference in FID between lizards foraging on flowers above ground and lizards foraging away from flowers on the ground because the cost of fleeing was lower, but the cost of not fleeing was also lower for lizards on the ground without flowers because they are less conspicuous. The lack of difference for these two experimental groups suggests that their differences in costs of fleeing and of not fleeing were approximately equal. *Podarcis lilfordi* accepts greater risk to gain the benefits of foraging on inflorescences high on thistle plants.

Our finding of shorter FID for lizards on the ground with than without flowers adds to a growing body of empirical evidence for effects of food presence consistent with predictions of economic models of FID (Ydenberg & Dill 1986; Lima & Dill 1990; Cooper & Frederick 2007;



lizards — Cooper 2000; Cooper et al. 2003). In previous studies of *P. lilfordi*, lizards permitted closer approach when fruit or animal prey were present than absent (Cooper & Pérez-Mellado 2004; Cooper et al. 2006). In addition, there are several studies that titrate food and safety with diverse species of invertebrates (e.g., Nonacs & Dill 1990), fish (e.g., Abrahams & Dill 1989), birds (e.g., Tod & Cowie 1990) or mammals (e.g., Kotler & Blaunstein 1995). This kind of experiments showed that individuals accepted foraging on the riskier patch if food was more abundant or easier to obtain than in the safer patch, balancing costs and benefits of each option (Brown & Kotler 2004).

Age-sex differences.

The lack of interaction between foraging situation and age-sex groups indicates that the relative magnitudes of FID for age-sex groups were similar among foraging situations. FID was slightly longer for adult males than subadults, but otherwise similar among age-sex groups. In

some species, juveniles allow closer approach than adults (Lima & Dill 1990; Martín & López 2003; Whiting et al. 2003; Cooper 2011b). Differences were more pronounced in most of these studies than in ours (e.g., FID in *Sceloporus jarrovii* neonates was only 0.42 as long as that of adults; Cooper 2011b). In interspecific comparisons, FID increases as body size increases in lizards (own data). Because subadults were closer to adult body size in our study, differences in FID between ages may have been minimized.

Potential reasons why FID was shorter for subadults than adult males are lower risk of being attacked by a large predator, greater ability to escape if attacked, lower expected residual reproductive value (if subadult survival is lower than that of adults), greater cost of fleeing for subadults, and assessment of lower risk by subadults due to their lesser experience with predators. Greater escape ability by subadults seems unlikely. A substantial difference in fitness at the outset of the



experiment is unlikely because predation intensity is low on Aire and because subadults had already survived the initial period of high vulnerability of hatchlings to cannibalism by adults. Even if flowers of *C. corymbosa* were to provide greater benefit to subadults than adult males, the longer FID of adult males than subadults on the ground away from flowers cannot be explained by a food-related difference in cost of fleeing.

We cannot discount differences in predation risk or experience. Because they are more readily detected due to larger size and are more likely to be attacked by a larger predator (Cooper & Stankowich 2010), risk may be greater for adult males, the largest size class, than for subadults. During approaches juvenile lizards may remain immobile, relying on crypsis, longer than adults (Martín & López 2003). Some lizards rapidly alter their escape behaviour after one encounter with a predator that is very threatening (Marcellini & Jenssen 1991). On the other hand, habituation to the presence of human

beings that do not attack leads to shortened FID in many species (Stankowich & Blumstein 2005; Cooper 2010). Relative effects of habituation and predatory attacks on subadults and adult males are unknown. In the absence of knowledge regarding effects of experience in the two age-sex classes, we tentatively attribute the observed difference in FID to greater risk for adult males.

Distance fled

The pattern of DF among foraging situations does not clearly correspond to predictions of optimal escape theory adapted to DF, but is explicable in a manner consistent with theory. The shorter DF by lizards foraging on inflorescences above ground on thistles is a consequence of fleeing down toward the ground and often taking refuge among the spiny leaves at the base of the plant. In some lizard species that flee toward ground from elevated perches, including the grass-bush anoles *Anolis krugi* and *A. pulchellus* and the phrynosomatid lizard *Sceloporus occidentalis* when on fence



posts (Johnson 1970; Cooper 2006), FID is directly correlated with perch height. These species often are more conspicuous over a high perch than on ground, but the authors believed that the increase in distance from refuge as perch height increased is the major reason that FID increases as perch height increases (Cooper 2006). *Podarcis lilfordi* flees downward from elevated perches on *C. corymbosa*, but does not flee to ground and then away from the predator as do the species discussed above. Instead, they usually flee down the plant, stopping on the ground at the base of the plant among its branches and spiny leaves. Thus, a lizard foraging on *C. corymbosa* is just above a secure refuge of thistle leaves where they are inaccessible avian predators. Because their perch heights were typically lower than the DF in the other groups, DF presumably was determined primarily by perch height or distance to refuge, which were tightly correlated. It is not possible to determine even the qualitative effects of cost of fleeing and risk in this circumstance.

Lizards in the ground-foraging groups fled away from the predator on the ground and usually did not enter refuges, accounting for longer distances fled than for lizards above ground on *C. corymbosa*. For groups on the ground, greater cost of fleeing from inflorescences predicts shorter DF, but DF did not differ. *Podarcis lilfordi* exhibited shorter DF in the presence than absence of maggots and pear (Cooper & Pérez-Mellado 2004; Cooper et al. 2006). However, the effect for maggots was detected only when at least eight maggots were present. Maggots and pears are rarely, if ever, available. The maggots might have escaped if lizards fled too far. Scarcity, large nutritional benefit, and potential for escape or consumption by other lizards may affect opportunity cost for DF. *Carlina corymbosa* is immobile and abundant. Other inflorescences are available nearby, obviating the need to return to cut inflorescences. Distance fled may be affected only by large opportunity costs that occur for resource that are scarce and likely to be lost by fleeing too far. FID may



be more sensitive to opportunity cost, requiring smaller opportunity cost to be shortened. No differences in DF occurred among age-sex groups. Because no effects of differences in cost of fleeing were observed and proximity to refuge varied among the foraging groups, the possibility remains that age-sex group may differ in DF if costs of fleeing and of not fleeing are pronounced.

Acknowledgments. This work was supported by research project CGL 2009-12926-C02-02 from the Spanish Ministry of Science and Innovation and FEDER funds from the European Union. APC was supported by a FPU grant from the Spanish Ministerio de Educación. Lizards were studied thanks to special permits from Servei de Protecció d'Espècies, Conselleria de Medi Ambient, Balearic Government (CAP 04/2008 and CAP 09/2010) and data were collected in accordance with animal welfare standards and protocols of the University of Salamanca. We thank Mario Garrido for field assistance and two anonymous referees for their useful

comments and suggestions that improved the manuscript.

Literature cited

- Abrahams, M. V. & Dill, L. M. 1989: A determination of the energetic equivalence of the risk of predation. *Ecology* 70, 999-1007.
- Brown, J. S. & Kotler, B. P. 2004: Hazardous duty pay and the foraging cost of predation. *Ecol. Lett.* 7, 999-1014.
- Clark, C. W. 1994: Antipredator behavior and the asset-protection principle. *Behav. Ecol.* 5, 159-170.
- Cohen, J. 1973: Eta-squared and partial eta-squared in fixed factor ANOVA designs. *Educ. Psychol. Meas.* 33, 107-112.
- Cooper, W. E. 2000: Tradeoffs between predation risk and feeding in a lizard, the broad-headed skink (*Eumeces laticeps*). *Behaviour* 137, 1175-1189.
- Cooper, W. E. 2003: Effect of risk on aspects of escape behavior by a lizard, *Holbrookia propinqua*, in relation to optimal escape theory. *Ethology* 109, 617-626.
- Cooper, W. E. 2006: Risk factors affecting escape behaviour by Puerto



- Rican *Anolis* lizards. *Can. J. Zool.* 84, 495-504.
- Cooper, W. E. 2008: Visual monitoring of predators: occurrence, cost and benefit for escape. *Anim. Behav.* 76, 1365-1372.
- Cooper, W. E. 2009: Optimal escape theory predicts escape behaviors beyond flight initiation distance: risk assessment and escape by striped plateau lizards *Sceloporus virgatus*. *Curr. Zool.* 55, 123-131.
- Cooper, W. E. 2010: Economic Escape. In *Encyclopedia of Animal Behavior*, Vol. 1 (Breed, M. D. and Moore J., eds). Academic Press, London, pp. 588-595.
- Cooper, W. E. 2011a: Influence of some potential predation risk factors and interaction between predation risk and cost of fleeing on escape by the lizard *Sceloporus virgatus*. *Ethology* 117, 620-629.
- Cooper, W. E. 2011b: Age, sex and escape behaviour in the Striped Plateau Lizard (*Sceloporus virgatus*) and the Mountain Spiny Lizard (*S. jarrovi*), with a review of age and sex effects on escape by lizards. *Behaviour* 148, 1215-1238.
- Cooper, W. E. & Frederick, W. G. 2007: Optimal flight initiation distance. *J. Theor. Biol.* 244, 59-67.
- Cooper, W. E. & Frederick, W. G. 2010: Predator lethality, optimal escape behavior, and autotomy. *Behav. Ecol.* 21, 91-96.
- Cooper, W. E. & Pérez-Mellado, V. 2004: Tradeoffs between escape behavior and foraging opportunity by the Balearic lizard (*Podarcis lilfordi*). *Herpetologica* 60, 321-324.
- Cooper W. E. & Pérez-Mellado, V. 2012: Historical influence of predation pressure on escape behavior by *Podarcis* lizards in the Balearic Islands. *Biol. J. Linn. Soc.* 107, 254-268.
- Cooper, W. E. & Stankowich, T. 2010: Prey or predator? Body size of an approaching animal affects decisions to attack or escape. *Behav. Ecol.* 21, 1278-1284.
- Cooper, W. E. & Vitt, L. J. 2002: Increased predation risk while mate guarding as a cost of reproduction for male broad-headed skinks (*Eumeces laticeps*). *Acta Ethol.* 5, 19-23.
- Cooper, W. E. & Wilson, D. S. 2008: How to stay alive after losing your tail. *Behaviour* 145, 1085-1099.



- Cooper, W. E., Pérez-Mellado, V., Baird, T., Baird, T. A., Caldwell, J. P. & Vitt, L. J. 2003: Effects of risk, cost, and their interaction on optimal escape by nonrefuging Bonaire whiptail lizards, *Cnemidophorus murinus*. *Behav. Ecol.* 14, 288-293.
- Cooper, W. E., Pérez-Mellado, V. & Hawlena, D. 2006: Magnitude of food reward affects escape behavior and acceptable risk in Balearic lizards, *Podarcis lilfordi*. *Behav. Ecol.* 17, 554-559.
- Cooper, W. E., Hawlena, D. & Pérez-Mellado, V. 2009a: Interactive effect of starting distance and approach speed on escape behavior challenges theory. *Behav. Ecol.* 20, 542-546.
- Cooper, W. E., Hawlena, D. & Pérez-Mellado, V. 2009b: Effects of predation risk factors on escape behavior by Balearic lizards (*Podarcis lilfordi*) in relation to optimal escape theory. *Amphibia-Reptilia* 30, 99-110.
- Cooper, W. E., Hawlena, D. & Pérez-Mellado, V. 2009c: Islet tameness: escape behavior and refuge use in populations of the Balearic lizard (*Podarcis lilfordi*) exposed to differing predation pressure. *Can. J. Zool.* 87, 912-919.
- Cooper, W. E., Hawlena, D. & Pérez-Mellado, V. 2010: Influence of risk on hiding time by Balearic lizards (*Podarcis lilfordi*): predator approach speed, directness, persistence, and proximity. *Herpetologica* 66, 131-141.
- Cooper, W. E., López, P., Martín, J. & Pérez-Mellado, V. 2012: Latency to flee from an immobile predator: effects of predation risk and cost of immobility for the prey. *Behav. Ecol.* 23, 790-797.
- Crawley, M. J. 2009: *The R Book*. John Wiley & Sons Ltd., Chichester, England.
- Frid, A. & Dill, L. 2002: Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. *Conserv. Ecol.* 6, 11.
- Johnson, C. R. 1970: Escape behavior and camouflage in two subspecies of *Sceloporus occidentalis*. *Am. Midl. Nat.* 84, 280-282.
- Kotler, P. & Blaunstein, L. 1995: Titrating food and safety in a heterogeneous environment: when are risky and safe patches of equal value? *Oikos* 74, 251-258.
- Lima, S. L. & Dill, L. M. 1990: Behavioral decisions made under the



- risk of predation: a review and prospectus. *Can. J. Zool.* 68, 619-640.
- Marcellini, D. & Jenssen, T. A. 1991: Avoidance learning by the curly-tailed lizard, *Leiocephalus Schreibersi*: implications for antipredator behavior. *J. Herpetol.* 25, 238-241.
- Martín, J. & López, P. 1990: Amphibians and reptiles as prey of birds in Southwestern Europe. *Smithsonian Herpetological Information Service* 82, 1-43.
- Martín, J. & 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. & López, P. 2000: 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. & López, P. 2003: Ontogenetic variation in antipredator behavior of Iberian rock lizards (*Lacerta monticola*): effects of body-size-dependent thermal-exchange rates and costs of refuge use. *Can. J. Zool.* 81, 1131-1137.
- Martínez-Abraín, A., González-Solís, J., Pedrocchi, V., Genovart, M. J., Abellá, J. C., Ruíz, J., Jiménez, J. & Oró, D. 2003: Kleptoparasitism, disturbance and predation of yellow-legged gulls on Audouin's gulls in three colonies of Western Mediterranean. *Sci. Mar.* 67, 89-94.
- Matias, R. & Catry, P. 2010: The diet of Atlantic Yellow-legged Gulls (*Larus michahellis atlantis*) at an oceanic seabird colony: estimating predatory impact upon breeding petrels. *Eur J Wildlife Res* 56, 861-869.
- Meusel, H. & Kästner, A. 1990: Lebensgeschichte der Gold- und Silberdisteln: monographie der mediterran-mitteleuropäischenn Compositen-Gattung *Carlina*. Österreichische Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse, Wien.
- Nonacs, P. & Dill, L. M. 1990: Mortality risk versus food quality trade-offs in a common currency: ant patch preferences. *Ecology* 71, 1886-1892.
- Pérez-Mellado, V. 1989: Estudio ecológico de la lagartija balear *Podarcis lilfordi* (Günther, 1874) en Menorca. *Revista de Menorca* 80, 455-511.
- Pérez-Mellado, V. & Corti, C. 1993: Dietary adaptations and herbivory in lacertid lizards of the genus *Podarcis*



- from western Mediterranean islands (Reptilia: Sauria). *Bonn Zool. Beitr.* 44, 193-220.
- Pérez-Mellado, V., Hernández-Estévez, J. A., García-Díez, T., Terrassa, B., Ramón, M. M., Castro, J., Picornell, A., Martín-Vallejo, J. & Brown, R. 2008: Population density in *Podarcis lilfordi* (Squamata, Lacertidae), a lizard species endemic to small islets in the Balearic Islands (Spain). *Amphibia-Reptilia* 29, 49-60.
- R Core Team 2012: R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org>.
- Sokal, R. R. & Rohlf, F. J. 1995: *Biometry*, 3rd edn. W. H. Freeman and Company, New York.
- Stankowich, T. & Blumstein, D. T. 2005: Fear in animals: a meta-analysis and review of risk assessment. *P. Roy. Soc. Lond. B Bio.* 272, 2627-2634.
- Todd, I. A. & Cowie, R. J. 1990: Measuring the risk of predation in an energy currency: field experiments with blue tits, *Parus caeruleus*. *Anim. Behav.* 40, 112-117.
- Whiting, M. J., Lailvaux, S. P., Reaney, L. T. & Wymann, M. 2003: To run or hide? Age-dependent escape behaviour in the common flat lizard (*Platysaurus intermedius wilhelmi*). *J. Zool.* 260, 123-128.
- Ydenberg, R. C. & Dill, L. M. 1986: The Economics of Fleeing from Predators. *Adv. Stud. Behav.* 16, 229-249.

7. LOCAL ENHANCEMENT AND SOCIAL FORAGING IN A NON-SOCIAL INSULAR LIZARD

7. INTENSIFICACIÓN LOCAL Y FORRAJEO SOCIAL EN UNA LAGARTIJA INSULAR NO SOCIAL



Este capítulo reproduce íntegramente el siguiente artículo:
Pérez-Cembranos, A. and Pérez-Mellado, V. (2015). Local enhancement and social foraging in a non-social insular lizard. *Animal Cognition*.
DOI: 10.1007/s10071-014-0831-3



RESUMEN

Incluso en el caso de forrajeadores solitarios, los conespecíficos pueden brindar información fiable sobre localización de alimento. La lagartija insular *Podarcis lilfordi* es una especie solitaria con altas densidades de población que en ocasiones se agrega en zonas ricas en comida. Su dieta incluye recursos nuevos e impredecibles, como cadáveres o plantas, cuya explotación se extiende rápidamente entre los miembros de la población. Nuestro objetivo es comprobar el uso de información social por parte de las lagartijas a través de experimentos de campo en libertad en los que las lagartijas tenían la oportunidad de elegir entre dos piezas de fruta. Probablemente debido a la intensificación social, las lagartijas preferían comer de la pieza de fruta donde había previamente otras lagartijas o modelos artificiales con forma de lagartijas. El comportamiento de los conespecíficos, pero también simplemente su presencia parecen ser una fuente de información valiosa para decidir dónde comer. Las lagartijas también mostraron una fuerte atracción hacia los conespecíficos, incluso en ausencia de comida. Quizá la presencia de un grupo es interpretada como una señal indirecta de presencia de alimento. El tamaño del grupo no fue importante para las hembras, pero los machos mostraron una atracción significativamente mayor hacia los grupos con 3 conespecíficos comiendo. Finalmente, discutimos algunas características comunes de *P. lilfordi* en la isla del Aire que pueden explicar el desarrollo del forrajeo social observado, así como sus posibles consecuencias.



Local enhancement and social foraging in a non-social insular lizard

Ana Pérez-Cembranos & Valentín Pérez-Mellado

Abstract. Even in solitary foragers, conspecifics can provide reliable information about food location. The insular lizard *Podarcis lilfordi* is a solitary species with high population densities that sometimes aggregate around rich food patches. Its diet includes novel and unpredictable resources, such as carcasses or plants, whose exploitation quickly became widespread among the population. We tested the use of social information by lizards through some field experiments in which they had to choose one of the two pieces of fruit. Probably due to local enhancement, lizards preferred to feed on the piece of fruit where conspecifics or lizard-shaped models were already present. Conspecifics' behaviour, but also their mere presence, seems to be a valuable source of information to decide where to feed. Lizards also showed a strong attraction to conspecifics, even in the absence of food. Maybe the presence of a group is interpreted as an indirect cue for the presence of food. The group size was not important to females, but males had a significantly higher attraction towards groups with three conspecifics. We discuss some characteristics of *P. lilfordi* at Aire Island that can explain the development of the observed social foraging, as well as their possible consequences.

Keywords. Social information, foraging behaviour, conspecific attraction, islands, *Podarcis lilfordi*

Introduction

Solitary foragers usually have to sample the environment by themselves, obtaining personal informa-

tion. Nevertheless, conspecifics can provide social information (Valone and Templeton 2002), either signals or inadvertent social information (ISI, Danchin et al. 2004). Signals



are evolved behavioural traits elicited with the intention of communicating, whereas ISI is inadvertently produced by individuals engaged in some activity (Maynard-Smith and Harper 2003, p. 3). Some authors divide ISI into social cues and public information; the former would give discrete information about the presence or the absence of some resource or feature, while public information (Valone 1989) provides graded and continuous information about the quality of a given resource (Dall et al. 2005; Wagner and Danchin 2010). Thus, every individual undertaking an activity is inadvertently sending information that can be received by other conspecifics. If local population density is high, social information can be shared by several individuals (Fletcher 2006).

A conspecific is an excellent integrator of all the environmental variables (Kiestler 1979). Not only its behaviour can be a source of social information about the patch or resources, but also its mere presence guarantees a minimal quality of that area or resource (Stamps 1987; Va-

lone and Templeton 2002; Danchin et al. 2004). Even more, the presence of a conspecific in a patch where there is usually food is an informative cue even in the absence of food (Giraldeau et al. 2002; Coolen et al. 2005). Attraction to feeding conspecifics has been reported in different social species (Beauchamp et al. 1997; Galef and Giraldeau 2001; Leadbeater and Chittka 2005; Sontag et al. 2006; Aragón 2009). In reptiles, Rand et al. (1975) and Kiestler (1975) described how *Anolis agassizi* and *Diploglossus millepunctatus*, both from Malpelo Island (Colombia), were attracted to food and rapidly aggregated around it, identifying this behaviour as social facilitation. Nevertheless, they were not sure how much of the attraction was due to the food itself and how much to the presence or activity of lizards. Greenberg (1976) reported observations in laboratory conditions of social feeding and social facilitation in the lizards *Sceloporus cyanogenus* and *Anolis carolinensis*. Whiting and Greef (1997) showed that *Platysaurus broadleyi* is at-



tracted to conspecifics eating figs, even in areas of high fig availability. More recently, Eifler and Eifler (2014) studied some aspects of the social foraging behaviour in the insular lizard *Ameiva corax* and their recruitment to noteworthy items in the environment.

Relying on conspecifics as cues can be advantageous when direct assessment of territory, mate or food quality is difficult or time-consuming (Stamps 1987). Moreover, it reduces the variance in reward rate of food and, hence, chances of not encountering any food at all (Ruxton et al. 1995; Galef and Giraldeau 2001). In addition, conspecific attraction may lead to local enhancement (Leadbeater and Chittka 2007), that is, the “apparent imitation resulting from directing the animal’s attention to a particular object or to a particular part of the environment” (Thorpe 1963, p. 134). According to Hoppitt and Laland (2013), local enhancement takes place when, after or during a demonstrator’s presence or interaction with objects at a particular location, an observer is more

likely to visit or interact with objects at that location. In species that usually forage individually, local enhancement may work at a coarse level (Pöysä 1992). In those cases, one or several feeding individuals attract more individuals to the feeding patch by the visual conspicuousness of group members.

In this study, we address the use of social information by the Balearic lizard, *Podarcis lilfordi*, in free-living individuals from Aire Island. *P. lilfordi* is a non-social species, but its high population density (Pérez-Mellado et al. 2008) and the frequent visual contact among several individuals would allow the use of social information by lizards while foraging. Aire Island, as many Mediterranean coastal islets, is characterised by a poor and unpredictable food supply (Pérez-Mellado and Corti 1993), promoting the omnivory of lizards and the use of a large variety of food resources (Pérez-Mellado 1989; Pérez-Mellado and Corti 1993). Moreover, lizards are able to exploit any novel and unpredictable resource, such as new plant species



recently arrived to the island (Pérez-Mellado et al. 2000a, 2007), marine subsidies, carcasses from dead animals or even conspecifics (Pérez-Mellado and Corti 1993). Some of these resources are too big to be consumed only by one individual, and it is common that several lizards exploit the same piece of food at the same time (pers. obs.).

In this scenario, we could expect that the foraging activity of lizards could provide relevant cues to conspecifics to orient towards the exploitation of novel food resources. Through some field experiments, we want to explore the use of social information and conspecific attraction in *P. lilfordi* when choosing between two foraging patches. We examined (i) whether free-living lizards are more attracted towards a patch of food where some conspecifics are eating than to an equivalent patch without conspecifics; (ii) whether the number of conspecifics eating in a patch is an important factor to make the decision of what patch to feed at; (iii) whether visual cues of immobile

conspecifics are attractive enough for lizards or if lizards' movement, activity and/or chemical cues is important; and (iv) whether lizards show attraction towards a group of conspecifics through visual signals even if there is no food.

Materials and methods

Site and species

The study was conducted at Aire Island, off the coast of Menorca (Balearic Islands, Spain), during July and August 2007, 2011 and 2013, on sunny days from 07:00 to 11:00 UTC.

Podarcis lilfordi (Squamata, Lacertidae) is a medium-sized lizard that inhabits the coastal islets of Menorca, Mallorca and Cabrera archipelago (Pérez-Mellado 1998). This lizard reaches high densities in Aire Island (Pérez-Mellado et al. 2008). Balearic lizards are solitary foragers, mainly insectivorous, but they also consume vegetal matter, carrion, conspecifics or leftovers carried by tourists (Pérez-Mellado and Corti 1993; Pérez-Cembranos et al. in



prep.). They frequently interact aggressively, but there is no evidence that lizards are strongly territorial (Pérez-Mellado 1998; Pérez-Mellado et al. 2013).

Experimental design

Food and conspecific stimuli

As food stimuli, in each trial, we used two identical pieces of watermelon (*Citrullus lanatus*) of around 50 g and same shape and size. We replaced the two pieces by two new pieces every 3-4 trials or when pieces were clearly bitten by lizards.

As lizard stimuli, we employed living lizards and copper models of lizards, trying to dissociate between the stimulus of a moving lizard and the stimulus of a lizard without movement. In the case of living lizards and in order to keep them together, we put lizards in a transparent glass jar, 21 x 15 x 15 cm, with a hermetic seal. In this way, we tried to prevent any odour from lizards acting as an additional stimulus. We used another identical empty jar as a control.

We employed black lizard-shaped copper models moulded from a preserved specimen of an adult male of the Balearic lizard of 65 mm SVL (Herpetological collection of Animal Biology Department, University of Salamanca) to test lizards' shape as a stimulus without movement. We placed four copper models touching one of the pieces of fruit, simulating conspecifics eating the fruit (Fig. 1a).

Experimental enclosure

We made a triangular enclosure with three wooden boards 2 m long and 20 cm high each. Two vertices were jointed with a hinge and the third was open. In each trial, we placed the enclosure in an open area arranging an entrance of 50 cm width. Lizards were only able to access the inner part of the enclosure from the entrance. We placed the two stimuli 1.5 m apart and near to closed vertices. Arriving at the entrance of the enclosure, lizards were equidistant from both stimuli (Fig. 1b). We arranged the set of enclosure trials in this way because during the trials

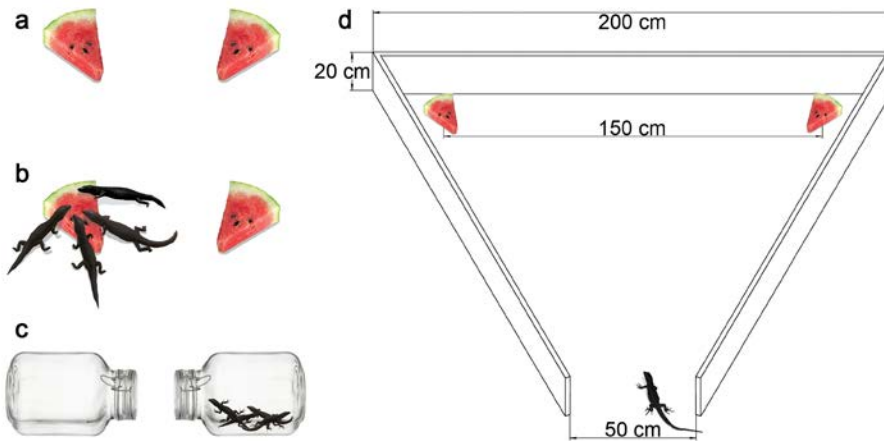


Fig. 1 Experimental design. **a-c** The three kinds of paired stimuli used in the experiments: **a**, two pieces of watermelon; **b** two pieces of watermelon and four copper models touching one of them; **c** four living lizards into one of the two glass jars. **d** Scheme of the experiments made with the triangular enclosure. We placed the two stimuli in the two closed vertices of the enclosure. Lizards gained access to the experimental set through the open vertex, where it was equidistant from the two stimuli

without enclosure, we observed some individuals that approached to the nearest piece of fruit from their initial location. We eliminated those trials without enclosure in which a lizard clearly approached closer to one of the pieces of fruit.

Behavioural observations

In each trial, we placed paired stimuli, with or without enclosure, in an open area where lizards were active. Two observers withdrew a minimum of 4 m and stood motionless. In trials where the two stimuli were unequal,

that is, the jar with four living lizards versus the jar without lizards, or fruit with copper models versus the fruit without copper models, we exchanged the position of jar with lizards and copper models in each trial. To avoid pseudo-replications, we carried out the trials in four different areas of the island, 100–500 m apart from one another. Also, within each area, we moved the two stimuli 3–10 m away in each trial. The very high lizard density on Aire Island (around 4,000 individuals ha^{-1} , Pérez-Mellado et al. 2008) and the size of *P. lilfordi* home ranges during July on



Aire Island (95.62–127.58 m², Pérez-Mellado et al. 2013) make it less probable to resample the same individual. Even so, when it was possible, we captured by noosing the lizards that arrived at the stimulus and marked them with a dorsal painted spot. We did not repeat any trial with a marked lizard.

For each trial, we recorded the sequential arrival of the first lizard and next individuals to the stimuli, identifying their sex and age. In trials with food and without copper models, the first lizard acted as demonstrator for the second one, which acted as observer. In the same way, the first and the second lizard acted as demonstrators for the next lizards. In trials with copper models or with glass jars, the demonstrators were the copper models and the lizards inside the jar, while the first lizard that approached the experiment was the observer. We determined that a lizard had chosen one of the stimuli when it began to eat the fruit or when it approached closer than 2 cm to the glass jar. In trials with watermelon pieces as stimuli and without

copper models, we waited until five individuals had chosen any of the stimuli. We also considered the observation finished if one of the lizards chose the stimulus without conspecifics.

We conducted the following sets of trials:

(a) 67 trials without the enclosure and with two pieces of fruit as stimuli (Fig. 1a). We tested whether lizards from a large area were attracted towards the piece of fruit with foraging conspecifics, using both visual and chemical cues. We also tested the role of the number of conspecifics in the decision of the arriving lizard.

(b) 118 trials with the enclosure and with two pieces of fruit as stimuli (Fig. 1a, d). We tested whether lizards were attracted towards the piece of fruit with conspecifics, using both visual and chemical cues. These trials were done in a more controlled way that the trials were without the enclosure. We also tested the importance of the number of foraging conspecifics in the decision of the arriving lizard.



(c) 80 trials with the enclosure, two pieces of fruit and four copper models of lizards in one of the pieces of fruit (Fig. 1b, d). In these trials, we tried to remove some possible inadvertent cues sent by conspecifics, such as movement or chemical cues, and to test whether the mere presence of lizard copper models close to a piece of food was enough to attract lizards.

(d) 31 trials with the enclosure, with two glass jars as stimuli, one jar containing four lizards and one jar empty (Fig. 1c, d). We tested whether the presence and activity of a group of conspecifics was attractive for lizards, even in the absence of food. Due to the low participation of females, we were unable to obtain a higher sample size in this condition.

Statistical analyses

Statistical analyses were carried out with R version 3.1.0 (R Core Team 2014). We used two-tailed binomial tests to check whether the proportion of lizards choosing one stimulus was significantly different than expected

by chance. If the two stimuli in each set of trials were equally attractive or if lizards chose one of them just by chance, the expected frequency of choosing each stimulus was 0.5. In the trials with two pieces of fruit, we used the decision of the first individual as a control for the equivalence of the two pieces of fruit.

In addition, we examined the choice of the stimulus made by the observer lizard with a generalised linear model (GLM) with binomial errors (Crawley 2013). The response variable was the “choice of the observer”. The explanatory variables were the following: the “side of the demonstrator”, the sex of the demonstrator lizard, the sex of the observer lizard and the interactions among all these variables. “Side of the demonstrator” includes, in the case of trials with two pieces of fruits, the piece where the first lizard arrived and, in trials with copper models, the piece where models were placed, as well as in the trials with jars, the jar with the four enclosed lizards. The “choice of the observer” and “side of the demonstrator” variables had two



levels: “left” and “right”, in reference to the side, viewed from our position, of the chosen stimulus. We initially defined the saturated model for each set of trials, with all the explanatory variables and their interactions. We obtained the minimal adequate model following a stepwise deletion of the non-significant ($P > 0.05$) factors and interactions and using the Akaike’s information criterion (AIC, Burnham and Anderson 2004). For each model, we verified that there was no overdispersion (Crawley 2013).

To test whether the number of demonstrator lizards at the stimulus had an influence on the decision made by the next lizard approaching, we compared the relative frequencies of visits to the stimulus with lizards when number of demonstrators ranged from one to four. We pooled data for trials with and without the enclosure with pieces of fruit after ascertaining that there were no significant differences due to the kind of treatment in the response of third and next individuals (Fisher tests). In this way, we obtained a

higher sample size of trials with four lizards eating at the same piece. We compared those relative frequencies with a G test with Williams’ correction.

We tested whether four copper models produced a similar effect as four living lizards, and whether four lizards at a piece of fruit elicited a similar response in the observer lizard as four lizards enclosed in a jar without any food stimulus. We compared the relative frequencies of lizards that chose the stimulus with lizards or models in the different situations with G tests with Williams’ correction. Significance tests were two-tailed with $\alpha = 0.05$.

Results

Two pieces of fruit without enclosure

We performed 67 trials. In 36 of them, the first individual to access the fruit was an adult male and in 31 trials it was an adult female. As lizards arriving in the second place, we observed 42 adult males and 25 adult females.



The first lizards of each trial showed no preference for either the right- or left-hand side piece of fruit (binomial test, $P = 0.6254$, probability of success = 0.5373, $N = 67$). The next observers approached to the piece of fruit where the demonstrator was eating significantly more frequently than to the unoccupied piece ($P < 0.001$, probability of success = 0.8210). Both male and female demonstrators were followed by an observer in proportions significantly different from 0.5 (males $P < 0.001$, probability of success = 0.917; females: $P = 0.0295$, probability of success = 0.71). Nevertheless, the relative frequency of observers that followed a male demonstrator was significantly higher than the relative frequency that followed a female demonstrator (G test, $G = 4.7727$, $df = 1$, $P = 0.029$). After simplifying the saturated GLM model, we found

that the choice of the observer was significantly driven by the side of the demonstrator, but not by the sex of the demonstrator or the observer (Table 1).

Two pieces of fruit within the enclosure

We observed 118 lizards arriving to pieces of fruit as the first individuals; 62 were adult males, 54 were adult females and 2 were subadult lizards. We performed the statistical analyses only with adult lizards. As the second individuals arriving to pieces of fruit we observed 74 adult males and 42 adult females.

Again here, the proportion of first individuals that chose the right-hand side piece of fruit was not different from 0.5 (binomial test, $P = 0.1634$, probability of success = 0.5690). All four combinations of the sex of the

Table 1 Minimal adequate model from the GLM analysis for the choice of the observer in trials without the enclosure and two pieces of fruit

	Estimate	SE	z value	P
Intercept	1.2993	0.6513	1.995	0.0461
SexDem	1.0033	0.9870	1.016	0.3094
SideDem	-1.9054	0.8257	-2.308	0.0210
SexDem/SideDem	-2.9621	1.5195	-1.949	0.0512

Residual deviance: 57.232 on 63 degrees of freedom

SexDem sex of the demonstrator, *SideDem* side of the demonstrator



first and the second individuals showed significant differences from 0.5 in the proportion of observers that ate the piece of fruit where the demonstrator was eating (see results in Table 2). Moreover, the choice of the observer was only significantly driven by the side where the observer was eating (Table 3).

Copper models within the enclosure

We performed 80 trials, 40 of them with adult males, 35 with adult females and 5 with subadult individuals. We only examined the results of

trials with adult individuals.

Overall, lizards significantly preferred to approach and eat from the fruit with the four lizard-shaped copper models (binomial test, $P = 0.0011$, probability of success = 0.693). However, while males showed a preference for the fruit with copper models ($P = 0.0064$, probability of success = 0.725), females' decision did not differ from 0.5 ($P = 0.0895$, probability of success = 0.6571). Nevertheless, male and female relative frequencies were not significantly different (G test, $G = 0.394$, $df = 1$, $P = 0.5302$). We confirmed that lizards preferred a

Table 2 Results from two-tailed binomial tests for enclosure trials with two pieces of fruit.

SexDem.	SexObs.	N	Proportion	P
Male	Male	37	0.7838	0.0008
Male	Female	25	0.76	0.0146
Female	Male	37	0.6757	0.0470
Female	Female	17	0.8235	0.0064

SexDem. and *SexObs.* sex of the demonstrator and observer, N total number of trials, *Proportion* proportions of observers that chose the piece of fruit where the demonstrator was eating, P P values obtained from two-tailed binomial tests

Table 3 Minimal adequate model from the GLM analysis for the choice of the observer in enclosure trials with two pieces of fruit

	Estimate	SE	z value	P
Intercept	1.4053	0.3095	4.541	5.61e-06
SideDem	-2.1591	0.4332	-4.984	6.24e-07

Residual deviance: 128.18 on 114 degrees of freedom

SideDem side of the demonstrator



Table 4 Minimal adequate model from the GLM analysis for the choice of the observer in enclosure trials with two pieces of fruit and copper models

	Estimate	SE	z value	P
Intercept	-0.8602	0.3597	-2.392	0.0168
SideDem	1.6334	0.5012	3.259	0.0011

Residual deviance: 92.431 on 73 degrees of freedom

SideDem side of the copper models

Table 5 Minimal adequate model from the GLM analysis for the choice of the observer in trials with two glass jars

	Estimate	Std. Error	z value	P
Intercept	1.3863	0.6455	2.148	0.0317
SideDem	-2.8526	0.9094	-3.137	0.0017

Residual deviance: 30.455 on 29 degrees of freedom

SideDem side where the glass jars with four living lizards were placed

piece of fruit only because of the presence copper models, irrespective of the sex (Table 4).

Two glass jars within the enclosure

We performed 31 trials, with 18 adult males, 5 adult females and 8 subadults. Lizards significantly approached more frequently the jar with enclosed lizards (binomial test, $P < 0.001$, probability of success = 0.8064). Males chose the jar with lizards more frequently than expected ($P = 0.0013$, probability of success = 0.8889), but females' and subadults' differences were not significant (females: $P = 1$, probability of success = 0.6; subadults: $P =$

0.2891, probability of success = 0.75), probably due to our small sample size. The choice of the observer significantly differed depending on the side where the jar with lizards was. We did not find differences between the response of males, females and subadults (Table 5).

Number of conspecifics

We conducted 183 trials with two pieces of fruit where a second lizard arrived to the trial after a conspecific. 81 lizards approached the pieces of fruit when the first and the second lizard were eating the same piece of fruit; 50 lizards approached the



pieces of fruit when the three previous lizards were eating the same piece, and 36 lizards also approached the piece of fruit with four lizards eating together.

Individuals of both sexes chose significantly more times the piece of fruit with one lizard, two or three lizards (Fig. 2). With four lizards at one of the pieces of fruit, males significantly chose that piece, but not females (males: $P < 0.001$, probability of success = 0.8696; females: $P = 1$, probability of success = 0.5385; see Fig. 2). These relative frequencies of males and females as individuals arriving in the fifth position were significantly different (G test, $G = 4.4349$, $P = 0.0352$). The frequencies of females that chose the occupied piece were similar with one to four demonstrators (G test, $G = 3.3285$, $df = 3$, $P = 0.3437$). We observed differences in the frequencies of males that chose the occupied piece depending on the number of demonstrators ($G = 9.372$, $df = 3$, $P = 0.0247$). Specifically, there were significant differences between the frequencies shown with one and

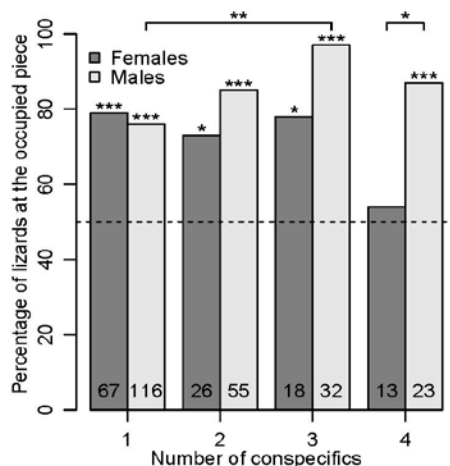


Fig. 2 Proportion of lizards that chose the piece of fruit with demonstrators expressed according to the number of demonstrators (1 to 4). The asterisks directly above the bars indicate a significant difference from an even distribution, set at 50 %. The asterisks above segments indicate significant differences between the analysed groups (* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$). Numbers within bars are sample sizes

three demonstrators ($G = 8.5331$, $df = 1$, $P = 0.0035$, Fig. 2).

In trials with four copper models, the response of the lizards was similar to that shown in trials with four living lizards at the same piece of fruit (G test, $G = 0.3787$, $df = 1$, $P = 0.5383$). Also the number of lizards that chose the glass jar with four conspecifics was similar to the number of lizards that chose the piece of fruit with four conspecifics (G test, $G = 0.2969$, $df = 1$, $P = 0.5858$).



Discussion

Local enhancement may be a consequence of conspecific attraction (Leadbeater and Chittka 2007). Although local enhancement does not necessarily result in social transmission, it could cause groups of animals to acquire similar behavioural repertoires (Hoppitt and Laland 2013). Lizards can use social information to learn how to enhance their foraging opportunities (Doody et al. 2013; Kis et al. 2014, Noble et al. 2014).

In our experiments, when lizards had the opportunity to choose between two identical pieces of fruit, they significantly ate from the piece where there was a conspecific. The alternative piece of fruit may be a better option, because the newcomer would not share it with any other competitor until the arrival of the next lizard. That is, conspecifics would act as competitors (Baude et al. 2011), and observers would be expected to avoid the patch where another conspecific is foraging. Some studies support the idea that

conditions are optimal at intermediate densities of competitors. With a low density of conspecifics, they would act as informers, but with a higher density, conspecifics would act as competitors (Fletcher 2006; Baude et al. 2011 and references therein). Our findings do not match these predictions. In Aire Island, with one of the highest known lizard densities (Pérez-Mellado et al. 2008), conspecifics apparently would act mainly as informers. Hence, a foraging conspecific sends out inadvertent social information about the profitability and perhaps the quality of food (Valone and Templeton 2002; Danchin et al. 2004). Even more, lizards were attracted to a group of conspecifics even if there was no food, as we observed in the trials with glass jars. Hanna and Eason (2013) showed that juvenile crab spiders, *Mecaphesa asperata*, are attracted to flowers where there is a small number of conspecifics, suggesting that conspecifics are a powerful and accurate cue of productive foraging sites even for solitary foragers.



Our results with artificial copper models show that *P. lilfordi* also choose to feed from the piece of fruit occupied by models. That is, it seems that *P. lilfordi* recognises these models as conspecifics. When the demonstrator is a live conspecific, the observer can use its presence, movement or chemical cues. However, copper models just give visual and static information. Movement and activity of conspecifics can attract lizards from long distances (Rand et al. 1975; Whiting and Greef 1999), while the behaviour of conspecifics is more likely to be useful at shorter distances (Whiting and Greef 1997, 1999). The decisions made by the observer lizards with real and artificial models confirm that the mere presence of a conspecific is enough to show a minimal quality of the piece chosen in contrast to the alternative (Stamps 1987; Valone and Templeton 2002; Danchin et al. 2004).

Some studies show a different use of social information depending on the sex of demonstrator and/or observer (Aragón et al. 2006; Aragón

2009; Carazo et al. 2014). We observed that males and females of *P. lilfordi* gave and used social information with a similar reliability. Nevertheless, when a piece of fruit was exploited by more than four lizards, females seemed not to use conspecific information and approached the occupied and the empty patch in a similar proportion, but in this case, sample size was too low to give much confidence. Male lizards are differentially attracted to the occupied patch depending on the number of foraging conspecifics. Several studies suggest that conspecific attraction is positively related to the number of conspecifics on a patch (e.g. Beauchamp et al. 1997; Stamps et al. 2005; Rieucou and Giraldeau 2009, 2011). Newcomers may use the number of conspecifics as a cue to assess patch quality or may decide to join a group to benefit from foraging in larger groups. As higher groups of individuals are usually associated with richer foraging patches, the attraction to those higher groups would reduce the time and energy spent on



searching for productive foraging patches (Beauchamp et al. 1997). Males of *P. lilfordi* showed more attraction toward the piece of fruit with three than with one foraging conspecifics. We do not know how the response with a larger group of conspecifics is, although it would be desirable to test whether the response is asymptotic or whether it declines (Stamps et al. 2005). Our experimental setting precluded that situation because it was difficult to get enough trials with five or more lizards eating the same piece of fruit to statistically test this hypothesis. Thus, we decided to stop the trial after the choice of the fifth lizard. A higher number of conspecifics exploiting a patch also imply a higher number of competitors for an exhaustible resource. For example, hungry young crab spiders, *M. asperata*, are attracted to flowers with a relatively low number of conspecifics, but avoid flowers with four or more individuals (Hanna and Eason 2013). Thus, the weaker competitors would be more affected by the increase in the number of forag-

ing conspecifics and would show a lower level of conspecific attraction (Caraco et al. 1989). That could be the reason why, in *P. lilfordi*, females do not show any difference on conspecific attraction with different number of conspecifics. However, we cannot discard other reasons related to the differences between male and female social roles (Carazo et al. 2014). Nevertheless, we would need to increase the sample size with four foraging conspecifics to obtain meaningful results about the similarities and differences between sexes.

Podarcis lilfordi have several characteristics in common with other lizards that also show social foraging (Kiestler 1975; Rand et al. 1975; Whiting and Greef 1997, 1999; Eifler and Eifler 2014). The majority of them inhabit islands with poor and unpredictable resources and a low predation pressure, allowing lizards to be generalist foragers (Kiestler 1975; Rand et al. 1975; Pérez-Mellado and Corti 1993; Eifler and Eifler 2014). Social foraging as the result of attraction to



feeding conspecifics is mostly observed on divisible and temporally abundant food, such as eggs, fruits or carcasses (Kiester 1975; Rand et al. 1975; Whiting and Greef 1997, 1999; Eifler and Eifler 2014; pers. obs). In Aire Island, lizards also forage on some plants with similar results (Pérez-Mellado et al. 2000a, b, 2007; Pérez-Cembranos and Pérez-Mellado in press),

In summary, our experiments reveal that *P. lilfordi* shows a strong attraction towards foraging conspecifics, at least up to three or four in number, but also towards a foraging patch with immobile lizards or even towards a group of conspecifics without food. Thus, the Balearic lizard is able to use conspecifics as a source of information to locate food and to decide where to feed, even if they can choose an alternative empty patch. The most parsimonious explanation to this behaviour is that there is a conspecific attraction and local enhancement.

Acknowledgments. This work was supported by the research projects CGL2006-10893-C02-02, CGL2009-

12926-C02-02 and CGL2012-39850-C02-02 from the Spanish Ministry of Science and Innovation co-founded by FEDER funds from the European Union. APC was supported by a FPU grant from the Spanish Ministry of Education. We thank M. Garrido for helping with fieldwork.

Conflict of interests. The authors declare that they have no conflict of interest.

Ethical standard. The experiments reported in this paper complied with the current laws of the country where they were performed (Spain). Lizards were studied thanks to special permits from the Servei de Protecció d'Espècies, Conselleria de Medi Ambient, Balearic Government, Spain (CEP 03/2011 and CEP 34/2013).

References

- Aragón P (2009) Sex-dependent use of information on conspecific feeding activities in an amphibian urodelian. *Funct Ecol* 23:380-388. doi: 10.1111/j.1365-2435.2008.01519.x
- Aragón P, Massot M, Gasparini J, Clobert J (2006) Socially acquired information from chemical cues in



- the common lizard, *Lacerta vivipara*. Anim Behav 72:965-974. doi: 10.1016/j.anbehav.2005.11.023
- Baude M, Danchin E, Mugabo M, Dajoz I (2011) Conspecifics as informers and competitors: an experimental study in foraging bumblebees. Proc R Soc Lond B 278:2806-2813. doi: 10.1098/rspb.2010.2659
- Beauchamp G, Bélisle M, Giraldeau LA (1997) Influence of conspecific attraction on the spatial distribution of learning foragers in a patchy habitat. J Anim Ecol 66:671-682
- Brown RP, Pérez-Mellado V (1994) Ecological energetics and food acquisition in dense Menorcan islet populations of the lizard *Podarcis lilfordi*. Funct Ecol 8:427-434
- Brown RP, Pérez-Mellado V, Diego-Rasilla J, García JA, Naranjo A, Speakman JR (1992) Individual and population energetics of a lizard on a Mediterranean islet. Oecologia, 91:500-504. doi: 10.1007/BF00650322
- Burnham KP, Anderson DR (2004) Multimodel inference: understanding AIC and BIC in model selection. Sociol Methods Res 33:261-304 doi: 10.1177/0049124104268644
- Caraco T, Barkan C, Beacham JL, Brisbin L, Lima S, Mohan A, Newman JA, Webb W, Withiam ML (1989) Dominance and social foraging: a laboratory study. Anim Behav 38:41-58. doi: 10.1016/S0003-3472(89)80064-8
- Carazo P, Noble DWA, Chandrasoma D, Whiting MJ (2014) Sex and boldness explain individual differences in spatial learning in a lizard. Proc R Soc B 281:20133275. doi: 10.1098/rspb.2013.3275
- Coolen I, Ward AJW, Hart PJB, Laland KN (2005) Foraging nine-spined sticklebacks prefer to rely on public information over simpler social cues. Behav Ecol 16:865-870. doi: 10.1093/beheco/ari064
- Crawley MJ (2013) The R book, 2nd edn. Wiley, Chichester
- Dall SRX, Giraldeau LA, Olsson O, McNamara JM, Stephens DW (2005) Information and its use by animals in evolutionary ecology. Trends Ecol Evol 20:187-193. doi: 10.1016/j.tree.2005.01.010
- Danchin E, Giraldeau LA, Valone TV, Wagner RH (2004) Public information: from nosy neighbors to cultural evolution. Science 305:487-491. doi: 10.1126/science.1098254



- Doody JS, Burghardt GM, Dinets V (2013) Breaking the social–non-social dichotomy: a role for reptiles in vertebrate social behavior research? *Ethology* 119:95-103. doi: 10.1111/eth.12047
- Eifler DA, Eifler MA (2014) Social foraging in the lizard *Ameiva corax*. *Behav Ecol* 25:1347-1352. doi: 10.1093/beheco/aru129
- Fletcher RJ (2006) Emergent properties of conspecific attraction in fragmented landscapes. *Am Nat* 168:207-219. doi: 10.1086/505764
- Galef BG, Giraldeau LA (2001) Social influences on foraging in vertebrates: causal mechanisms and adaptive functions. *Anim Behav* 61:3-15. doi:10.1006/anbe.2000.1557
- Giraldeau LA, Valone TJ, Templeton JJ (2002) Potential disadvantages of using socially acquired information. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 357:1559-1566. doi: 10.1098/rstb.2002.1065
- Greenberg N (1976) Observations of social feeding in lizards. *Herpetologica* 32:348-352
- Hanna CJ, Eason PK (2013) Juvenile crab spiders (*Mecaphesa asperata*) use indirect cues to choose foraging sites. *Ethol Ecol Evol* 25:161-173. doi: 10.1080/03949370.2012.742464
- Hoppitt W, Laland KN (2013) Social learning: an introduction to mechanisms, methods and models. Princeton University Press, Princeton
- Kiester AR (1975) Notes on the natural history of *Diploglossus millepunctatus* (Sauria: Anguinae). In: Graham JB (ed) The biological investigation of Malpelo Island, Colombia. Smithsonian contributions to zoology, vol 176. Smithsonian Institution Press, Washington DC, pp 39-43
- Kiester AR (1979) Conspecifics as cues: a mechanism for habitat selection in the Panamanian grass anole (*Anolis auratus*). *Behav Ecol Sociobiol* 5:323-330. doi: 10.1007/BF00292522
- Kis A, Huber L, Wilkinson A (2014) Social learning by imitation in a reptile (*Pogona vitticeps*). *Anim Cogn*. doi: 10.1007/s10071-014-0803-7
- Leadbeater E, Chittka L (2005) A new mode of information transfer in foraging bumblebees? *Curr Biol* 15:R447-R448. doi: 10.1016/j.cub.2005.06.011
- Leadbeater E, Chittka L (2007) The dynamics of social learning in an in-



- sect model, the bumblebee (*Bombus terrestris*). *Behav Ecol Sociobiol* 61:1789-1796. doi: 10.1007/s00265-007-0412-4
- Maynard-Smith J, Harper D (2003) *Animal signals*. Oxford University Press, Oxford
- Noble DWA, Byrne RW, Whiting MJ (2014) Age-dependent social learning in a lizard. *Biol Lett* 10: 20140430. doi: 10.1098/rsbl.2014.0430
- Pérez-Cembranos A, Pérez-Mellado V (in press) The effect of plant consumption in the overall diet of an omnivorous lizard. *Salamandra*
- Pérez-Mellado V (1989) Estudio ecológico de la lagartija balear *Podarcis lilfordi* (Günther 1874) en Menorca. *Revista de Menorca* 80:455-511
- Pérez-Mellado V (1998) *Podarcis lilfordi* (Günther 1874). In: Salvador A (coord.) *Reptiles*. In: Ramos MA et al (eds) *Fauna Ibérica*, Vol 10. Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Madrid, pp 272-282
- Pérez-Mellado V, Corti MM (1993) Dietary adaptations and herbivory in lacertid lizards of the genus *Podarcis* from western Mediterranean islands (Reptilia: Sauria). *Bonn Zool Beitr* 44:193-220
- Pérez-Mellado V, Cortázar G, López-Vicente M, Perera A, Sillero N (2000) Interactions between the Balearic lizard *Podarcis lilfordi* and the plant *Dracunculus muscivorus*. *Amphib Reptil* 21:223-226. doi: 10.1163/156853800507390
- Pérez-Mellado V, Ortega F, Martín-García S, Perera A, Cortázar G (2000) Pollen load and transport by the insular lizard, *Podarcis lilfordi* (Squamata, Lacertidae) in coastal islets of Menorca (Balearic Islands, Spain). *Isr J Zool* 46:193-200. doi: 10.1560/QMY9-PXWF-AG43-RP6F
- Pérez-Mellado V, Riera N, Hernández-Estévez JA, Piccolo V, Potter C (2007) A complex case of interaction between lizards and plants. The dead horse arum (*Dracunculus muscivorus*) and the Balearic lizard (*Podarcis lilfordi*). In: Corti C, Lo Cascio P, Biaggini M (eds) *Mainland and insular lacertid lizards: a Mediterranean perspective*. Firenze University Press, Firenze, pp 133-160
- Pérez-Mellado V, Hernández-Estévez JA, García-Díez T, Terrassa B, Ramón MM, Castro J, Picornell A,



- Martín-Vallejo J, Brown R (2008) Population density in *Podarcis lilfordi* (Squamata, Lacertidae), a lizard species endemic to small islets in the Balearic Islands (Spain). *Amphib Reptil* 29:49-60. doi: 10.1163/156853808783431587
- Pérez-Mellado V, García-Díez T, Hernández-Estévez JA, Herrero-Ayuso C, Riera N, Catalán I (2013) El uso del espacio en la lagartija balear *Podarcis lilfordi*. Factores causales en la Isla del Aire. *Revista de Menorca* 92:189-218
- Pöysä H (1992) Group foraging in patchy environments: the importance of coarse-level local enhancement. *Ornis Scand* 23:159-166
- R Core Team (2014) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <http://www.R-project.org/>
- Rand AS, Gorman GC, Rand WM (1975) Natural history, behaviour, and ecology of *Anolis agassizi*. In: Graham JB (ed) *The biological investigation of Malpelo Island, Colombia*. Smithsonian contributions to zoology, vol 176. Smithsonian Institution Press, Washington DC, pp 27-38
- Rieucou G, Giraldeau LA (2009) Persuasive companions can be wrong: the use of misleading social information in nutmeg manikins. *Behav Ecol* 20:1217-1222. doi: 10.1093/beheco/arp121
- Rieucou G, Giraldeau LA (2011) Exploring the costs and benefits of social information use: an appraisal of current experimental evidence. *Philos Trans R Soc B* 366:949-957. doi: 10.1098/rstb.2010.0325
- Ruxton GD, Hall SJ, Gurney WSC (1995) Attraction toward feeding conspecifics when food patches are exhaustible. *Am Nat* 145:653-660
- Sontag C, Wilson DS, Wilcox RS (2006) Social foraging in *Bufo americanus* tadpoles. *Anim Behav* 72:1451-1456. doi: 10.1016/j.anbehav.2006.05.006
- Stamps JA (1987) Conspecifics as cues to territory quality: a preference of juvenile lizards (*Anolis aeneus*) for previously used territories. *Am Nat* 129: 629-642
- Stamps J, McElreath R, Eason P (2005) Alternative models of conspecific attraction in flies and crabs. *Behav Ecol* 16:974-980. doi: 10.1093/beheco/ari083



- Thorpe WH (1963) *Learning and instinct in animals*, 2nd ed. Methuen, London.
- Valone TJ (1989) Group foraging, public information, and patch estimation. *Oikos* 56:357-363. doi: 10.2307/3565621
- Valone TJ, Templeton JT (2002) Public information for the assessment of quality: a widespread social phenomenon. *Philos Trans R Soc Lond B* 357:1549-1557. doi: 10.1098/rstb.2002.1065
- Wagner RH, Danchin E (2010) A taxonomy of biological information. *Oikos* 119:203-209. doi: 10.1111/j.1600-0706.2009.17315.x
- Whiting MJ, Greef JM (1997) Facultative frugivory in the Cape flat Lizard, *Platysaurus capensis* (Sauria: Cordylidae). *Copeia* 1997:811-818. doi: 10.2307/1447298
- Whiting MJ, Greef JM (1999) Use of heterospecific cues by the lizard *Platysaurus broadleyi* for food location. *Behav Ecol Sociobiol* 45:420-423. doi: 10.1007/s00265005057

8. DISCUSIÓN





DISCUSIÓN

Hay suficientes razones éticas y de conservación que hacen prioritaria la búsqueda de métodos que minimicen el sufrimiento y el sacrificio animal durante los experimentos científicos y, a ser posible, sin perder robustez en los datos obtenidos (Luiselli *et al.*, 2011). Por esta razón, aunque el estudio de la dieta animal a partir de contenidos estomacales o digestivos tenga obvias ventajas, defendemos el uso de otros métodos no invasivos e igualmente efectivos. En el caso del estudio de la dieta de lacértidos, los métodos más usados son el análisis de contenidos gástricos o digestivos por disección, el lavado de estómago (*stomach flushing*; ver, por ejemplo, Powell y Russell, 1984; Christian *et al.*, 1996), el análisis de muestras fecales (Angelici *et al.*, 1997; Hawlena y Pérez-Mellado, 2009) y la observación directa del forrajeo de los individuos (Sáez y Traveset, 1995). Se ha propuesto también el estudio de la dieta por medio de isótopos estables a partir de una muestra de tejido del depredador (Barrett *et al.*, 2005; Farina *et al.*, 2008) y, como alternativa al lavado de estómago, la succión gástrica (Barreto-Lima, 2009).

El estudio de la dieta a partir de contenidos gástricos o intestinales tiene la ventaja de que se obtiene la totalidad del alimento presente en el estómago e intestino. Además, los restos de las presas, al menos a nivel del estómago, son más o menos grandes, al no estar completamente digeridos. Sin embargo, requieren el sacrificio del animal. Con el lavado de estómago y la succión gástrica se obtienen también restos estomacales de las presas, pero no requieren la muerte del individuo estudiado. A



pesar de que no se suele hacer un seguimiento de los individuos liberados tras el lavado de estómago en cada estudio en el que se aplica este método, el mismo tiene, en algunos casos, una tasa de mortalidad superior al 5% (ver, por ejemplo, Pietruszka, 1981; Powell y Russell, 1984; Waters, 2008; Luiselli *et al.*, 2011). Generalmente los más afectados son los individuos más pequeños y las causas suelen ser la ruptura del tubo digestivo debido a un exceso de presión del agua o directamente por una perforación, sobre todo cuando el experimentador no tiene práctica con la aplicación del método.

El análisis de muestras fecales es un método completamente inocuo y tan fiable como el lavado de estómago o el análisis del contenido estomacal (Capítulo 3; Angelici *et al.*, 1997; Luiselli *et al.*, 2011). Además, la recogida de muestras es fácil, ya sean muestras individuales a partir de animales capturados o muestras recogidas del suelo. Las desventajas que puede presentar son que los restos de las presas están notablemente fragmentados, lo que puede hacer más difícil su identificación y la estimación del tamaño de las presas consumidas, y que las presas blandas son digeridas y podrían estar infrarrepresentadas. Estas limitaciones se solucionan con la práctica y con una observación cuidadosa de todos los restos encontrados en la muestra. De hecho, varios estudios han demostrado que la dieta de lacértidos establecida a partir de muestras fecales es similar a la obtenida por medio de contenidos estomacales (Capítulo 3; Strijbosch, 1986; Angelici *et al.*, 1997). En cuanto a la dificultad de estimar el tamaño, volumen y biomasa de las presas consumidas, tampoco es un problema que el estudio de contenidos estomacales resuelva completamente. Aunque es cierto que los



fragmentos de las presas son mayores, es raro encontrar presas enteras en los estómagos de los lacértidos de pequeño tamaño (Pérez-Mellado, 1989; Angelici *et al.*, 1997).

La disponibilidad de recursos y las condiciones ambientales determinan fuertemente la dieta de los animales (Pérez-Mellado y Corti, 1993). La dieta de los lacértidos de pequeño y mediano tamaño es principalmente insectívora, aunque algunos tienen una dieta muy amplia en la que incorporan algunos elementos vegetales. El consumo de partes vegetales incluye hojas, frutos, néctar y polen, y es especialmente común en las especies de lacértidos insulares, se cree que principalmente debido a la escasez de artrópodos y de depredadores (Van Damme, 1999; Cooper y Vitt, 2002). La dieta de *P. lilfordi* está dominada por los formícidos, tanto en términos de presencia como de volumen, aunque su contribución en biomasa es reducida. Sin embargo, el consumo de los distintos grupos de presas muestra una gran variabilidad de un año para otro, e incluso dentro del mismo año, entre meses y entre las diferentes zonas de la Isla del Aire. Es interesante señalar el consumo esporádico de algunas presas, como diplópodos, conespecíficos o carroña, consumidos de manera puntual por algunos individuos, que puede representar una parte importante de la dieta en términos de biomasa, pero cuya interpretación debe hacerse con cautela y teniendo en cuenta también la frecuencia de su consumo (Capítulo 4).

El consumo de elementos vegetales, frecuente en la dieta de *P. lilfordi*, está estrechamente ligado al periodo de floración y fructificación de las plantas consumidas, así como a su abundancia. Además, como



forrajeador activo, la lagartija balear es capaz de capturar y consumir una amplia variedad de tipos de presas, desde presas agregadas como formícidos u homópteros, a presas como isópodos o larvas de insectos, que suelen capturar bajo piedras, enterradas en sustratos blandos, bajo arbustos o en grietas de rocas. Debido a la dificultad de acceso a esas zonas por parte de los investigadores, los estudios de disponibilidad de presas no muestran tal variedad, por lo que los valores de electividad deben de tomarse con cautela (Capítulo 4). Esta gran variabilidad, tanto en la disponibilidad de recursos como en su consumo, se refleja en la gran capacidad de la lagartija balear para adaptar su comportamiento de alimentación al ambiente impredecible en el que se encuentra, con la necesidad de aprender a explotar cualquier nueva fuente de alimento, donde posiblemente la observación de los conoespecíficos juega un papel importante (Capítulos 4 y 7).

El consumo de algunos recursos alimenticios puede modificar la frecuencia de aparición de otros elementos de la dieta. Es de esperar que el mayor consumo de un tipo de presa se vea reflejado en el menor consumo del resto, pero también es posible que el acceso a un determinado recurso vegetal ofrezca nuevas posibilidades de captura de otras presas (Capítulos 4 y 5). En la isla del Aire, las flores del cardo cuco, *C. corymbosa*, son un importante recurso durante los meses de julio y agosto, a juzgar por el volumen de restos florales de esta planta encontrado en las muestras fecales y la proporción de individuos que lo consumen en las zonas en las que está presente. Pero, además, ese mayor consumo de *C. corymbosa* va ligado a un mayor consumo de presas voladoras, como himenópteros no formícidos, dípteros y lepidópteros.



Esto nos hace pensar que *C. corymbosa* no es usada sólo como un recurso trófico, sino también, quizá como consecuencia de lo anterior, como un lugar desde el que capturar otras presas animales que son atraídas por la planta (Capítulo 5).

Por otro lado, el consumo de elementos vegetales puede requerir comportamientos de forrajeo con el empleo de técnicas específicas. *Podarcis lilfordi* retiene las características ancestrales de forrajeador activo (Cooper *et al.* 2014), ya sea cazando insectos u otras presas. Mientras consume flores de *Euphorbia paralias* en la isla del Aire, los valores de variables de forrajeo como MPM y PTM son similares a los de los individuos que buscan presas animales (Cooper *et al.*, 2014), aunque las técnicas empleadas pueden ser muy diferentes. En el caso del consumo de *E. paralias* y *C. maritimum*, *P. lilfordi* liba el néctar y polen sin dañar el resto de estructuras florales (Pérez-Mellado, 2009; Cooper *et al.*, 2014). Sin embargo, la baja producción de néctar de *C. corymbosa*, o su difícil acceso, hace que *P. lilfordi* adopte otras técnicas para su consumo, como morder o arrancar flores, además de libar (Capítulo 5). En este sentido, es interesante el empleo de una técnica que se ha descrito en cocodrilos, cecilias y anguilas para arrancar un trozo de comida de una pieza demasiado grande como para tragarla entera. Dicha técnica de arranque rotacional (*rotational feeding*, pero también llamada *spin feeding* o *death roll*) la usan vertebrados con un cuerpo alargado y que carecen de dentición especializada para cortar (Fish *et al.*, 2007 y referencias incluidas). Consiste en sujetar una porción del alimento con las mandíbulas y, sin soltarlo, rotar rápidamente el cuerpo sobre su eje longitudinal, lo que suele provocar la obtención de un fragmento de



alimento (Fish *et al.*, 2007). En *P. lilfordi*, esta técnica la observamos principalmente en subadultos y algunas hembras al arrancar flores de *C. corymbosa*, pero también la usan en ocasiones al alimentarse de carroña o de piezas de fruta grandes. En resumen, cada tipo de alimento tiene una o varias técnicas más apropiadas para su explotación, pero al mismo tiempo, una técnica puede ser útil para explotar recursos totalmente diferentes (Capítulo 5).

El comportamiento de forrajeo está inevitablemente unido al comportamiento antidepredador, que no puede ser desatendido en ningún momento. Para las especies insulares, incluidos los lacértidos, la depredación no es un problema tan grande como para las especies continentales, pero no por ello deja de ser importante. La escasez de depredadores en las islas ha permitido a los lacértidos insulares ampliar su dieta y poder incorporar elementos vegetales, que requieren mayor tiempo de consumo y manipulación, pero que suplen la escasez de presas animales. Al consumir flores o partes de ellas, las lagartijas están más expuestas a los depredadores aéreos que cuando buscan presas en el suelo (Pérez-Cembranos *et al.*, 2013; pero ver Pianka, 1973). Se encuentran, por lo tanto, en una situación de valoración de riesgos y beneficios para consumir un elemento nutritivo abundante y de fácil acceso, pero con mayores riesgos. Esta valoración se manifiesta en la toma de decisiones a la hora de escapar de un depredador. *Podarcis lilfordi*, como era de esperar, acorta su FID en presencia de comida y la incrementa en situaciones de mayor riesgo depredador. En el caso del consumo de *C. corymbosa*, observamos que la FID es similar para los individuos que forrajean sobre la planta y los que están en el suelo buscando otras presas.



La FID significativamente más corta del grupo que come flores de *C. corymbosa* en el suelo respecto a los otros dos grupos experimentales, nos permite analizar por separado la influencia de la comida y del riesgo, confirmando que la presencia de flores de *C. corymbosa* reduce la FID (es menor en el grupo que consume inflorescencias en el suelo que en el grupo de suelo sin comida), y que el mayor riesgo la aumenta (es mayor en el grupo que come flores sobre la planta que en el grupo que las come en el suelo). Así, la similitud entre las FID de los individuos que comen sobre *C. corymbosa* y los que forrajean en el suelo se podría explicar porque las lagartijas valoran en un grado similar la recompensa alimenticia y el riesgo de exposición a los depredadores (Capítulo 6).

Respecto a la distancia de huida, observamos que fue menor sólo en el grupo que estaba sobre *C. corymbosa*, posiblemente debido a que esa huida consiste en bajar o dejarse caer entre las hojas espinosas del cardo, donde las lagartijas se pueden considerar a salvo de los depredadores. Esto nos revela una interacción más entre la planta y la lagartija, su uso como refugio. Es decir, las lagartijas encuentran en el cardo cuco no sólo un alimento, sino también un foco de atracción de presas voladoras, y todo ello inmediatamente encima de un refugio. De acuerdo con la Teoría Óptima de Escape, esperaríamos que la presencia de flores de *C. corymbosa* en el suelo se manifestara en una menor DF por parte de los individuos que las consumen respecto a los que están en el suelo sin comida. De hecho, se sabe que *P. lilfordi* modula no sólo la FID, sino también la DF en presencia de comida (ver, por ejemplo, Cooper y Pérez-Mellado, 2004). En nuestro caso, es posible que la abundancia de *C. corymbosa* y su inmovilidad haga que no sea tan



importante la pérdida del acceso a una determinada inflorescencia. Alejarse de un alimento móvil, como larvas de dípteros, o escaso, como una pieza de fruta, tiene el riesgo de que el alimento haya desaparecido cuando se retorne a la actividad tras la huida, ya sea porque la presa ha huido o porque otros individuos la hayan robado (Cooper y Pérez-Mellado, 2004; Cooper *et al.*, 2006). Sin embargo, las inflorescencias de *C. corymbosa* son tan abundantes que no presentan ese problema y prácticamente cualquier lugar de huida estará cerca de otra nueva planta de *C. corymbosa*, por lo que no sería necesario modular la DF (Capítulo 6).

Un factor importante a tener en cuenta a la hora de alimentarse, incluso en el caso de forrajeadores solitarios como *P. lilfordi*, es la presencia y el comportamiento de los conespecíficos. Por una parte, son competidores que consumen el mismo tipo de alimento (Baude *et al.*, 2011) y en los que es común el cleptoparasitismo (Cooper y Pérez-Mellado, 2003). Pero por otro lado, son una importante fuente de información sobre las características del medio en el que viven o incluso de características de terceros individuos, como potenciales parejas o competidores (Galef y Giraldeau, 2001; Valone, 2007). La información obtenida de otros individuos puede mejorar las oportunidades de forrajeo, ya sea llamando involuntariamente la atención sobre un recurso trófico o mostrando que un nuevo elemento es comestible. Según Palameta y Lefebvre (1985), las tareas de alimentación que simplemente implican el reconocimiento de un nuevo elemento como presa potencial no requerirían mecanismos más sofisticados que la intensificación local (*local enhancement*; Thorpe, 1963) para ser transmitidos eficientemente.



En nuestro caso, hemos observado que *P. lilfordi* muestra un comportamiento de atracción hacia sus conespecíficos, tanto en presencia como en ausencia de comida (Capítulo 7). Los individuos comiendo de un trozo de sandía están enviando información social involuntaria (ISI) sobre la presencia, provecho y calidad de ese recurso, que atrae a otros individuos a comer del mismo, esto es lo que se conoce como intensificación local. Es más, los experimentos con modelos inertes de cobre indican que la simple presencia de conespecíficos, sin movimiento ni comportamiento de alimentación, también atrae a las lagartijas hacia el trozo de sandía en el que se encuentran. Otro factor a tener en cuenta a la hora de tomar la decisión de en qué lugar forrajear es el número de conespecíficos que están explotando un recurso. Se cree que la atracción social tiene una relación directa con el número de conespecíficos. En nuestro caso, los machos mostraron una mayor atracción hacia el trozo de sandía cuando había tres lagartijas previas que cuando sólo había una. Sin embargo, las hembras no mostraron diferencias de acuerdo con el número de individuos previos. A pesar de que no observamos diferencias en la entrega ni en el uso de información social entre los dos sexos en el resto de situaciones, puede haber diferencias debidas a los papeles sociales de cada sexo, o puede suceder que los competidores más débiles prefieran usar la alternativa sin conespecíficos antes que sumarse a un grupo (Capítulo 7).

La atracción hacia individuos comiendo se ha descrito en varias especies (ver, por ejemplo, Galef y Giraldeau, 2001). En escamosos hay pocos casos descritos, tanto en cautividad (Greenberg, 1976) como en libertad (Kiester, 1975; Rand *et al.*, 1975; Whiting y Greef, 1997, 1999;



Eifler y Eifler, 2014). Aún así, cabe destacar algunas características compartidas por estas poblaciones. En primer lugar, la mayoría son especies insulares (salvo *Platysaurus broadleyii*, Whiting y Greef, 1997, 1999), no territoriales y con una buena densidad poblacional, lo que implica un contacto frecuente entre individuos. Es común la escasez de recursos animales y depredadores, lo que da lugar a una dieta amplia en la que incorporan elementos vegetales. Además, es frecuente la presencia de gaviotas, que sirven de punto de forrajeo impredecible, ya sea por sus huevos o por sus cadáveres. Estos casos descritos de forrajeo social como resultado de atracción hacia los conespecíficos se han descrito principalmente con alimentos de este tipo, divisible y abundante temporalmente, como los huevos, los cadáveres o la fruta (Capítulo 7 y referencias incluidas).

En resumen, las condiciones insulares y, en concreto, de la isla del Aire, juegan un importante papel en la ecología trófica y el comportamiento de *P. lilfordi*, que muestra una amplia variedad en los recursos alimenticios consumidos y las técnicas empleadas para su obtención. Además, la explotación de diferentes recursos va ligada a la valoración de los riesgos y beneficios de cada situación, en un estado continuo de toma de decisiones en el que la información brindada por los conespecíficos pueden tener una gran importancia.

9. CONCLUSIONES





CONCLUSIONES

- 1- El análisis de muestras fecales es una metodología apropiada para el estudio de dieta de lagartos que proporciona información fiable sobre los elementos consumidos. Las larvas y otras presas blandas no aparecen sistemáticamente infrarrepresentadas en las muestras fecales en comparación con los contenidos estomacales.
- 2- Por razones éticas y de conservación, debería evitarse el empleo de métodos como el análisis de contenidos estomacales, que requieren la muerte del animal, a favor de otros inocuos como el análisis de muestras fecales.
- 3- La dieta de *P. lilfordi* incluye tanto presas animales como elementos vegetales, mostrando una gran variabilidad entre los años, meses y zonas estudiadas.
- 4- El consumo de ciertos tipos de presas es mayor en las zonas y épocas de floración de algunas plantas. Así, el consumo de Diptera es mayor en la época de floración de *H. muscivorus* en la zona Alta, mientras que en verano, en las zonas de presencia de *C. corymbosa* el consumo de Hymenoptera es mayor que en el resto de zonas.
- 5- La lagartija balear consume diferentes especies de plantas acorde a su fenología y disponibilidad en las distintas zonas y épocas del año.



- 6- *P. lilfordi* mantiene las características de forrajeador activo cuando se alimenta sobre *C. corymbosa*, con un comportamiento muy similar entre machos, hembras y subadultos.

- 7- Las técnicas usadas por *P. lilfordi* para consumir las flores de *C. corymbosa* consisten en libar, morder y arrancar dichas flores, empleando en ocasiones el arranque rotacional, como se observa cuando consume una presa demasiado grande para ser tragada entera.

- 8- Durante su periodo de floración, *C. corymbosa* es un recurso trófico importante para *P. lilfordi* en las zonas en las que está presente.

- 9- *P. lilfordi* modula su conducta de escape mientras come sobre *C. corymbosa*, combinando el valor de la planta como alimento y su situación de mayor peligro al comer sobre ella, lo que se refleja en la distancia de inicio de la huida.

- 10- Los subadultos muestran distancias de inicio de la huida menores que las de los machos adultos, tanto en el suelo sin comida como cuando forrajean sobre *C. corymbosa*, posiblemente debido a un mayor riesgo de depredación de los machos adultos.

- 11- *P. lilfordi* muestra una distancia de huida menor cuando está sobre *C. corymbosa* que en otras situaciones en el suelo, posiblemente debido al uso de la propia planta como refugio.



- 12- La presencia de inflorescencias de *C. corymbosa* en situaciones de similar riesgo de depredación no se refleja en una menor distancia de huida, posiblemente porque la disponibilidad de inflorescencias de *C. corymbosa* es abundante durante su época de floración.
- 13- *P. lilfordi* usa la información social involuntaria proporcionada por otros individuos, dando lugar a fenómenos como la facilitación social y la atracción hacia sus conespecíficos, tanto en presencia como en ausencia de comida.
- 14- *P. lilfordi* también muestra atracción hacia un trozo de comida con modelos de cobre con forma de lagartija, lo que confirma que la presencia de conespecíficos es suficiente para dar información sobre el aprovechamiento de un recurso.
- 15- Los machos adultos de *P. lilfordi* podrían usar el número de conespecíficos presentes en una zona de alimentación como un indicador de la calidad de la comida, mientras que las hembras puede que perciban el mayor número de conespecíficos como un mayor riesgo debido a la presencia de competidores.

10. BIBLIOGRAFÍA





BIBLIOGRAFÍA

- ADLER, G. H. Y LEVINS, R. (1994). The island syndrome in rodent populations. *The Quarterly Review of Biology*, 69: 473-490.
- AEMET, AGENCIA ESTATAL DE METEOROLOGÍA (2012). *Guía resumida del clima en España 1981-2010*. [en línea]. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente. Recuperado el 5 de febrero de 2015, de http://www.aemet.es/es/conocerlas/publicaciones/detalles/guia_resumida_2010
- ALCOVER, J. A. (1988). Los vertebrados terrestres de las Islas Baleares y Pitiusas: una aproximación biogeográfica. *Bulletin d'Ecologie*, 19: 153-158.
- ALCOVER, J. A. (2008). The first Mallorcans. Prehistoric colonization in the western Mediterranean. *Journal of World Prehistory*, 21: 19-84.
- ALCOVER, J. A. (2010). A century of insular vertebrate palaeontology research on the Balearic Islands. En V. PÉREZ-MELLADO Y C. RAMÓN (eds.), *Islands and Evolution* (pp. 59-83). Maó: Institut Menorquí d'Estudis.
- ALCOVER, J. A. Y MAYOL, J. (1981). Espècies relíquies d'amfibis i de rèptils a les Balears i Pitiuses. *Bolletí de la Societat d'Història Natural de les Illes Balears*, 25: 151-167.
- AUTORIDAD PORTUARIA DE BALEARES (2010). *Faro de l'Illa de l'Aire. Faros de Baleares* [en línea]. Recuperado el 5 de febrero de 2015, de www.farsdebalears.org/faros-lighthouses-balears/faros-lighthouses-balears-faros-menorca/faros-lighthouses-balears-illa-aire/



- BARNARD, C. J. Y SIBLY, R. M. (1981). Producers and scroungers: a general model and its application to captive flocks of house sparrows. *Animal Behaviour*, 29: 543-550.
- BAUDE, M., DANCHIN, É., MUGABO, M. Y DAJOZ, I. (2011). Conspecifics as informers and competitors: an experimental study in foraging bumble-bees. *Proceedings of the Royal Society B*, 278: 2806-2813.
- BIKHCHANDANI, S., HIRSHLEIFER, D. Y WELCH, I. (1992). A theory of fads, fashion, custom, and cultural change as informational cascades. *The Journal of Political Economy*, 100: 992-1026.
- BONNIE, K. E. Y EARLEY, R. L. (2007). Expanding the scope for social information use. *Animal Behaviour*, 74: 171-181.
- BOX, H. O. (1984). *Primate behavior and social ecology*. London: Champan & Hall.
- BOYD, R. Y RICHERSON, P. J. (1985). *Culture and the evolutionary process*. Chicago: The University of Chicago Press.
- BRATTSTORM, B. H. (1974). The evolution of reptilian social behavior. *American Zoologist*, 14: 35-49.
- BROWN, R. P., TERRASA, B., PÉREZ-MELLADO, V., CASTRO, J. A., HOSKISSO, P. A., PICORNELL, A. Y RAMÓN, M. M. (2008). Bayesian estimation of post-Messinian divergence times in Balearic Island lizards. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 48: 350-358.
- CASTILLA, A. M. (1999). *Podarcis lilfordi* from the Balearic Islands as a potential disperser of the rare Mediterranean plant *Withania frutescens*. *Acta Oecologica*, 20: 103-107.
- CHARNOV, E. L. (1976). Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*, 9: 129-136.



- COOLEN, I., WARD, A. J. W., HART, P. J. B. Y LALAND, K. N. (2005). Foraging nine-spined sticklebacks prefer to rely on public information over simpler social cues. *Behavioral Ecology*, 16: 865-870.
- COOPER, W. E. (1995). Foraging mode, prey chemical discrimination, and phylogeny in lizards. *Animal Behaviour*, 50: 973-985.
- COOPER, W. E. (1997). Independent evolution of squamate olfaction and vomerolfaction and correlated evolution of vomerolfaction and lingual structure. *Amphibia-Reptilia*, 18: 85-105.
- COOPER, W. E. (2003). Effect of risk on aspects of escape behavior by a lizard, *Holbrookia propinqua*, in relation to optimal escape theory. *Ethology*, 109: 617-626.
- COOPER, W. E. (2005). The foraging mode controversy: both continuous variations and clustering of foraging movements occur. *Journal of Zoology*, 267: 179-190.
- COOPER, W. E. (2007a). Foraging modes as suites of coadapted movement traits. *Journal of Zoology*, 272: 45-56.
- COOPER, W. E. (2007b). Lizard chemical senses, chemosensory behavior, and foraging mode. En S. M. REILLY, L. D. MCBRAYER Y D. B. MILES (eds.), *Lizard ecology: the evolutionary consequences of foraging mode* (pp. 237-270). Cambridge: Cambridge University Press
- COOPER, W. E. (2011). Age, sex and escape behavior in the Striped Plateau Lizard (*Sceloporus virgatus*) and the Mountain Spiny Lizard (*S. jarrovi*), with a review of age and sex effects on escape by lizards. *Behaviour*, 148: 1215-1238.



- COOPER, W. E. Y FREDERICK, W. G. (2007). Optimal flight initiation distance. *Journal of Theoretical Biology*, 244: 59-67.
- COOPER, W. E. Y PÉREZ-MELLADO, V. (2001). Location of fruit using only airborne odor cues by a lizard. *Physiology and Behavior*, 74: 339-342.
- COOPER, W. E. Y PÉREZ-MELLADO, V. (2002). Responses by a generalist predator, the Balearic lizard *Podarcis lilfordi*, to chemical cues from taxonomically diverse prey. *Acta Ethologica*, 4:119-124.
- COOPER, W. E. Y PÉREZ-MELLADO, V. (2003). Kleptoparasitism in the Balearic lizard, *Podarcis lilfordi*. *Amphibia-Reptilia*, 24: 219-224.
- COOPER, W. E. Y PÉREZ-MELLADO, V. (2004). Tradeoffs between escape behavior and foraging opportunity by the Balearic lizard (*Podarcis lilfordi*). *Herpetologica*, 60: 321-324.
- COOPER, W. E. Y PÉREZ-MELLADO, V. (2012). Historical influence of predation pressure on escape by *Podarcis* lizards in the Balearic Islands. *Biological Journal of the Linnean Society*, 107: 254-268.
- COOPER, W. E. Y VITT, L. J. (2002). Distribution, extent, and evolution of plant consumption by lizards. *Journal of Zoology*, 257: 487-517.
- COOPER, W. E. Y WHITING, M. J. (1999). Foraging modes in lacertid lizards from southern Africa. *Amphibia-Reptilia*, 20: 299-311.
- COOPER, W. E., WHITING, M. J., Y WYK, J. H. V. (1997). Foraging modes of cordyliform lizards. *South African Journal of Zoology*, 32: 9-13.
- COOPER, W. E., PÉREZ-MELLADO, V. Y VITT, L. (2002a). Responses to major categories of food chemicals by the lizard *Podarcis lilfordi*. *Journal of Chemical Ecology*, 28: 709-720.



- COOPER, W. E., PÉREZ-MELLADO, V. Y VITT, L. (2002b). Behavioral responses to plant toxins by two omnivorous lizard species. *Physiology and Behavior*, 76: 297-303.
- COOPER, W. E., PÉREZ-MELLADO, V. Y VITT, L. J. (2004). Ease and effectiveness of costly autotomy vary with predation intensity among lizard populations. *Journal of Zoology*, 262: 243-255.
- COOPER, W. E., VITT, L. J., CALDWELL, J. P. Y FOX, S. F. (2005). Relationships among foraging variables, phylogeny, and foraging modes, with new data for nine North American lizard species. *Herpetologica*, 61: 250-259.
- COOPER, W. E., PÉREZ-MELLADO, V. Y HAWLENA, D. (2006). Magnitude of food reward affects escape behavior and acceptable risk in Balearic lizard (*Podarcis lilfordi*). *Behavioral Ecology*, 17: 554-559.
- CUERDA, J. (1975). *Los tiempos Cuaternarios en Baleares*. Palma de Mallorca: Institut d'Estudis Baleàrics.
- DALL, S. R. X., GIRALDEAU, L.-A., OLSSON, O., MCNAMARA, J. M. Y STEPHENS, D. W. (2005). Information and its use by animals in evolutionary ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 20: 187-193.
- DANCHIN, É., GIRALDEAU, L.-A., VALONE, T. J. Y WAGNER, R. H. (2004). Public information: from nosy neighbors to cultural evolution. *Science*, 305: 487-491.
- DARWIN, C. R. (1842). *The structure and distribution of coral reefs. Being the first part of the geology of the voyage of the Beagle, under the command of Capt. Fitzroy, R.N. during the years 1832 to 1836*. London: Smith Elder and Co.



- DIRECCIÓN GENERAL DEL CATASTRO (2014). *Consulta descriptiva y gráfica de datos catastrales bienes inmuebles de naturaleza rústica, referencia 07052A012000010000JY* [en línea]. Sede Electrónica del Catastro, Ministerio de Hacienda y Administraciones Públicas. Recuperado el 5 de febrero de 2015, de <https://www1.sedecatastro.gob.es/CYCBienInmueble/OVCConCiud.aspx?del=7&mun=52&UrbRus=R&RefC=07052A012000010000JY&Apenom=&esBice=&RCBice1=&RCBice2=&DenoBice=>
- DOODY, J. S., BURGHARDT, G. M. Y DINETS, V. (2013). Breaking the social – non-social dichotomy: a role for reptiles in vertebrate social behavior research? *Ethology*, 119: 95-103.
- DUGGEN, S., HOERNLE, K., VAN DEN BOGAARD, P., RÜPKE, L. Y MORGAN, J. P. (2003). Deep roots of the Messinian salinity crisis. *Nature*, 422: 602-606.
- EMLÉN, J. M. (1966). The role of time and energy in food preference. *The American Naturalist*, 100: 611-617.
- FAIRBRIDGE, R. W. (1960). The changing level of the sea. *Scientific American*, 202: 70-79.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, J. M. (2004). Introducción a las islas. En J. M. FERNÁNDEZ-PALACIOS, C. MORICI (eds.), *Ecología insular / Island ecology* (pp. 21-55). Las Palmas de Gran Canaria: Asociación Española de Ecología Terrestre (AEET) y Cabildo Insular de Palma.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, J. M. (2010). Why islands? En V. PÉREZ-MELLADO Y C. RAMÓN (eds.), *Islands and Evolution* (pp. 85-109). Maó: Institut Menorquí d'Estudis.
- FOSTER, J.B. (1964). Evolution of mammals on islands. *Nature*, 202: 234-235.



- FRANQUESA I BALCELS, A., ESTRADÉ NIUBÓ, S. Y GALLOFRÉ DE LAPUENTE, A. (2011). *Cartografia Climàtica de Menorca (1950-2008). Aproximació mitjançant eines SIG*. Maó: Observatori Sociambiental de Menorca, Institut Menorquí d'Estudis.
- GALEF, B. G. (1988). Imitation in animals: history, definition and interpretation of data from the psychological laboratory. En T. R. ZENTALL Y B. G. GALEF (eds.), *Social learning: psychological and biological perspectives* (pp. 3-28). Hillsdale, N. J.: Lawrence Erlbaum Associates.
- GALEF, B. G. (1996). Introduction. En C. M. HEYES Y B. G. GALEF (eds.), *Social learning in animals: the roots of culture*. San Diego, CA: Academic Press.
- GALEF, B. G. Y GIRALDEAU, L.-A. (2001). Social influences on foraging in vertebrates: causal mechanisms and adaptive functions. *Animal Behaviour*, 61: 3-15.
- GILLESPIE, R. G. Y BALDWIN, B. G. (2010). Island biogeography of remote archipelagoes. En J. B. LOSOS Y R. E. RICKLEFS (eds.), *The theory of island biogeography revisited* (pp. 358-387). Princeton: Princeton University Press.
- GIRALDEAU, L.-A., VALONE, T. J. Y TEMPLETON, J. J. (2002). Potential disadvantages of using socially acquired information. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 357: 1559-1566.
- GRAY, R. D. (1987). Faith and foraging: a critique of the “paradigm argument from design”. En A. C. KAMIL, J. R. KREBS Y H. R. PULLIAM (eds.) *Foraging behavior* (pp. 69-140). New York: Plenum Press.



- GREEN, R. F. (1980). Bayesian birds: a simple example of Oaten's stochastic model of optimal foraging. *Theoretical Population Biology*, 18: 244-256.
- GÜNTHER, A. (1874). Description of a new European Species of *Zootoca*. *The Annals and Magazine of Natural History; Zoology, Botany, and Geology*, 4th ser., 14: 158-159.
- HEYES, C. M. (1994). Social learning in animals: categories and mechanisms. *Biological Reviews*, 69: 207-231.
- HOPPITT, W. Y LALAND, K. N. (2013). *Social learning: an introduction to mechanisms, methods, and models*. Princeton: Princeton University Press.
- HSU, K. J., RYAN, W. B. F. Y CITA, M. B. (1973). Late Miocene desiccation of the Mediterranean. *Nature*, 242: 240-244.
- HUEY, R. B. Y PIANKA, E. R. (1981). Ecological consequences of foraging mode. *Ecology*, 62(4): 991-999.
- JANZEN, D. H. (1973). Sweep samples of tropical foliage insects: effects of seasons, vegetation types, elevation, time of day, and insularity. *Ecology*, 54: 687-708.
- KENDAL, R. L., COOLEN, I., VAN BERGEN, Y. Y LALAND, K. N. (2005). Trade-offs in the adaptive use of social and asocial learning. *Advances in the Study of Behavior*, 35: 333-379.
- KRIJSMAN, W., HILGEN, F. J., RAFFI, I., SIERRO, F. J. Y WILSON, D. S. (1999). Chronology, causes and progression of the Messinian salinity crisis. *Nature*, 400: 652-655.
- LALAND, K. N. (2004). Social learning strategies. *Learning & Behavior*, 32: 4-14.



- LIMA, S. L. Y DILL, L. M. (1990). Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, 68: 619-640.
- LOMOLINO, M. V. (2005). Body size evolution in insular vertebrates: generality of the island rule. *Journal of Biogeography*, 32: 1683-1699.
- LOTEM, A. Y WINKLER, D. W. (2005). Defining the concept of public information. *Science*, 308: 354.
- LUMLEY, H. (1976). Les lignes de rivage quaternaire de Provence et de la région de Nice. En *La Préhistoire française* (pp. 311-325). Paris: C.N.R.S.
- MACARTHUR, R. H. Y PIANKA, E. R. (1966). On optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist*, 100 (916): 603-609.
- MACARTHUR, R. H. Y WILSON, E. O. (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton: Princeton University Press.
- MACARTHUR, R. H., DIAMOND, J. M. Y KARR, J. R. (1972). Density compensation in island faunas. *Ecology*, 53(2): 330-342.
- MAGNUSSON, W. E., DE PAIVA, L. J., DA ROCHA, R. M., FRANKE, C. R., KASPER, L. A. Y LIMA, A. P. (1985). The correlates of foraging mode in a community of brazilian lizards. *Herpetologica*, 41: 324-332.
- MAYNARD SMITH, J., HARPER, D. (2003). *Animal signals*. Oxford: Oxford University Press
- MCBRAYER, L., MILES, D. B., REILLY, S. M. (2007). The evolution of the foraging mode paradigm in lizard ecology. En S. M. REILLY, L. D. MCBRAYER, D. B. MILES (eds.), *Lizard ecology: the evolutionary*



- consequences of foraging mode* (pp. 508-521). Cambridge: Cambridge University Press
- MCLAUGHLIN, R. (1989). Search modes of birds and lizards: evidence for alternative movement patterns. *The American Naturalist*, 133: 654-670.
- MCNAMARA, J. (1982). Optimal patch use in a stochastic environment. *Theoretical Population Biology*, 21:269-288.
- MCNAMARA, J. Y HOUSTON, A. (1980). The application of statistical decision theory to animal behavior. *Journal of Theoretical Biology*, 85: 673-690.
- MEIRI, S., COOPER, N. Y PURVIS, A. (2008). The island rule: made to be broken? *Proceedings of the Royal Society B*, 275: 141-148.
- MIELKE, H. W. (1989). *Patterns of life: biogeography of a changing world*. Boston: Unwin Hyman.
- MILES, D. B., LOSOS, J. B. E IRSCHICK, D. J. (2007). Morphology, performance, and foraging mode. En S. M. REILLY, L. D. MCBRAYER Y D. B. MILES (eds.), *Lizard ecology: the evolutionary consequences of foraging mode* (pp. 49-119). Cambridge: Cambridge University Press.
- MILINSKI, M. (1986). Constraints placed by predators on feeding behaviour. En T. PITCHER (ed.), *The behavior of teleost fishes* (pp. 236-252). London: Croom Helm, Ltd.
- MINISTERIO DE AGRICULTURA, ALIMENTACIÓN Y MEDIO AMBIENTE (2013). *Red Natura 2000* [en línea]. Recuperado el 5 de febrero de 2015, de http://www.magrama.gob.es/es/biodiversidad/temas/espacios-prottegidos/red-natura-2000/rn_espana.aspx



- NOVOSOLOV, M., RAIA, P. Y MEIRI, S. (2013). The island syndrome in lizards. *Global Ecology and Biogeography*, 22: 184-191.
- OATEN, A. (1977). Optimal foraging in patches: a case for stochasticity. *Theoretical Population Biology*, 12: 263-385.
- OLESEN, J. M. Y VALIDO, A. (2003). Lizards as pollinators and seed dispersers: an island phenomenon. *Trends in Ecology and Evolution*, 18: 177-181.
- PÉREZ-MELLADO, V. (1989). Estudio ecológico de la lagartija balear *Podarcis lilfordi* (Günther, 1874) en Menorca. *Revista de Menorca*, 80: 455-511.
- PÉREZ-MELLADO, V. (1998). *Podarcis lilfordi* (Günther, 1874). En A. SALVADOR (ed.), *Reptiles*. Fauna Ibérica, 10 (pp. 272-282). Madrid: Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC.
- PÉREZ-MELLADO, V. (2009). *Les sargantanes de les Balears*. Quaderns de Natura de les Balears. Palma de Mallorca: Documenta Balear.
- PÉREZ-MELLADO, V. Y CASAS, J. L. (1997). Pollination by a lizard on a Mediterranean Island. *Copeia*, 1997: 593-595.
- PÉREZ-MELLADO, V. Y CORTI, C. (1993). Dietary adaptations and herbivory in lacertid lizards of the genus *Podarcis* from western Mediterranean islands (Reptilia: Sauria). *Bonner Zoologische Beiträge*, 44: 193-220.
- PÉREZ-MELLADO, V. Y PÉREZ-CEMBRANOS, A. (en prensa). The lizards from the Balearic Islands. A case study of the insular Mediterranean fauna. En *Herpetofaunas of the Mediterranean Islands*. San Francisco: California Academy of Sciences.



- PÉREZ-MELLADO, V. Y SALVADOR, A. (1988). The Balearic lizard: *Podarcis lilfordi* (Günther, 1874) (Sauria, Lacertidae) of Menorca. *Arquivos do Museo Bocage*, 1: 127-195.
- PÉREZ-MELLADO, V. Y TRAVESET, A. (1999). Relationships between plants and Mediterranean lizards. *Natura Croatica*, 8: 275-285.
- PÉREZ-MELLADO, V., CORTI, C. Y LO CASCIO, P. (1997). Tail autotomy and extinction in Mediterranean lizards. A preliminary study of continental and insular populations. *Journal of Zoology*, 243: 533-541.
- PÉREZ-MELLADO, V., ORTEGA, F., MARTÍN, S., PERERA, A. Y CORTÁZAR, G. (2000). Pollen load and transport by the insular lizard, *Podarcis lilfordi* (Squamata, Lacertidae) in Menorca (Balearic Islands, Spain). *Israel Journal of Zoology*, 46: 193-200.
- PÉREZ-MELLADO, V., RIERA, N., PERERA, A. Y MARTÍN-GARCÍA, S. (2005). The lizard, *Podarcis lilfordi* (Squamata: Lacertidae) as a seed disperser of the Mediterranean plant, *Phillyrea media* (Oleaceae). *Amphibia-Reptilia*, 26: 105-108.
- PÉREZ-MELLADO, V., RIERA, N., HERNÁNDEZ-ESTÉVEZ, J. A., PICCOLO, V. Y POTTER, C. (2007). A complex case of interaction between lizards and plants. The dead horse arum (*Dracunculus muscivorus*) and the Balearic lizard (*Podarcis lilfordi*). En C. CORTI, P. LO CASCIO Y M. BIAGGINI (eds.), *Mainland and insular Lacertid lizards: a Mediterranean perspective* (pp. 133-160). Firenze: Firenze University Press.
- PÉREZ-MELLADO, V., HERNÁNDEZ-ESTÉVEZ, J. A., GARCÍA-DÍEZ, T., TERRASA, B., RAMÓN, M. M., CASTRO, J., PICORNELL, A., MARTÍN-VALLEJO, J. Y BROWN, R. (2008). Population density in *Podarcis*



- lilfordi* (Squamata, Lacertidae), a lizard species endemic to small islets in the Balearic Islands (Spain). *Amphibia-Reptilia*, 29: 49-60.
- PÉREZ-MELLADO, V., GARRIDO, M., ORTEGA, Z., PÉREZ-CEMBRANOS, A. Y MENCÍA, A. (2014). The yellow-legged gull as a predator of lizards in Balearic Islands. *Amphibia-Reptilia*, 35: 207-213.
- PERRY, G. (1999). The evolution of search modes: ecological versus phylogenetic perspectives. *The American Naturalist*, 153: 98-109.
- PERRY, G. (2007). Movement patterns in lizards: measurement, modality, and behavioral correlates. En S. M. REILLY, L. D. MCBRAYER Y D. B. MILES (eds.), *Lizard ecology: the evolutionary consequences of foraging mode* (pp. 13-48). Cambridge: Cambridge University Press
- PERRY, G. Y PIANKA, E. R. (1997). Animal foraging: past, present and future. *Trends in Ecology and Evolution*, 12: 360-364.
- PIANKA, E. R. (1966). Convexity, desert lizards, and spatial heterogeneity. *Ecology*, 47: 1055-1059.
- PIANKA, E. R. (1973). The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4: 53-74.
- PIANKA, E. R. Y VITT, L. J. (2003). *Lizards: Windows to the evolution of diversity*. Berkeley: University of California Press.
- PIANKA, E. R., HUEY, R. B. Y LAWLER, L. R. (1979). Niche segregation in desert lizards. En J. D. HORN, R. D. MITCHELL Y G. R. STAINS (eds.), *Analysis of ecological systems* (pp. 67-115). Columbus: Ohio State University Press.
- PIERCE, G. J. Y OLLASON, J. G. (1987). Eight reasons why optimal foraging theory is a complete waste of time. *Oikos*, 49(1): 111-118.
- PIETRUSZKA, R. D. (1986). Search tactics of desert lizards: how polarized are they? *Animal Behaviour*, 34: 1742-1758.



- PRETUS, J. L., MARQUÉS, R. Y PÉREZ-MELLADO, V. (2004). Holocene sea level rise and range fragmentation of *Podarcis lilfordi* on Minorcan islets: a vicariance scenario reviewed through a mtDNA tree. En V. PÉREZ-MELLADO, N. R. RIERA Y A. PERERA (eds.), *The Biology of Lacertid lizards. Evolutionary and ecological perspectives* (pp. 279-291). Maó: Institut Menorquí d'Estudis.
- PYKE, G. H. (1984). Optimal foraging theory: a critical review. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 15: 523-575.
- REILLY, S. M., MCBRAYER, L. B. Y MILES, D. B. (2007). *Lizard ecology: the evolutionary consequences of foraging mode*. Cambridge: Cambridge University Press.
- RESCORLA, R. A. (1988). Behavioral studies of Pavlovian conditioning. *Annual Review of Neuroscience*, 11: 329-352.
- RIEUCAU, G. Y GIRALDEAU, L.-A. (2009). Persuasive companions can be wrong: the use of misleading social information in nutmeg mannikins. *Behavioral Ecology*, 20: 1217-1222.
- RIEUCAU, G. Y GIRALDEAU, L.-A. (2011). Exploring the costs and benefits of social information use: an appraisal of current experimental evidence. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 366: 949-957.
- RODRÍGUEZ-PÉREZ, J. Y TRAVESET, A. (2010). Seed dispersal effectiveness in a plant-lizard interaction and its consequences for plant regeneration after disperser loss. *Plant Ecology*, 207: 269-280.
- SALVADOR, A. (1986). *Podarcis lilfordi* (Günther, 1874). Balearen Eidechse. En W. BÖHME (ed.), *Handbuch der Amphibien und Reptilien Europas, Echsen III (Podarcis)* (pp. 83-110). Wiesbaden: Aula-Verlag.



- SANDERS, E. (1984). Evidence concerning late survival and extinction of endemic amphibia and reptilia from the Bronze and Iron Age settlement of Torralba d'en Salort (Alaior, Menorca). En H. HEMMER Y J. A. ALCOVER (eds.), *Historia biológica del ferreret* (pp. 123-127). Palma de Mallorca: Editorial Moll.
- SCHMIDT, K. A., DALL, S. R. X. Y VAN GILS, J. A. (2010). The ecology of information: an overview on the ecological significance of making informed decisions. *Oikos*, 119: 304-316.
- SCHOENER, T. W. (1969). Models of optimal size for solitary predators. *The American Naturalist*, 103: 277-313.
- SCHOENER, T. W. (1974). The compression hypothesis and temporal resource partitioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 71: 4169-4172.
- SCHOENER, T. W. (1987). A brief history of Optimal foraging theory. En A. C. KAMIL, J. R. KREBS Y H. R. PULLIAM (eds.), *Foraging behavior* (pp. 5-67). New York: Plenum Press.
- SCHWENK, K. (2000). Feeding in lepidosaurs. En K. SCHWENK (ed.), *Feeding* (pp. 175-291). San Diego: Academic Press.
- SHACKLETON, N. J., BACKMAN, J., ZIMMERMAN, H., KENT, D. V., HALL, M. A., ROBERTS, D. G., SCHNITKER, D., BALDAUF, J. G., DESPRAIRIES, A., HOMRIGHAUSEN, R., HUDDLESTUN, P., KEENE, J. B., KALTENBACK, A. J., KRUMSIEK, K. A. O., MORTON, A. C., MURRAY, J. W. Y WESTBERG-SMITH, J. (1984). Oxygen isotope calibration of the onset of icerafting and history of glaciations in the North Atlantic region. *Nature*, 307: 620-623.
- SIMBERLOFF, D. S. (1974). Equilibrium theory of island biogeography and ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5: 161-182.



- SITIBSA, SERVEI D'INFORMACIÓ TERRITORIAL DE LES ILLES BALEARS (2014). *Infraestructura de dades espacials de les Illes Balears (IDEIB)* [en línea]. Recuperado el 5 de febrero de 2015, de <http://ideib.caib.es/visualitzador/visor.jsp>
- STAMPS, J. A. Y BUECHNER, M. (1985). The territorial defence hypothesis and the ecology of insular vertebrates. *Quarterly Review of Biology*, 60: 155-181.
- STANKOWICH, T. Y BLUMSTEIN, D. T. (2005). Fear in animals: a meta-analysis and review of risk assessment. *Proceedings of the Royal Society B*, 272: 2627-2634.
- STEPHENS, D. W. Y KREBS, J. R. (1986). *Foraging Theory*. Princeton: Princeton University Press.
- TERRASA, B., PÉREZ-MELLADO, V., BROWN, R. P., PICORNELL, A., CASTRO, J. A. Y RAMÓN, M. M. (2009). Foundations for conservation of intraspecific genetic diversity revealed by analysis of phylogeographical structure in the endangered endemic lizard *Podarcis lilfordi*. *Diversity and Distributions*, 15: 207-221.
- TINBERGEN, N. (1953). *Social behavior in animals: with special reference to vertebrates*. London: Methuen.
- TORRES, J. M., SÁNCHEZ, C., RAMÍREZ, M. A., MORALES, M., BÁRCENA, J., FERRER, J., ESPUNA, E., PAGÈS-MANTÉ, A. Y SÁNCHEZ-VIZCAÍNO, J. M. (2001). First field trial of a transmissible recombinant vaccine against mixomatosis and rabbit hemorrhagic disease. *Vaccine*, 19: 4536-4543.
- TRAVESET, A. (1995). Seed dispersal of *Cneorum tricoccon* L. (Cneoraceae) by lizards and mammals in the Balearic Islands. *Acta Oecologica*, 16: 171-178.



- TRAVERSE, A. Y SÁEZ, E. (1997). Pollination of *Euphorbia dendroides* by lizards and insects: spatio-temporal variation in patterns of flower visitation. *Oecologia*, 111: 241-248.
- UNIÓN EUROPEA (2009). Decisión de la Comisión de 12 de diciembre de 2008 por la que se adopta, de conformidad con la Directiva 92/43/CEE del Consejo, una segunda lista actualizada de lugares de importancia comunitaria de la región biogeográfica mediterránea. *Diario Oficial de la Unión Europea*, L 043: 393-465.
- VALONE, T. J. (1989). Group foraging, public information, and patch estimation. *Oikos*, 56: 357-363.
- VALONE, T. J. (1991). Bayesian and prescient assessment: foraging with pre-harvest information. *Animal Behaviour*, 41: 569-577.
- VALONE, T. J. (2006). Are animals capable of Bayesian updating? An empirical review. *Oikos*, 112: 252-259.
- VALONE, T. J. Y BROWN, J. S. (1989). Measuring patch assessment of desert granivores. *Ecology*, 70: 1800-1810.
- VALONE, T. J. Y TEMPLETON, J. J. (2002). Public information for the assessment of quality: a widespread phenomenon. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 357: 1549-1557.
- VAN DAMME, R. (1999). Evolution of herbivory in lacertid lizards: effects of insularity and body size. *Journal of Herpetology*, 33: 663-674.
- VAN VALEN, L. (1973). Patterns and the balance of nature. *Evolutionary Theory*, 1:31-49.
- VARIOS AUTORES (2004). *Plan de Ordenación de Recursos Naturales de la Isla del Aire*. Documento inédito.



- VITT, L. J., PIANKA, E. R., COOPER, W. E. JR. Y SCHWENK, K. (2003). History and the global ecology of squamate reptiles. *The American Naturalist*, 162: 44-60.
- WALLACE, A. R. (1880). *Island life or The phenomena and causes of insular faunas and flora, including a revision and attempted solution of the problem of geological climates*. London: Macmillan & Co.
- WHITTAKER, R. J., FERNÁNDEZ-PALACIOS, J. M. (2007). *Island biogeography: Ecology, evolution, and conservation* (2^a ed.). Oxford: Oxford University Press.
- WILKINSON, A., KUENSTNER, K., MUELLER, J. Y HUBER, L. (2010). Social learning in a non-social reptile (*Geochelone carbonaria*). *Biology Letters*, 6: 614-616.
- YDENBERG, R. C. Y DILL, L. M. (1986). The economics of fleeing from predators. *Advances in the Study of Behavior*, 16: 229-249.
- YDENBERG, R. C., BROWN, J. S. Y STEPHENS, D. W. (2007). Foraging: an overview. En D. W. STEPHENS, J. S. BROWN Y R. C. YDENBERG (eds.), *Foraging: behavior and ecology* (pp.1-28). Chicago: The University of Chicago Press.
- ZENTALL, T. R. (2006). Imitation: definitions, evidence, and mechanisms. *Animal Cognition*, 9: 335-353.



