

**UNIVERSIDAD DE LA LAGUNA**

**«Ecología de la dispersión de semillas por los lagartos  
endémicos canarios (g. *Gallotia*, Lacertidae)»**

**Autor: Alfredo Valido Amador**

**Departamento de Biología Animal (Zoología)**

## AGRADECIMIENTOS

En primer lugar quiero agradecer a Pedro Jordano y Manuel Nogales "Pelucho" que aceptaran dirigir esta Tesis Doctoral aún sin disponer de una subvención para su realización, lo cual implicaba que su finalización estuviese siempre rodeada de una gran incertidumbre ("y vacío en el estómago", como diría mi amigo Juan Sánchez). Pedro Jordano siempre estuvo ahí (ya sea detrás del teléfono o del e-mail) para orientarme, solucionar mis dudas metodológicas y analíticas a la vez que me daba ánimos para seguir con mis ideas sobre saurocoria. Éste junto con "Pelucho", realizaron una lectura crítica al manuscrito inicial aportando correcciones que mejoraron sustancialmente su contenido y presentación final.

Durante el trabajo de campo (realizado principalmente durante los veranos del período 1993-1996) conté con la ayuda de muchos amigos que "sacrificaron" parte de su tiempo vacacional para "echar una mano" en la obtención de datos.

En la Parte I de la memoria, Félix Medina "Feluco" y "Pelucho" ayudaron en la recolección de excrementos y en el seguimiento de la fenología de fructificación en el Bco. Las Cuevas (Teno Bajo). Luisa Hernández y Manuel Valido "Pololo", colaboraron durante el seguimiento diario realizado a los lagartos mantenidos en cautividad. "Feluco" recolectó los excrementos y capturó (con ayuda de sus primos) los lagartos en el Valle de Tetir (Fuerteventura). Juan Carlos Sánchez me cedió los ejemplares de Teno Bajo sacrificados en sus experiencias de ecotoxicología (Universidad de Siena). De igual manera, fueron aprovechados ejemplares de lagartos utilizados por alumnos en las prácticas de Zoología (2º curso de Biología). Lucia Salomone dibujó las mandíbulas de los lagartos y Manuel Arechavaleta ayudó en su edición. M<sup>a</sup> José Bethencourt y Jaime Urioste aportaron los grillos y larvas de escarabajos necesarios para mantener una dieta omnívora en los ejemplares mantenidos en cautividad. Francisco Valdés realizó las pruebas de viabilidad de las semillas. Pedro Oromí y Paco Laroche me ayudaron en la identificación de algunos restos de artrópodos aparecidos en los excrementos. Wolfredo Wildpret y, sobre todo, Octavio Rodríguez, resolvieron mis dudas sobre nomenclatura, distribución y tipos de frutos de algunas de las plantas canarias. Efraín Hernández y Agustín Díaz me brindaron la oportunidad de conocer las poblaciones de *Kunkeliella subsucculenta* y *K. retamoides*, respectivamente. El personal del Servicio Electrónico de la Universidad de La Laguna realizó los arreglos necesarios para adecuar el cuarto de experimentación utilizado en las pruebas sobre el tiempo de tránsito por el tracto digestivo.

Durante la obtención de datos de "casi todo" lo que estaba ocurriendo entre aves, lagartos y balos (Parte II), conté con la estimable ayuda en el campo de Juan Domingo Delgado "Juando", Luisa Hernández, Mercedes López, "Feluco" y "Pelucho". También se acercaron a "echar una mano": Guillermo Delgado, Cristina González, Jesús Hernández, Miguel Ángel Hernández, Ángel Moreno, Roberto Montero, Natacha Aguilar, Juan José Ramos, y a descansar de sus juergas nocturnas en La Laguna, el Canelo. El Sr. D. Jesús Vega nos permitió hacer parte de estos estudios en su propiedad (Teno Bajo).

En la Parte III, "Pelucho" y Lucia Salomone me acompañaron a algunas localidades utilizadas para recolectar frutos de Orijama y excrementos de lagartos. "Pelucho" me ayudó a medir los frutos y semillas de orijamas bajo la atenta mirada de "Pololo" (preocupado por nuestra salud mental). Marcos Báez aportó ejemplares de lagartos de Gran Canaria y de La Gomera para la obtención de datos biométricos así como algunas referencias bibliográficas de interés. Gloria y Luis González participaron en la revisión de las bandejas de germinación. Nicolás Vega participó en la captura de algunos ejemplares de lagartos en Gran Canaria, sufriendo para ello algunas mordidas por parte de ejemplares de considerable tamaño. También tengo que agradecer la colaboración de J. Cabot para obtener datos biométricos de *Gallotia* spp. en la colección de vertebrados de la

Estación Biológica de Doñana (Sevilla). José M<sup>a</sup> Gómez "Rocka", Anna Traveset y Regino Zamora me enseñaron diferentes poblaciones de *Cneorum tricoccon* en la costa de Granada y en las Islas Baleares, dándome la oportunidad de tener una visión más global de esta interacción además de permitirme discutir con ellos algunos aspectos de este estudio. Información de esta Cneoracea en Cuba fue cedida amablemente por Lourdes Rodríguez-Eschettino. M<sup>a</sup> del Carmen del Arco, Cecilia González y Francisco Mederos aportaron información de interés sobre la presencia de restos vegetales de Orijama en yacimientos aborígenes canarios. Efraín Hernández y Jaime de Urioste aportaron datos inéditos sobre la biometría de *G. intermedia*. Vicente Quilis ayudó en la elaboración de los mapas de las Figuras III.1 y III.2. Jacinto Barquín identificó las hormigas y Jens Olesen me cedió información inédita de las tasas de visitas de polinizadores a las orijamas.

Diversas personas aportaron información valiosa sobre la distribución de la Orijama en La Palma y El Hierro, confirmando su ausencia actual: Eduardo Barquín, Rafael García, Gunther Kunkel, Francisco Laroche, Ricardo Mesa, Pedro Luis Pérez de Paz, Alfonso Quintero, Octavio Rodríguez, Arnoldo Santos, Per Sunding y Volker Voggenreiter entre otros.

Mi paso por la Estación Biogeológica "El Ventorrillo" y el Museo Nacional de Ciencias Naturales en Madrid, la Estación Biológica de Doñana en Sevilla y la Estación Biológica de Roblehondo en Jaén, me ayudó a buscar ese ansiado "hilo conductor" para centrar el tema de la tesis y recopilar abundante bibliografía. Luis M<sup>a</sup> Carrascal y Pedro Jordano hicieron posible que estas breves estancias fuesen de gran utilidad.

Francisco Bozinovic\* (Universidad Católica de Chile), Luis M<sup>a</sup> Carrascal\* (CSIC, Madrid), Max Debussche\* (CNRS, Montpellier, Francia), Mario Díaz\* (Universidad de La Laguna), Dennis O'Dowd\* (Universidad de Monash, Australia), Marcelino Fuentes\* (Universidad de Santiago), Douglas Levey\*\* (Universidad de Florida, USA), Donald B. Miles\* (Universidad de Ohio, USA), Rex Sallabanks\*\* (Universidad de Oregon, USA) y Anna Traveset\* (CSIC, Baleares) realizaron valiosas aportaciones en algunos aspectos de la información presentada en la primera (\*) y segunda parte (\*\*) de esta memoria. A Dolph Schluter, le agradezco que haya puesto a libre disposición el software para realizar las regresiones no paramétricas *cubic splines*, una manera vistosa de plasmar la selección natural.

Marcelino Fuentes me cedió bibliografía de interés en este fascinante campo de investigación en las relaciones mutualistas. En la edición final de la memoria conté con la ayuda de Manuel Arechavaleta, M<sup>a</sup> Nieves Zurita "Meme", Roberto Montero y M<sup>a</sup> Jesús Ortega "Susi". Jesús Falcón me ayudó en la edición de las láminas de las fotos y Fernando Vizcaino me guió en el laberinto burocrático "que hay que pasar" para culminar una tesis doctoral.

Durante la realización del trabajo de campo de la segunda parte de la memoria, conté con una ayuda económica "muy parcial" que nos permitió alquilar un piso durante algunos de los meses que duró el trabajo de campo, sufragar los gastos del material utilizado (plásticos, mallas, bandejas, etc.) y en menor medida el combustible empleado. Posiblemente sin esta ayuda económica (exactamente 269.000 ptas.).....también se hubiera realizado el estudio de esta parte de la memoria, teniendo en cuenta lo irrisoria de la cantidad cedida por la Dirección General de Universidades e Investigación del Gobierno de Canarias (93/150), pero sobre todo, por la tenacidad del equipo humano que se dejó la piel en el barranco. ¡Doy fe de ello, aún siendo parte implicada! El equipo utilizado en las experiencias de laboratorio (termostato, fluorescentes y el temporizador) fue también adquirido con fondos de este miniproyecto de investigación.

Durante la redacción de la presente memoria conté con una ayuda económica "involuntaria" del INEM, que me permitió durante siete meses tener una conexión "casi virtual" entre alguna parte de mi cerebro, el ordenador y muchas separatas, sin interferencias con el alumnado de Secundaria.

La labor investigadora de Carlos Herrera y Pedro Jordano en el fascinante campo del

mutualismo ha sido crucial a la hora de plantear los objetivos de este estudio. Eso sí, salvando las grandes distancias conceptuales, metodológicas, analíticas y de síntesis que nos separan.

A todos ellos, mi más sincero agradecimiento.

**A mis padres**

**What do we need to know from ecology to explain evolution, and we  
need to know from evolution to understand ecology?**

**Douglas Joel Futuyma (1970)**

**Nothing in biology makes sense except in the light of evolution**

**Theodosius Dobzhansky (1973)**

## ÍNDICE

Introducción general .....	1
----------------------------	---

### Parte I

#### Patrones de frugivoría en los lagartos endémicos de Canarias (g. Gallotia, Lacertidae)

Resumen .....	13
Introducción .....	15
Antecedentes .....	20
Áreas de estudio .....	25

#### Sección I.1

##### Variabilidad espacial y temporal en la dieta frugívora de *G. galloti* en Tenerife

Métodos .....	31
Análisis de la dieta .....	31
Cobertura de vegetación .....	33
Caracterización de los frutos .....	33
Fenología de maduración y disponibilidad de frutos .....	33
Tratamiento digestivo .....	34
Análisis de datos .....	36
Resultados .....	37
Variabilidad espacial de la dieta .....	37
Uso de frutos .....	40
Variabilidad temporal de la dieta .....	43
Tratamiento digestivo .....	50

#### Sección I.2

##### Adaptaciones digestivas de los lagartos canarios (g. *Gallotia*) a una dieta herbívora

Métodos .....	55
Análisis de datos .....	57
Resultados .....	59
Composición y variación espacial de la dieta .....	59

Características morfológicas y anatómicas .....	62
Características fisiológicas .....	66
Discusión .....	69
Variabilidad espacial de la dieta frugívora .....	70
Variabilidad temporal de la dieta frugívora de <i>G. galloti</i> .....	73
Tratamiento digestivo .....	76
Variaciones morfológicas y anatómicas .....	78
Variaciones fisiológicas .....	83
Bibliografía .....	85

## Parte II

### Interacciones ecológicas mutualistas entre aves y lagartos con el Balo (*Plocama pendula*, Rubiaceae)

Resumen .....	103
Introducción .....	105
Historia natural del sistema .....	112

## Sección II.1

### Variabilidad en las tasas de visita de aves y lagartos

Métodos .....	117
Observaciones de aves .....	117
Observaciones de lagartos .....	118
Características de los frutos .....	119
Características de los arbustos .....	120
Características del entorno de las plantas estudiadas .....	121
Análisis de datos .....	122
Resultados .....	125
Tasas de visita de aves .....	125
Tasas de visita de lagartos .....	127
Características de las plantas .....	128
Características del entorno próximo de las plantas .....	133
Tasa de consumo de frutos por las aves .....	135
Características de las plantas y preferencias de las aves .....	137

Variables seleccionadas por lagartos y aves. Análisis comparativo .....	139
---	-----

## Sección II.2

### Análisis comparativo del papel de aves y lagartos en las diferentes fases del reclutamiento del Balo

Métodos .....	145
Cuantificación del consumo de frutos .....	145
Tratamiento digestivo .....	150
Abundancias relativas de aves y lagartos .....	151
Uso del espacio .....	152
Distribución de las semillas tras la dispersión .....	154
Germinación y establecimiento de plántulas en diferentes microhábitats ....	155
Patrones en la distribución de plantas adultas en el hábitat .....	156
Análisis de datos .....	159
Resultados .....	161
Niveles de remoción de frutos .....	161
Tratamiento digestivo .....	164
Abundancia relativa de aves y lagartos .....	165
Uso del espacio .....	168
Patrón espacial y temporal en la deposición de las semillas dispersadas ...	170
Germinación y establecimiento de plántulas en diferentes microhábitats ....	176
Patrón en la distribución de plantas adultas en el hábitat .....	178
Discusión .....	180
Efectividad cuantitativa .....	181
Abundancia relativa .....	181
Frecuencia de visita .....	183
Niveles de consumo de frutos .....	187
Efectividad cualitativa .....	190
Tratamiento digestivo .....	190
Uso del espacio y patrón en la deposición de semillas .....	192
Germinación y establecimiento de plántulas en diferentes microhábitats ....	193
Distribución y supervivencia de plantas adultas .....	194
Efectividad en la dispersión y congruencia entre las diferentes fases .....	195
Bibliografía .....	199

### Parte III

#### Evolución de una interacción mutualista saurócora en las Islas Canarias: variabilidad, selección fenotípica y evolución del tamaño y la forma de los frutos en la Orijama (*Neochamaelea pulverulenta*, Cneoraceae)

Resumen .....	215
Introducción .....	217
Historia natural del sistema .....	223
Lagartos canarios (g. <i>Gallotia</i> ) .....	223
Orijama ( <i>Neochamaelea pulverulenta</i> ) .....	228
Áreas de estudio .....	231
Métodos .....	234
Selección de las localidades .....	234
Obtención de los datos .....	235
Pruebas de germinación .....	238
Análisis de datos .....	240

#### Sección III.1

##### Variabilidad fenotípica y fuentes de variación en el diseño de los frutos de *Neochamaelea pulverulenta* (Cneoraceae)

Resultados .....	247
Biometría de las plantas y tamaños de las cosechas .....	247
Variabilidad fenotípica en el tamaño de los cocos y semillas .....	249
Diferencias inter e intransinsulares .....	252
Fuentes de variación en el diámetro de la semilla .....	254
Implicaciones del diámetro de la semilla en la germinación .....	260
Variabilidad fenotípica de la forma de la semilla .....	261

#### Sección III.2

##### Selección fenotípica sobre el tamaño de los frutos de *Neochamaelea* *pulverulenta* (Cneoraceae) por los lagartos omnívoros canarios (*Gallotia* spp.)

Resultados .....	265
------------------	-----

Variaciones interinsulares en la biometría de los lagartos .....	265
Diferencias inainsulares en la talla de los lagartos .....	266
Patrones de selección de tamaños de frutos y dispersión de semillas .....	267
Efecto del tratamiento digestivo en la germinación de las semillas .....	279
Discusión .....	281
Evidencias biométricas en el tamaño de las semillas .....	282
Evidencias morfométricas de las semillas .....	284
Evidencias biométricas en el tamaño de los lagartos .....	285
Evidencias ecológicas: patrones de selección fenotípica .....	286
Evidencias biogeográficas .....	290
Evidencias evolutivas: evolución de la interacción mutualista Gallotia- Neochamaelea .....	292
Conclusiones .....	300
Bibliografía .....	301
Conclusiones generales .....	313

# **Introducción**

---

## INTRODUCCIÓN GENERAL

Aunque ya BUFFON (s. XVIII) señaló la importancia de los vertebrados en la dispersión de semillas en medios forestales (cf. DELÉAGE 1993) y RIDLEY (1930) elaboró una magnífica recopilación de ejemplos en diversas partes del mundo, no es hasta hace unas tres décadas (desde la publicación del libro *Seed dispersal mechanisms* por LEENDERT VAN DER PIJL en 1969 y reeditado en 1982), cuando los estudios de las interacciones entre las plantas y los vertebrados frugívoros no han adquirido una importancia destacada (véase las abundantes referencias expuestas en: HOWE & SMALLWOOD 1982, JANZEN 1983, ESTRADA & FLEMING 1986, MURRAY 1986, FENNER 1992, FLEMING & ESTRADA 1993, HERRERA 1995). Este interés se ha manifestado tanto porque los animales son esenciales en el ciclo reproductivo de las plantas con frutos carnosos (enfoque ecológico), como por la naturaleza mutualista de la relación (enfoque evolutivo) (HERRERA 1995).

Estas relaciones bióticas participan en procesos tales como la regeneración natural de la vegetación (aumento de la probabilidad de que una semilla sea depositada en lugares favorables para su germinación y para el establecimiento de las plántulas), la formación de nuevas especies (aumenta la probabilidad de flujo génico en- y entre- poblaciones), la dinámica biogeográfica (colonización de nuevas áreas) y, en definitiva, el propio funcionamiento del ecosistema (HOWE & SMALLWOOD 1982, ESTRADA & FLEMING 1986).

Una de las conclusiones generales aportadas por los estudios realizados en los últimos 30 años es que, aún existiendo ejemplos de sistemas altamente eficientes en la dispersión de semillas, éstos no evidencian ajustes evolutivos mutuos entre los participantes (véase la revisión de HERRERA [1995], para el caso concreto de especies presentes en el área mediterránea). Esta falta de ajustes viene dada por la baja especificidad de las interacciones además de efectos filogenéticos, históricos y por la presencia de importantes factores que ocurren en las fases previas a la diseminación que limitan, en su conjunto, el potencial de respuesta evolutiva (p.ej. WHEELWRIGHT & ORIANI 1982, JORDANO 1987, HERRERA 1992a y b, HERRERA 1995, JORDANO 1995). Un aspecto importante a considerar es que estos estudios se han desarrollado en sistemas continentales relativamente complejos, en donde los vertebrados implicados (principalmente aves y mamíferos) además son considerados anacrónicos con respecto a las especies vegetales con las que interaccionan (JANZEN & MARTIN 1982, HERRERA 1986). En cambio, se ha señalado que los reptiles sí pudieron haber presentado un papel ecológico y evolutivo importante durante la diversificación

---

inicial de las angiospermas (p.ej. TIFFNEY 1984 y 1986, FLEMING & LIPS 1991, WING & TIFFNEY 1992).

Una forma de acercarnos a conocer el grado de ajuste ecológico y evolutivo que pudieron haber experimentado estas relaciones entre plantas y reptiles consiste en estudiar sistemas biológicos que, en cierto modo, salvaguarden ciertas peculiaridades de estas paleointeracciones.

Los medios insulares oceánicos (p. ej. islas Canarias) constituyen laboratorios naturales ideales para desarrollar este tipo de estudios por las siguientes razones:

- presentan sistemas ecológicos con interacciones bióticas relativamente simples, relacionadas con el menor número de especies presentes,
- albergan especies de plantas y vertebrados (p.ej. reptiles) que presentan una gran antigüedad filogenética (paleoendemismos de carácter relíctico) y,
- poseen ejemplos de extinciones que son útiles para evaluar las consecuencias de la pérdida de especies dispersoras de semillas en la conservación de la biodiversidad en las islas oceánicas.

El objetivo principal de la presente memoria ha sido aprovechar estas tres peculiaridades de los sistemas naturales de las islas Canarias para determinar la consistencia de las conclusiones obtenidas en medios continentales, al estudiar las características básicas de la interacción mutualista entre los lagartos y las plantas endémicas de Canarias. El análisis de la saurocoria se ha desarrollado en tres niveles de aproximación que difieren en el grado de profundidad tratado, pero estrechamente relacionados entre sí. Éstos son los siguientes:

Nivel I.- Patrones de frugivoría en lagartos. Documenta aspectos básicos de la historia natural del sistema tratado como es la variabilidad espacial y temporal de la importancia de los frutos carnosos en la dieta de los lagartos, las características morfológicas, anatómicas y fisiológicas que permiten a los lagartos el consumo de materia vegetal (en sentido amplio) y, la repercusión sobre la germinación y viabilidad de las semillas. Estos aspectos más generales son fundamentales para poder articular los siguientes niveles (de naturaleza más específica) en un contexto global.

Nivel II.- Interacciones ecológicas. Analiza las relaciones planta-animal desde el punto de vista

---

demográfico en una escala de tiempo ecológico teniendo en cuenta todos los aspectos bióticos y abióticos involucrados (ya sea directa o indirectamente) en la dispersión de semillas por lagartos y aves. El objetivo fundamental de este apartado es analizar la efectividad cuantitativa (número de semillas dispersadas) y cualitativa (probabilidad de que una semilla dispersada dé lugar a un nuevo individuo reproductivo) de los lagartos en la dispersión de semillas en comparación con otro grupo de dispersores de semillas (aves).

Nivel III.- Interacciones evolutivas. Examina las implicaciones en un contexto evolutivo (ecología evolutiva) de los fenómenos biológicos que ocurren en una escala de tiempo ecológico. Bajo esta perspectiva estudiamos el signo y magnitud del patrón de selección fenotípica mostrado por los lagartos (agentes mutualistas obligatorios desde la perspectiva de la planta) sobre el diseño (tamaño y forma) de los frutos. El objetivo es mostrar el papel que han desempeñado los lagartos canarios en la evolución de estos caracteres en una interacción caracterizada por una alta especificidad y un amplio período de tiempo de actuación.

Estos niveles de aproximación se han desarrollado de forma independiente en cada una de las partes en las que se ha dividido la presente memoria:

Parte I: Patrones de frugivoría en lagartos.

Parte II: Interacciones ecológicas: *Plocama pendula*.

Parte III: Interacciones evolutivas: *Neochamaelea pulverulenta*.

Teniendo en cuenta el enfoque peculiar de cada parte, en la que cada una de ellas tiene una entidad conceptual propia y, que tanto la escala de estudio como las especies vegetales implicadas varían, se ha considerado oportuno estructurarlas de forma independiente. Por ello, cada parte consta de una amplia introducción, donde se citan los objetivos concretos planteados en cada caso, el estado de conocimiento actual y de los apartados específicos de la descripción del área de estudio, métodos, análisis de datos, resultados, discusión y bibliografía.

---

## BIBLIOGRAFÍA

- DELÉAGE, J.P. (1993). *Historia de la Ecología. Una ciencia del hombre y la naturaleza*. (2ª edición). Icaria, Barcelona 364 pp.
- ESTRADA, A. & T.H. FLEMING (1986). *Frugivores and seed dispersal*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, The Netherlands, 329 pp.
- FENNER, M. (1992). *Seeds. The ecology of regeneration in plant communities*. Commonwealth Agricultural Bureau International, Wallingford, UK, 373 pp.
- FLEMING, T.H. & K.R. LIPS (1991). Angiosperm endozoochory: were Pterosaurs Cretaceous seed dispersers? *American Naturalist*, 138: 1058-1065.
- FLEMING, T.H. & A. ESTRADA (1993). *Frugivores and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects*. Kluwer Academic Publisher, Dordrecht, the Netherlands, 392 pp.
- HERRERA, C.M. (1986). Vertebrate-dispersed plants: Why they don't behave the way they should? En: ESTRADA, A. & T.H. FLEMING (eds.), *Frugivores and seed dispersal*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, The Netherlands, 5-18.
- HERRERA, C.M. (1992a). Historical effects and sorting processes as explanations for contemporary ecological patterns: character syndromes in Mediterranean woody plants. *American Naturalist*, 140: 421-446.
- HERRERA, C.M. (1992b). Interspecific variation in fruit shape: allometry, phylogeny, and adaptation to dispersal agents. *Ecology*, 73: 1832-1841.
- HERRERA, C.M. (1995). Plant-vertebrate seed dispersal systems in the Mediterranean: ecological, evolutionary, and historical determinants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 26: 705-727.
- HOWE, H.F. & J. SMALLWOOD (1982). Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13: 201-228.
- JANZEN, D.H. (1983). Dispersal of seeds by vertebrate guts. En: FUTUYMA, D. & M. SLATKIN (eds.), *Coevolution*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, 232-262 pp.
- JANZEN, D.H. & P.S. MARTIN (1982). Neotropical anachronisms: The fruits the Gomphotheres ate. *Science*, 215: 19-27.
- JORDANO, P. (1987). Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence, asymmetries, and coevolution. *American Naturalist*, 129: 657-677.
- JORDANO, P. (1995). Angiosperm fleshy fruits and seed dispersers: a comparative analysis of adaptation and constraints in plant-animal interactions. *American Naturalist*, 145: 163-191.
- MURRAY, D. (1986). *Seed dispersal*. Academic Press, Harcourt Brace Jovanovich, Publishers, Sydney, 322 pp.
- RIDLEY, H.N. (1930). *The dispersal of plants throughout the world*. L. Reeve & Co., Ltd. 744 pp.
- TIFFNEY, B.H. (1984). Seed size, dispersal syndromes, and the rise of the angiosperms: evidence and hypothesis. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 71: 551-576.
- TIFFNEY, B.H. (1986). Evolution of seed dispersal syndromes according to the fossil record. En: MURRAY, D.R. (ed.), *Seed dispersal*. Academic Press. Sydney, Australia, 273-305.
- VAN DER PIJL, L. (1982). *Principles of dispersal in higher plants*. (3ª edición). Springer-Verlag, Berlín, Alemania, 215 pp.
- WHEELWRIGHT, N.T. & G.H. ORIANI (1982). Seed dispersal by animals: contrasts with pollen dispersal, problems of terminology, and constraints on coevolution. *American Naturalist*, 119: 402-413.
- WING, S.L. & B.H. TIFFNEY (1992). Interactions of angiosperms and herbivorous tetrapods through time. En: FRIIS, E.M., W.G. CHALONER & P.R. CRANE (eds.), *The origins of angiosperms*

---

*and their biological consequences.* Cambridge University Press, Malta, 203-224.

**Parte I**  
**Patrones de frugivoría en los lagartos endémicos**  
**de Canarias (g. *gallotia*, lacertidae)**



*Myrica faya*



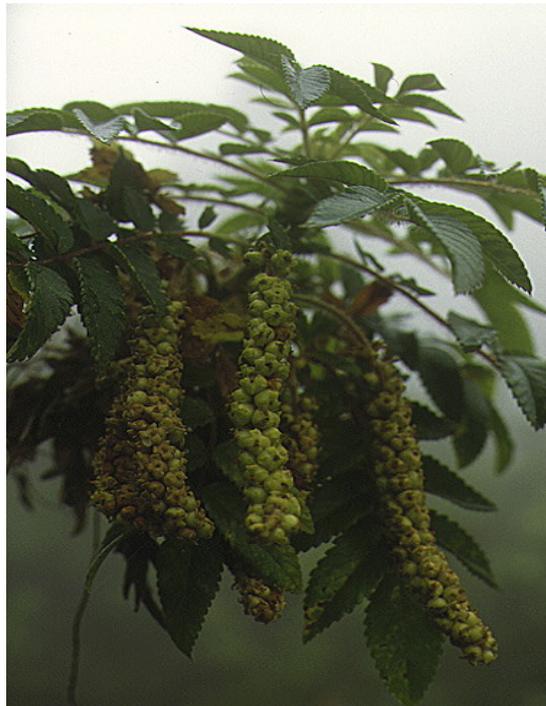
*Kunkeliella retamoides*



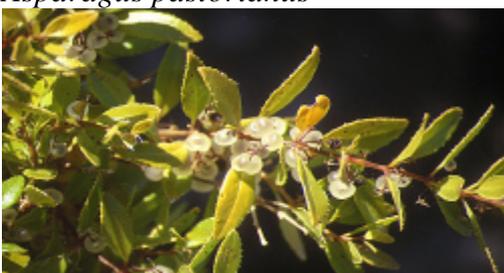
*Juniperus cedrus canariensis*



*Asparagus pastorianus*



*Bencomia caudata*



*Rubia fruticosa fruticosa*



*Rhamnus crenulata*



*Asparagus arborescens*



*Arbutus canariensis*



*Tamus edulis*



*Solanum vespertilio*



*Visnea mocanera*



*Juniperus turbinata canariensis*



*Dracunculus canariensis*

## RESUMEN

En esta primera parte de la memoria se aportan datos sobre la importancia espacial y temporal del componente vegetal (principalmente frutos carnosos) en la dieta de los lagartos de Tenerife (*Gallotia galloti*), la trascendencia de éstos como agentes en la dispersión de semillas, así como las modificaciones morfológicas y fisiológicas presentes en el tracto digestivo al compararlos con otra especie de lagarto caracterizado por una dieta más insectívora (*Gallotia atlantica* en Fuerteventura).

La variabilidad temporal de la dieta fue estudiada en una zona de tabaibal-cardonal (Bco. Las Cuevas; Teno Bajo) a lo largo de un año (octubre de 1993-septiembre de 1994). En este período se recolectaron 50 excrementos recientes de lagartos cada quince días a la vez que se estudió la fenología de fructificación de las especies vegetales con frutos carnosos presentes en el área de estudio. En cambio, la variabilidad espacial fue analizada en dos localidades representativas de cada una de las principales formaciones vegetales presentes en la isla de Tenerife: tabaibal-cardonal (en Teno Bajo y el Malpaís de la Punta de Rasca), bosque termófilo (en Los Silos y el Sabinar de Afur), monte-verde (en el Monte del Agua y el Monte de Las Mercedes), pinar (en Vilaflor y La Esperanza) y en el retamar de cumbre (en Izaña y Cañada Blanca). El estudio de las adaptaciones morfológicas y fisiológicas en función del tipo de dieta fue analizado atendiendo a dos niveles de aproximación distintos: entre especies (*Gallotia galloti* en Tenerife y *Gallotia atlantica* en Fuerteventura) y para una misma especie (considerando 2 poblaciones de *Gallotia galloti* en Tenerife que difieren en la proporción de materia vegetal en su dieta: Izaña y Teno Bajo).

Los resultados obtenidos indican que los hábitats presentes en las zonas bajas de las islas (tabaibal-cardonal y bosque termófilo) se caracterizaron por ser las zonas en las que mayor importancia presentan los frutos en la dieta de *Gallotia galloti* (7 y 12 especies, respectivamente), mientras que los lagartos que habitan las zonas de monte-verde consumieron un menor número (3 especies). Los casos más extremos se encuentran en los lagartos de las zonas de pinar y retamar de cumbre en los que sólo 2 y 1 especie (respectivamente) formaron parte de la dieta.

Las especies más frecuentes en cada hábitat son: *Opuntia dillenii*, *Plocama pendula* y *Asparagus arborescens* (tabaibal-cardonal), *Jasminum odoratissimum*, *Juniperus turbinata* y *Rhamnus crenulata* (bosque termófilo), *Myrica faya* y *Rubus ulmifolius* (monte-verde) y *Rubia fruticosa* en el pinar. En las zonas seleccionadas en la alta montaña únicamente se detectaron semillas de *Spartocytisus supranubius*. Los lagartos que habitan las zonas de monte-verde, pinares y retamar de cumbre presentaron una dieta caracterizada por una mayor contribución de invertebrados (56,6%, 52,7% y 64,6% en frecuencia de aparición, respectivamente), siendo los lagartos de las zonas bajas (tabaibal-cardonal y bosque termófilo) menos insectívoros (21,7% y 15,6%, respectivamente). Los lagartos consumen los frutos y dispersan las semillas de un total de 51 especies de plantas vasculares con frutos carnosos.

Con respecto a la variabilidad temporal, *Gallotia galloti* (en Teno Bajo) es una especie eminentemente omnívora a lo largo de todo el año (el porcentaje medio en volumen de materia vegetal en los excrementos fue del 61,1%).

La importancia del componente vegetal (básicamente frutos carnosos) muestra variaciones temporales significativas a lo largo de este ciclo anual (desde un 23,1% en enero hasta un 79,3% en abril), presentando los excrementos recolectados en los meses de diciembre y enero una contribución mayoritaria de invertebrados (>73% en volumen) al compararla con el resto de los meses. Los grupos animales más frecuentes fueron las hormigas (21,4% en frecuencia de aparición) y los escarabajos (12,1%), contribuyendo ambos grupos faunísticos en un 91,2% del total de invertebrados detectados en los excrementos.

De la totalidad de las 4.710 semillas contabilizadas en este período anual en los

excrementos analizados (n= 1.120), el 49,8% correspondió a *Rubia fruticosa* y el 28,3% a *Plocama pendula*. Le siguen en orden de abundancia las semillas de *Lycium intricatum* (9,7%), *Withania aristata* (5,6%), *Opuntia dillenii* (4,7%) y *Neochamaelea pulverulenta* (0,5%). Aún habiendo un solapamiento en la fenología de fructificación de las especies vegetales presentes en el área de estudio, un porcentaje mayoritario (83,7%) de los excrementos contenían tan sólo semillas de una única especie vegetal. Con respecto al efecto del tratamiento digestivo sobre las semillas, tan sólo el 3,4% de las semillas de *Plocama pendula*, 1,8% de *Rubia fruticosa*, 9,9% de *Opuntia dillenii*, 4,9% de *Withania aristata* y 0,4% de *Lycium intricatum* presentaban algún tipo de daño externo. Las pruebas de germinación indican que las semillas de *Neochamaelea pulverulenta* y *Rubia fruticosa* que pasaron por el tracto digestivo de los lagartos germinaron en menor porcentaje que las utilizadas como "Control" (recolectada en las plantas). Lo contrario fue observado en *Withania aristata* y no se observó ningún cambio significativo en el resto de las especies analizadas.

Con respecto al estudio de las variaciones anatómicas y fisiológicas, se observan diferencias relacionadas con el tamaño de los lagartos. De hecho, si se elimina este efecto alométrico (por medio de análisis de residuos), no se detectan diferencias en ninguna de las variables analizadas (longitud del intestino, peso del estómago, peso del hígado, número de dientes y cúspides por hemimandíbula y tiempo de tránsito por el tracto digestivo -TT-), aún habiendo una clara diferencia en la dieta de estas poblaciones. Los lagartos de Teno Bajo (Tenerife), presentaron una dieta caracterizada por una importante contribución de materia vegetal (principalmente frutos), significativamente superior (78,8% de materia vegetal en los excrementos) que la población presente en el retamar de cumbre de Izaña (Tenerife) y que *Gallotia atlantica* en Tetir (Fuerteventura), caracterizadas por una dieta básicamente insectívora (con valores inferiores al 30% de materia vegetal en ambos casos). Sin embargo, la velocidad de tránsito por el tracto digestivo (Longitud hocico-cloaca/TT), sí mostró diferencias entre los lagartos de Teno (más lento) Bajo y Tetir (mayor velocidad de paso), pero no entre Tetir-Izaña y Teno Bajo-Izaña.

Atendiendo a estos resultados, no se detecta ningún tipo de especialización del tracto digestivo a lo largo de un gradiente continuo que va desde dietas omnívoras básicamente herbívoras hasta dietas omnívoras básicamente insectívoras. Únicamente el tipo de dientes (bicúspides en *Gallotia atlantica* y tricúspides en *Gallotia galloti*), y la velocidad de tránsito por el tubo digestivo mostraron cambios relacionados con la dieta a niveles interespecíficos. Esta falta de especialización en la mayoría de los caracteres examinados debe estar condicionada por la gran variabilidad espacial y temporal que muestran los lagartos canarios en su dieta, relacionado en gran medida con fuertes variaciones locales y temporales de la disponibilidad de recursos tróficos. Por último, la importancia de éstos como diseminadores está relacionado con su tamaño corporal. Únicamente en aquellas situaciones donde los lagartos han podido evolucionar hacia tallas mayores (posiblemente en relación con las condiciones climatológicas locales), podrán utilizar (de forma eficiente) la materia vegetal como recurso trófico al presentar un mayor tiempo de tránsito por el tubo digestivo (relacionado con el mayor tamaño del intestino) y posibilidad de triturar mejor el tejido vegetal (mayor número de dientes y cúspides). Estas características permitirán a los lagartos canarios interactuar, de forma mutualista, con las plantas con frutos carnosos presentes en las islas Canarias, siendo variable su importancia tanto a nivel interinsular como inainsular en relación con el tamaño de los lagartos y, sobre todo, con la disponibilidad local de especies vegetales con frutos carnosos en cada hábitat.

## INTRODUCCIÓN

Entre los vertebrados que consumen frutos carnosos, aves y mamíferos han sido los grupos de vertebrados más comúnmente asociados con la dispersión de semillas (véase las revisiones realizadas por RIDLEY 1930, VAN DER PIJL 1982, JANZEN 1983, HOWE 1986, JORDANO 1992, HERRERA 1995). En cambio, pocos estudios han analizado la importancia de los reptiles a pesar de que han sido considerados importantes agentes en la dispersión de semillas en las antiguas gimnospermas y en las angiospermas primitivas (VAN DER PIJL 1982, TIFFNEY 1984, HOWE 1986, TIFFNEY 1986, HOWE & WESTLEY 1990, FLEMING & LIPS 1991, COE *et al.* 1992, WING & TIFFNEY 1992). El grupo mejor estudiado ha sido el de las tortugas (p.ej. RIDLEY 1930, RICK & BOWMAN 1961, RACINE & DOWNHOWER 1974, HNATIUK 1978, RUST & ROTH 1981, VAN DER PIJL 1982, BRAUN & BROOKS 1987, IVERSON 1985, COBO & ANDREU 1988, MILTON 1992, MOLL & JANZEN 1995), habiendo una carencia importante en el caso del papel desempeñado por otros grupos de reptiles, p.ej. lagartos (RACINE & DOWNHOWER 1974, BARQUÍN & WILDPRET 1975, AUFFENBERG 1979, IVERSON 1985, BARQUÍN *et al.* 1986, WHITAKER 1987, FIALHO 1990, HERNÁNDEZ 1990, TRAVESET 1990, CORTES *et al.* 1994, MANDUJANO *et al.* 1994, VALIDO & NOGALES 1994, SÁEZ & TRAVESET 1995, TRAVESET 1995, WILLSON *et al.* 1996, NOGALES *et al.* 1998).

Esta escasez de estudios debe estar relacionada con el hecho de que menos de un 3% de los reptiles escamosos actuales (90 de las 3.300 especies descritas en el Orden Squamata) consumen algún tipo de materia vegetal de forma relativamente importante si se compara con las tortugas (25% de las 230 especies descritas en el Orden Chelonia) (KING 1996). Además, la gran mayoría de las especies de reptiles, particularmente lagartos (de las líneas evolutivas Gekkota, Iguania y Scincomorpha) en los medios continentales -lugares donde se han realizado la gran mayoría de los estudios sobre dispersión de semillas-, son básicamente insectívoros (p.ej. HIRTH 1963, AVERY 1966, VALVERDE 1967, PIANKA 1973, BUSACK & JAKSIC 1982, PÉREZ-MELLADO 1982, ARNOLD 1987, PASCUAL & PÉREZ-MELLADO 1987, DÍAZ & CARRASCAL 1990, CASTILLA *et al.* 1991, HERNÁNDEZ *et al.* 1991a y b, PÉREZ-MELLADO *et al.* 1991, POLLO & PÉREZ-MELLADO 1991, DURTSCHKE 1992, PÉREZ-MELLADO 1992, DÍAZ 1995, SCHLEICH *et al.* 1996, PÉREZ-QUINTERO & RUBIO-GARCÍA 1997), no presentando por tanto, un papel importante en estas interacciones mutualistas.

A pesar de esta carencia, algunos estudios han señalado la importancia del componente vegetal (principalmente frutos carnosos) en la dieta de algunas especies de lagartos en medios

continentales (MAUTZ & LOPEZ-FORMENT 1978, BISCHOFF 1981, MATEO 1988, DURTSCHKE 1992, SCHLEICH *et al.* 1996) y sobre todo en ecosistemas insulares (en Filipinas: AUFFENBERG 1979; en Seychelles: CHEKE 1984; en diversas islas en el Golfo de California: KNOWLTON 1949, SMITS 1985, SYLBER 1988; en Galápagos: CHRISTIAN *et al.* 1984, SCHLUTER 1984; en las Antillas: RAND *et al.* 1990, FELLERS & DROST 1991, SCHALL & RESSEL 1991, DEARING & SCHALL 1992, VAN MARKEN LICHTENBELT 1993; en varias islas de la Península Ibérica: MATEO 1988; en Córcega: CASTILLA *et al.* 1989; en Madeira: SADEK 1981; en Cabo Verde: GREER 1976; en Baleares: PÉREZ-MELLADO 1989, PÉREZ-MELLADO & CORTI 1993; véase además las referencias citadas en el apartado de Antecedentes para el caso concreto de las diferentes especies de *Gallotia* en las islas Canarias). No obstante, estos estudios no han interpretado sus resultados bajo el contexto de las interacciones mutualistas planta-animal.

Las especies de vertebrados que consumen frutos están sujetos a dos importantes aspectos que deben tenerse en cuenta a la hora de abordar su estudio: su marcada variación espacial y las fluctuaciones estacionales de abundancia y disponibilidad que presentan (JORDANO 1992). Por ello, las especies que consumen este tipo de recurso trófico de forma regular deben ajustar su dieta a esta variabilidad espacio-temporal. Según esto, los lagartos presentarán un papel de importancia variable como dispersantes de semillas en función de la localidad y época del año analizada. Para considerar este enfoque, la variabilidad espacial fue investigada en distintas formaciones vegetales que difieren en la composición de especies con frutos carnosos presentes. En cambio, la variabilidad temporal fue analizada en una de las formaciones vegetales con mayor abundancia de lagartos (tabaibal-cardonal) a lo largo de un ciclo anual, y su relación con la fenología de fructificación de las especies vegetales con frutos carnosos presentes en la zona. En la bibliografía de reptiles consultada (véase referencias en los párrafos anteriores) no existen datos que aporten información referente a este último aspecto.

Las características nutricionales de la pulpa de los frutos (principalmente su bajo contenido en proteínas y elevadas cantidades de hidratos de carbono), repercuten en su rentabilidad energética al compararlos con otros recursos tróficos (p.ej. insectos; JORDANO 1992). A este respecto, y con el fin de mantener una eficiencia digestiva óptima en dietas que presentan una importante contribución de materia vegetal (SIBLY 1981), se han descrito diversas características morfológicas, anatómicas y fisiológicas en diferentes especies de reptiles, aves y mamíferos (reptiles: LÖNNBERG 1902, THROCKMORTON 1973, SKOCZYLAS 1978, JOHNSON & LILLYWHITE 1979, GUARD 1980, ZIMMERMAN & TRACY 1989, KING 1996; aves: ZISWILER & FARNER 1972, HERRERA

1984, JORDANO 1987 y 1992; mamíferos: CHIVERS & HLADIK 1980, CRAWLEY 1983, BOZINOVIC 1993).

En el caso concreto de los lagartos se han señalado una serie de características que, en muchos casos, han sido explicadas como respuestas adaptativas a variaciones del tipo de dieta asociadas a un mayor consumo de materia vegetal:

- mayor tamaño corporal (SZARSKI 1962, SOKOL 1967, POUGH 1973, FUENTES & DI CASTRI 1975, IVERSON 1982),
- intestino proporcionalmente más largo (SKOCZYLAS 1978, VAN DEVENDER 1982, DEARING 1993),
- tiempo de tránsito por el tracto digestivo más prolongado que permite una mejor degradación y asimilación de los tejidos vegetales (CHRISTIAN *et al.* 1984, KARASOV 1986, WALDSCHMIDT *et al.* 1986, ZIMMERMAN & TRACY 1989, VAN MARKEN LICHTENBELT 1992),
- estómago más pequeño (SKOCZYLAS 1978),
- dentición tri o policúspide para incrementar la superficie de contacto y, por consiguiente, el fraccionamiento de tejidos vegetales, facilitando la digestión de la materia vegetal (HOTTON 1955, SOKOL 1967, MONTANUCCI 1968, GREER 1976, IVERSON 1982, MATEO & LÓPEZ-JURADO 1992) y,
- presencia de ciegos intestinales y compartimentalización del colon (IVERSON 1982, ZUG 1993).

Por ello, en esta primera parte de la memoria, además de estudiar la importancia de los lagartos como dispersantes de semillas en una escala espacial y temporal, se analiza el efecto del paso de las semillas por el tracto digestivo sobre su viabilidad y germinación. En segundo término, se pretende dar a conocer la presencia/ausencia de este conjunto de características morfológicas y fisiológicas en los lagartos omnívoros canarios (*Gallotia* spp.) en relación a la variación espacial del tipo de dieta (insectívoros *vs* frugívoros) entre especies y poblaciones. Además, se discutirá hasta que punto estas características pueden ser consideradas como adaptaciones específicas al tipo de dieta o simplemente manifestaciones relacionadas con su tamaño corporal (efectos alométricos al comparar *G. galloti* y *G. atlantica*), o como consecuencia de una herbivoría ancestral, exaptaciones *sensu* GOULD & VRBA (1982) (al comparar las dos poblaciones de *G. galloti* en Tenerife), tanto en la morfología como en la fisiología del tracto digestivo en este grupo

monofilético de lagartos.

Para ello, se examinaron las variables morfológicas y fisiológicas del tracto digestivo a dos niveles: inter e intraespecífico. En el primero se estudia dos especies de lagartos (*Gallotia atlantica* y *Gallotia galloti*) que se diferencian en la importancia que presenta el componente vegetal en su dieta. No obstante, al tratar especies diferentes, aunque muy emparentadas filogenéticamente (GONZÁLEZ *et al.* 1996), pueden haber limitaciones estructurales y fisiológicas que impidan estos cambios (lastre filogenético). En este sentido, se plantea además esta aproximación a nivel intraespecífico, concretamente en dos poblaciones de *G. galloti* que difieren en la contribución del componente vegetal en su dieta (Teno Bajo e Izaña en Tenerife; véase Resultados).

En este escenario ecológico, se espera que deban ocurrir cambios notables en los valores que toman estos rasgos anatómicos y fisiológicos, dadas las diferentes condiciones ecológicas de cada población y la relación de éstos con la eficiencia digestiva (SIBLY 1981). Según esto, se podría esperar que las poblaciones o especies más insectívoras muestren los menores tamaños, longitud del intestino más cortos, período de tránsito por el tubo digestivo menores, mayores tamaños de estómagos (en relación al tamaño corporal) y presencia de dientes mono o bicúspides (POUGH 1973, SKOCZYLAS 1978, IVERSON 1982, CHRISTIAN *et al.* 1984, VAN MARKEN LICHTENBELT 1992).

Los lagartos canarios son organismos idóneos para estudiar este tipo de relaciones al menos por dos motivos: ser taxones evolutivamente muy antiguos (LUTZ *et al.* 1986, CASTANET & BÁEZ 1991, MAYER & BISCHOFF 1991) y permitir el estudio de poblaciones bajo diferentes condiciones ecológicas. La escasa movilidad de este grupo de vertebrados, junto con la marcada variación espacial de los recursos tróficos (tanto vegetales como animales; véase Resultados), son dos aspectos que añaden interés en esta clase de estudio.

Además este tipo de aproximación ayudará a comprender algo mejor los mecanismos que hacen que lagartos de medios insulares presenten una dieta más herbívora frente a las especies continentales (SZARSKI 1962, SOKOL 1967, POUGH 1973) y, por consiguiente, presentar un papel cualitativa y cuantitativamente más importante en la dispersión de semillas de plantas vasculares en estos medios al compararlos con los medios continentales.

Los resultados obtenidos en esta primera parte de la memoria se presentan divididos en dos secciones:

### I.1. Variabilidad espacial y temporal de la dieta frugívora de *G. galloti* en Tenerife.

## I.2. Adaptaciones digestivas de los lagartos canarios (g. *Gallotia*) a una dieta herbívora.

Antes de desarrollar los métodos y resultados obtenidos en cada sección, se expone la información disponible sobre la dieta de los lagartos canarios hasta la actualidad y su papel como agentes diseminadores, así como una breve descripción de las áreas de estudio utilizadas en estas dos secciones. Además, en un apartado final, se discuten conjuntamente los resultados obtenidos en estas dos secciones a la luz de la información más relevante publicada sobre los aspectos tratados en esta parte de la memoria.

## ANTECEDENTES

De forma general, el género *Gallotia* (Lacertidae) se ha descrito como un grupo de lacértidos omnívoros que se caracterizan por consumir una importante cantidad de materia vegetal (principalmente frutos y flores) junto con diferentes grupos de invertebrados. Aunque existen una serie de estudios que han descrito de forma sucinta la composición de la dieta en las diferentes especies de lagartos que habitan las islas Canarias, son muy pocas las referencias que presentan datos cuantitativos sobre la importancia de los frutos como recurso alimentario, y, aún menos, sobre las variaciones espaciales y temporales de este componente en su dieta. A continuación se muestran (de forma cronológica) aquellos estudios que hacen referencia a la dieta de los lagartos canarios indicándose, si procede, las especies de frutos carnosos consumidos en cada caso. Para la denominación específica de los lagartos y plantas a lo largo del texto se ha seguido la denominación expuesta por HANSEN & SUNDING (1993) para el caso de las especies vegetales y, BISCHOFF (1998) en lo referente a los lagartos canarios.

Quizás la cita más antigua sobre el consumo de frutos por parte de los lagartos canarios se deba a FRUCTUOSO (1590; reeditado en 1964), al citar la utilización de uvas (*Vitis vinifera*, Vitaceae) por parte de los lagartos de La Palma (*G. galloti*). VIERA Y CLAVIJO en su célebre obra *Diccionario de Historia Natural de las Islas Canarias* publicada en 1866 (53 años después de su fallecimiento y reeditada en 1982), comenta que los lagartos canarios (sin especificar especies) se alimentan de frutas, insectos y huevos de aves. Posteriormente STEINDACHER (1891), cita el consumo de frutos de Balo (*Plocama pendula*, Rubiaceae), así como de isópodos marinos por parte de *G. stehlini* (Gran Canaria).

Ya en este siglo, LÖNNBERG (1902) señala la presencia de restos de insectos y de plantas suculentas (sin especificar especies) en el intestino de 2 ejemplares de *G. galloti*, indicando además la dominancia del componente vegetal sobre el animal. BERTIN (1946), comenta el consumo de insectos y frutos por parte de los lagartos canarios. KREFT (1950) manifiesta la omnivoría de *G. stehlini* y *G. atlantica*, sin dar más detalles de la misma. Posteriormente BRAVO (1954), los considera una plaga en los cultivos de tomates (*Solanum lycopersicum*, Solanaceae), al destruir una parte importante de sus cosechas, indicando además que los lagartos de los Roques de Anaga (Tenerife), se alimentan de semillas de tabaibas, insectos y huevos de aves marinas. ARNOLD (1973), ya cita diferencias en la dieta de varias especies, comentando que *G. atlantica* se alimenta principalmente de invertebrados, mientras que *G. galloti* y *G. simonyi* lo hacen principalmente de

materia vegetal.

La primera referencia cuantitativa sobre la importancia de los lagartos canarios como diseminadores se debe a BARQUÍN & WILDPRET (1975), los cuales citan la presencia de semillas de *Plocama pendula* (hasta 495 semillas en 10 excrementos, con un 90% de frecuencia de aparición), *Solanum lycopersicum*, *Vitis vinifera*, *Ilex canariensis* (Aquifoliaceae) y *Ficus carica* (Moraceae) en excrementos de *G. galloti* recolectados en Tenerife. Estos autores además señalan la escasez de materia vegetal en los excrementos recolectados en Las Cañadas (retamar de cumbre) al compararlas con las analizadas en el Piso Basal (tabaibal-cardonal), aunque no aportan datos cuantitativos al respecto.

Por otro lado, KLEMMER (1976) pone de manifiesto la omnivoría de todo el grupo *Gallotia*, destacando el consumo de frutos y semillas de plantas herbáceas, insectos, huevos de aves, caracoles, gusanos, así como de pequeños vertebrados e incluso de carroña y desperdicios en el caso concreto de *G. atlantica*. Para *G. galloti*, este mismo autor señala el consumo de materia vegetal, frutos, semillas y hojas (aún secas) de diferentes especies vegetales. Además, para esta misma especie, indica el uso de gusanos, babosas, caracoles, y en menor grado saltamontes y escarabajos. BÁEZ (1977), cita el consumo de frutos y semillas (sin especificar especies), insectos, caracoles, gusanos, carroña, etc. para *G. atlantica*. En cambio para *G. galloti*, este mismo autor puntualiza el consumo de semillas, babosas e insectos. Para *G. stehlini* cita su carácter vegetariano, aunque señala que también consume insectos. TELLO-MARQUINA (1979), cita otra vez el carácter de plaga que supone para algunos cultivos, comentando el consumo sobre frutos de vid, fresas y tomates, siendo el daño mayor en el primero de ellos. También consumen las semillas de las hortalizas, y señala la presencia de hojas de Tедера (*Aspalathium bituminosum*, Fabaceae) en el tubo digestivo de *G. galloti*. BISCHOFF *et al.* (1979), comentan el carácter omnívoro de *G. caesaris* (El Hierro), observando el consumo sobre frutos de *Opuntia dillenii* y *Opuntia ficus-indica* (Cactaceae), además en flores de *Schizogine sericea* (Compositae).

DÍAZ (1980) analiza el contenido estomacal de 16 ejemplares de *G. galloti* en la isla de Tenerife, en donde encuentra que la parte principal la constituyen los vegetales (hojas y flores), aunque también aparecen en menor medida restos de insectos. Mediante datos observacionales, MOLINA-BORJA (1981) cita el consumo de hojas de *Schizogine sericea* y *Euphorbia balsamifera* (Euphorbiaceae) por parte de *G. galloti* en Tenerife. MARTÍNEZ-RICA (1982) revela el consumo de hojas de *Kleinia neriifolia* (Compositae) y *Lavandula* sp. (Labiatae) por *G. simonyi*, no detectando restos de invertebrados en los excrementos recolectados en el mes de septiembre.

El primer estudio que expone la importancia cuantitativa de cada elemento en la dieta es el desarrollado por MACHADO (1985) para las dos especies de lagartos que habitan la isla de El Hierro (*G. simonyi* y *G. caesaris*). Cita para el primero de ellos (de mayor talla) el consumo de hojas de *Aspalathium bituminosum*, *Kleinia neriifolia*, *Bromus* sp. (Poaceae), *Lavandula* sp. (Labiatae), *Echium hierrense* (Boraginaceae), etc. También aparecen en estos excrementos (recolectados en agosto) restos de invertebrados (66% de frecuencia de aparición), describiendo una dieta más entomófaga en los ejemplares juveniles frente a los adultos. En el caso de la segunda especie (de menor talla), la materia vegetal fue menos abundante, siendo los insectos una parte fundamental de la dieta. En esta última especie (*G. caesaris*), cita la presencia de hojas de *Rubia fruticosa* (Rubiaceae), *Aspalathium bituminosum*, *Artemisia thuscula* (Compositae) y de diversas especies de gramíneas en los excrementos analizados (n= 32).

NOGALES (1985) cita una alta frecuencia de aparición de restos vegetales (81,3%) frente a un 38,8% de invertebrados en excrementos de *G. stehlini* en Gran Canaria. Posteriormente MOLINA-BORJA & BARQUÍN (1986), indican el consumo de flores de *Launaea arborescens* (Asteraceae) por parte de *G. atlantica*. También MOLINA-BORJA (1986) cita para *G. stehlini*, el consumo de frutos de *Plocama pendula* y *Opuntia dillenii*, así como hojas del tártago (*Ricinus comunis*, Euphorbiaceae) y flores de *Salvia canariensis* (Labiatae). En este mismo año, BARQUÍN *et al.* (1986) exponen el consumo de frutos de *Rubia fruticosa* (Rubiaceae) por parte de *G. stehlini*, sin dar una estima cuantitativa de su importancia en la dieta. MOLINA-BORJA (1991), indica que el 92% de las observaciones de alimentación de *G. galloti* se realiza sobre algún recurso alimentario de naturaleza vegetal (ya sean frutos de *Opuntia dillenii*, flores de *Launaea arborescens* o sobre diversas plantas herbáceas y arbustivas).

Posteriormente a todos estos trabajos, existen unos pocos estudios que cuantifican alguno de los componentes de la dieta. Por un lado, NARANJO *et al.* (1991), en ejemplares de *G. stehlini* (introducidos en la isla de Fuerteventura), citan que el 57% de la dieta lo integra el componente animal, principalmente hormigas, apareciendo también un gran número (49% en frecuencia de aparición) de semillas de palmeras datileras (*Phoenix dactilifera*, Arecaceae). Destaca también la aparición de restos de algún lacértido, así como de un ratón (*Mus* sp.). MATEO & LÓPEZ-JURADO (1992), señalan la abundancia de materia vegetal (principalmente flores, semillas y frutos) en relación al tamaño de *G. stehlini*, alcanzándose valores del 100% en los ejemplares de mayor talla. VALIDO & NOGALES (1994) cuantifican la diferencia en la dieta primaveral entre dos zonas próximas del Piso Basal en la isla de Tenerife, destacando el alto porcentaje de excrementos con

restos de frutos en relación a su disponibilidad en el medio (91,7% y 56,7%), siendo los frutos de *Rubia fruticosa*, *Withania aristata* (Solanaceae) y *Opuntia dillenii* los más consumidos en esta época del año. Además se señala la presencia de semillas de *Neochamaelea pulverulenta* (Cneoraceae), *Lycium intricatum*, *Scilla* cf. *haemorrhoidalis* y *Atriplex semibaccata* (Chenopodiaceae) en los excrementos colectados en mayo. LÓPEZ-JURADO & MATEO (1995) aportan datos comparativos de la importancia del componente vegetal (sin especificar) en 4 especies de *Gallotia*. Según estos resultados, se incrementa la importancia de este elemento a medida que aumenta el tamaño de los ejemplares analizados de estas 4 especies (*G. stehlini*, *G. galloti*, *G. caesaris* y *G. atlantica*). MATEO & LÓPEZ-JURADO (1997), indican la existencia de una variabilidad espacial en la dieta de *G. atlantica*, señalando hábitos alimentarios preferentemente vegetarianos en los ejemplares del Norte de Lanzarote (de mayor tamaño). CAETANO *et al.* (1997), exponen que *G. caesaris* ingiere materia vegetal cuando la abundancia de insectos es baja. SANCHEZ *et al.* (1997), indican que los frutos de *Bosea yervamora* (Amaranthaceae) son consumidos frecuentemente por los lagartos de Bajamar (Tenerife), aunque no presenta datos de la importancia de éstos en la dieta. NOGALES *et al.* (1998), señalan la aparición de restos de frutos de *Lycium intricatum* (Solanaceae) en el 31,7% de los excrementos de *G. atlantica* procedentes del islote de Alegranza (Norte de Lanzarote).

Ya por último, PÉREZ-MELLADO *et al.* (1999) realizan un estudio de la dieta de *G. simonyi* (El Hierro) durante dos años consecutivos (1995-1996), señalando la relativa escasez de artrópodos (principalmente Coleoptera y Formicidae) y la importancia del componente vegetal (principalmente hojas y flores de Liliaceae y *Aspalathium bituminosum*) en los excrementos analizados de ejemplares adultos. No obstante, los frutos y semillas no presentaron una importancia destacada, aunque como los propios autores indican, el método empleado en el análisis de las excretas infravalora el componente frugívoro en la dieta. Otro aspecto a destacar de este estudio es la alta plasticidad mostrada en la dieta, condicionada por las condiciones ecológicas particulares de cada zona y año de estudio.

Como se puede observar por la revisión anterior, existe un número importante de referencias bibliográficas que aportan datos puntuales sobre la dieta de diferentes especies de lagartos canarios, pero sin embargo son escasos los estudios cuantitativos que muestren la importancia de los frutos en la dieta y que puedan ser utilizados de forma comparativa, ya sea entre especies, entre localidades o entre diferentes épocas del año. Aún para las mismas especies, se documentan variaciones importantes en los componentes vegetal y animal relacionadas en gran

medida, con la heterogeneidad de las localidades muestreadas y con la variabilidad temporal existente en la composición cualitativa y cuantitativa de la dieta de los lagartos canarios (véase Resultados).

Otro aspecto de interés que evidencia la escasez de información detallada es que tan sólo se han señalado 16 especies vegetales con frutos carnosos (8 de ellas son plantas introducidas por el hombre) en la dieta de los lagartos canarios a pesar de que en el archipiélago existen cerca de 80 especies autóctonas que presentan frutos carnosos. Por ello, en esta primera parte de la memoria, además de documentar esta variabilidad espacial y temporal en la dieta de *G. galloti*, se propone completar este catálogo de especies vegetales dispersadas por los lagartos antes de profundizar en aspectos de contenido más concretos en estas relaciones mutualistas saurócoras: relaciones ecológicas (Parte II) y relaciones evolutivas (Parte III).

## ÁREAS DE ESTUDIO

El estudio de la variabilidad espacial en la dieta frugívora de los lagartos de Tenerife fue analizado en el período abril-julio de 1995 en 10 localidades repartidas entre las cinco formaciones vegetales principales presentes en Tenerife. Estas localidades son el Corral del Niño (Izaña, 2.293 m s.n.m., UTM: 28RCS5131) y la Cañada Blanca (2.200 m.s.n.m, UTM: 28RCS4024) en el retamar de cumbre. El Bco. Samarines (La Esperanza, 1.050 m s.n.m., UTM: 28RCS6546) y en las cercanías a la Montaña de La Laja (Vilaflor, 1.850 m s.n.m., UTM: 28RCS3717) en el bosque de pinos. En la pista forestal que atraviesa el Monte del Agua y de Pasos (Monte del Agua, 900 m.s.n.m, UTM: 28RCS2135) y varios puntos en la carretera que atraviesa el Monte las Mercedes por El Moquinal (Las Mercedes, 900 m s.n.m. UTM: 28RCS7357) en el monte-verde. En Las Carvas (Los Silos, 300 m s.n.m., UTM: 28RCS2338) y El Bco. de Afur (Afur, 600 m.s.n.m, UTM: 28RCS 7959) como zonas representativas del bosque termófilo y el Malpaís de la Punta de Rasca (Punta Rasca, 25 m.s.n.m, UTM: 28RCR3399) y el Bco. Las Cuevas (Teno Bajo, 150 m s.n.m.; UTM: 28RCS1337), como zonas características del tabaibal-cardonal de las zonas bajas de la isla.

La vegetación de Izaña y Cañada Blanca está caracterizada por la presencia de un matorral característico de la alta montaña y compuesto principalmente por la Retama de cumbre (*Spartocytisus supranubius*, Fabaceae), la Hierba pajonera (*Descurainia bourgeaueana*, Brassicaceae), el Codeso del pico (*Adenocarpus viscosus*, Fabaceae) y la Hierba conejera (*Pterocephalus lasiospermus*, Dipsacaceae). El clima es frío y seco, con una precipitación media anual de 564 mm y una temperatura media anual de aproximadamente 10°C. En invierno, una parte importante de estas precipitaciones se produce en forma de nieve o granizo (MARZOL-JAÉN 1988).

En la estación de Vilaflor y La Esperanza, la vegetación está dominada por la presencia del Pino canario (*Pinus canariensis*, Pinaceae), el cual está acompañado por un estrato arbustivo compuesto por jaras (*Cistus monspeliensis* y *C. symphytifolius*, Cistaceae), escobones (*Chamaecytisus proliferus*, Fabaceae) y codesos (*Adenocarpus viscosus*, Fabaceae). En el caso de La Esperanza también existen fayas (*Myrica faya*, Myricaceae) y acebiños (*Ilex canariensis*, Aquifoliaceae) de forma dispersa. La precipitación media anual es de 469 mm en el caso de Vilaflor y de 600 mm en La Esperanza (MARZOL-JAÉN 1988).

Las localidades del Monte del Agua y Las Mercedes, están caracterizados por la presencia de un monte-verde, en la que los laureles (*Laurus azorica*, Lauraceae), el Mocán (*Visnea mocanera*, Theaceae), el Viñático (*Persea indica*, Lauraceae), el Palo Blanco (*Picconia excelsa*,

Oleaceae), el Acebiño (*Ilex canariensis*, Aquifoliaceae), la Faya (*Myrica faya*, Myricaceae) y el Brezo (*Erica arborea*, Ericaceae) son las especies arbóreas dominantes. En el sotobosque destaca la presencia del Follao (*Viburnum tinus*, Caprifoliaceae), la Gilbarbera (*Semele androgyna*, Liliaceae), el Bicácaro (*Canarina canariensis*, Campanulaceae), las zarzaparrillas (*Smilax aspera* y *S. canariensis*, Liliaceae), entre otras. Estas zonas presentan los valores máximos de pluviosidad en la isla (700-900/1000 mm en el Monte del Agua y Las Mercedes, respectivamente) (MARZOL-JAÉN 1988).

La zona localizada en Los Silos, corresponde a un bosque termófilo situado (en el rango altitudinal) entre la vegetación xerofítica del tabaibal-cardonal y la vegetación arbórea del monte-verde. Está caracterizada por la presencia del Almácigo (*Pistacia atlantica*, Anacardiaceae), la palmera (*Phoenix canariensis*, Arecaceae), el Espinero (*Rhamnus crenulata*, Rhamnaceae) y el Jasmín (*Jasminum odoratissimum*, Oleaceae), entre otras. La precipitación de esta zona es de unos 300 mm (MARZOL-JAÉN 1988). En el Sabinar de Afur, con una precipitación media anual de 400 mm, la Sabina (*Juniperus turbinata*, Cupressaceae) es la especie dominante. Otras especies presentes son las fayas (*Myrica faya*, Myricaceae), zarzamoras (*Rubus ulmifolius*, Rosaceae), tasaigos (*Rubia fruticosa*, Rubiaceae), etc. Para una descripción más detallada de la vegetación de estas zonas de transición véase el estudio de BARQUÍN (1984).

El Malpaís de la Punta de Rasca presenta una vegetación xerofítica caracterizada por la presencia de la Tabaiba dulce (*Euphorbia balsamifera*, Euphorbiaceae), el Cardón (*Euphorbia canariensis*, Euphorbiaceae), la Orijama (*Neochamaelea pulverulenta*, Cneoraceae), el Espino de mar (*Lycium intricatum*, Liliaceae) y el Esparragón (*Asparagus arborescens*, Liliaceae), entre otras. La climatología de esta zona se caracteriza por ser una de las de menor precipitación media anual registrada en la isla (100 mm) (MARZOL-JAÉN 1988). En la otra localidad seleccionada en la zona de tabaibal-cardonal (Teno Bajo), también fue utilizada para realizar el estudio de la variabilidad temporal en la dieta de *G. galloti* y se corresponde igualmente con el área seleccionada para llevar a cabo el estudio de campo expuesto en la Parte II de la presente memoria. Por ello, esta zona será descrita en mayor detalle.

La zona donde se encuentra ubicado el Barranco de Las Cuevas (Teno Bajo), se sitúa en uno de los tres sectores geológicos más antiguos de la isla (entre 4,5 y 6,7 millones de años; ANCOCHEA *et al.* 1990). El clima de esta zona es de carácter xérico, típico de las zonas bajas de las islas, con una temperatura media anual de 21°C (MARZOL-JAÉN 1988) y con una precipitación media anual de tan sólo 204 litros/m<sup>2</sup>, que se concentra entre los meses de noviembre y febrero. El

período comprendido entre mayo y septiembre incluye a los meses de mayor sequía (< 3 mm de precipitación). Los datos de precipitación corresponden a los valores medios calculados en el período 1945-1993 de la estación Buenavista-Punta de Teno (Instituto Nacional de Meteorología de las Canarias Occidentales, Centro Meteorológico de St<sup>a</sup> Cruz de Tenerife).

El aislamiento relativo de esta zona ha contribuido al buen estado de conservación de la vegetación, siendo una de las más representativas de vegetación xerofítica en Tenerife (tabaibal-cardonal). Esta formación arbustiva está dominada por diferentes especies de la familia Euphorbiaceae: la Tabaiba amarga (*Euphorbia obtusifolia*), el Cardón (*E. canariensis*), y en menor medida la Tabaiba mejorera (*E. atropurpurea*) y la Tabaiba dulce (*E. balsamifera*). Otras especies arbustivas comunes son el Verode (*Kleinia neriifolia*, Compositae), la lavanda (*Lavandula buchii*, Labiatae), el Cornical (*Periploca laevigata*, Asclepiadaceae), el Incienso (*Artemisia thuscula*, Compositae), la Aulaga (*Launaea arborescens*, Compositae), etc. Entre las especies que presentan frutos carnosos destacan el Tasaigo (*Rubia fruticosa fruticosa*, Rubiaceae), el Balo (*Plocama pendula*, Rubiaceae), la Orijava (*Neochamaelea pulverulenta*, Cneoraceae), el Orobal (*Withania aristata*, Solanaceae), el Espino de mar (*Lycium intricatum*, Solanaceae) y las tuneras, introducidas por el hombre, hoy asilvestradas (*Opuntia dillenii*, Cactaceae). Otras especies con frutos carnosos detectadas en este barranco, pero en zonas relativamente aisladas y/o con pocos ejemplares son la Sabina (*Juniperus turbinata*, Cupressaceae), el Espinero (*Rhamnus crenulata*, Rhamnaceae), el Moralito (*Rhamnus integrifolia*, Rhamnaceae), el Almácigo (*Pistacia atlantica*, Anacardiaceae) y la forma de Tasaigo de frutos oscuros (*Rubia fruticosa melanocarpa*, Rubiaceae). En la Tabla I.1 se muestra la composición y cobertura relativa de las especies arbustivas presentes en el área de estudio. Para una descripción más detallada de la vegetación de esta zona véase los estudios de BRAMWELL (1971), SANTOS & FERNÁNDEZ (1983) y BARQUÍN (1984).

Para la comparación del tracto digestivo de los lagartos bajo diferentes dietas (Sección I.2), además se seleccionó otra localidad (Tetir en Fuerteventura) en la cual se recolectaron lagartos y excrementos recientes en el mes de julio de 1994. Esta localidad (Valle de Tetir, 400 m s.n.m., UTM: 28RFS5402) está caracterizada por la presencia de una especie de lagarto omnívoro básicamente insectívoro (*Gallotia atlantica*). La vegetación de este lugar está representada por la presencia de la Aulaga (*Launaea arborescens*, Compositae), el Espino de mar (*Lycium intricatum*, Solanaceae), el Carambillo (*Salsola vermiculata*, Chenopodiaceae), y de forma dispersa las higueras (*Ficus carica*, Moraceae). Son propias de esta zona una precipitación media anual inferior

a 200 mm y una temperatura media anual de 21°C (MARZOL-JAÉN 1988).

Los métodos empleados, los análisis estadísticos realizados y los resultados obtenidos se detallan en cada una de las secciones en que se ha dividido esta primera parte de la memoria.

Tabla I.1.- Composición y cobertura (%) de las especies vegetales arbustivas presentes en el área utilizada para el estudio de la dieta anual de *G. galloti* en Teno Bajo (Barranco Las Cuevas, Tenerife). (\*) indica las especies que presentan frutos carnosos. (+) especies presentes en el área aunque no se apreciaron en las 12 líneas de 50 m utilizadas para describir la vegetación de la zona.

Especie	Familia	Cobertura de la vegetación
<i>Rubia fruticosa</i> Ait*	Rubiaceae	26,93
<i>Euphorbia obtusifolia</i> Poir	Euphorbiaceae	8,87
<i>Euphorbia canariensis</i> L.	Euphorbiaceae	6,02
<i>Withania aristata</i> (Ait.) Pauq.*	Solanaceae	4,22
<i>Opuntia dillenii</i> (Ker-Gawl.) Haw.*	Cactaceae	3,33
<i>Plocama pendula</i> Ait.*	Rubiaceae	2,02
<i>Neochamaelea pulverulenta</i> (Vent.) Erdtm.*	Cneoraceae	1,07
<i>Lavandula buchii</i> Webb	Lamiaceae	0,67
<i>Launaea arborescens</i> (Batt.) Murb.	Asteraceae	0,50
<i>Periploca laevigata</i> Ait.	Asclepiadaceae	0,25
<i>Euphorbia balsamifera</i> Ait.	Euphorbiaceae	0,23
<i>Nicotiana glauca</i> Grah.	Solanaceae	0,13
<i>Artemisia thuscula</i> Cav.	Asteraceae	0,08
<i>Kleinia neriifolia</i> Haw.	Asteraceae	0,08
<i>Convolvulus floridus</i> L. fil.	Convolvulaceae	+
<i>Euphorbia atropurpurea</i> (Brouss.) Webb et Berth.	Euphorbiaceae	+
<i>Lycium intricatum</i> Boiss.*	Solanaceae	+
<i>Atriplex semibaccata</i> R. Br.*	Chenopodiaceae	+
<i>Scilla haemorrhoidalis</i> Webb et Berth.	Liliaceae	+

**Sección I.1**  
**Variabilidad espacial y temporal en la dieta**  
**frugívora de *G. galloti* en Tenerife\***

\* Parte de los resultados expuestos en esta Sección están publicados en:  
VALIDO & NOGALES (1994). Frugivory and seed dispersal by the lizard *Gallotia galloti* (Lacertidae) in a xeric habitat of the Canary Islands. *Oikos*, 70: 403-411.

## MÉTODOS

### *Análisis de la dieta*

Para el estudio de la variabilidad espacial de la dieta, los excrementos fueron recolectados a lo largo de un transecto fijado para cada una de las estaciones de estudio. Cada transecto fue visitado en dos ocasiones durante 1995 (entre el 13 y 30 de abril y entre el 11 y 20 de julio). En cada una de estas fechas un total de 50 excrementos recientes fueron recolectados en cada transecto, a excepción de las localidades situadas en las áreas de monte-verde. En el Monte de Las Mercedes el número de excrementos recolectados en los dos períodos fue de 79. De igual manera, en el Monte del Agua no fue posible encontrar un número suficiente de excrementos de lagartos durante el mes de abril, por lo que una gran mayoría (85%) de los excrementos analizados corresponden al mes de julio. Para el análisis comparativo entre localidades se utilizó el porcentaje de materia vegetal, la frecuencia de aparición de restos de frutos en los excrementos (FA) y el porcentaje de semillas o invertebrados con respecto a sus respectivos totales (P).

Para estudiar la importancia de los frutos en la dieta anual de los lagartos se seleccionaron 5 transectos (en un área aproximada de 1,3 ha) que fueron recorridos de forma sistemática cada 15 días durante el período comprendido entre el mes de septiembre de 1993 hasta agosto de 1994. Estos transectos se eligieron de tal manera que entre todos recogiesen la mayor variabilidad posible de tipos de vegetación existente en el área de estudio, tanto en el cauce del barranco como en sus laderas próximas.

Durante el recorrido de estos transectos se recolectaron todos los excrementos recientes de lagartos encontrados en una banda de 2 m a ambos lados del observador. Con anterioridad al inicio de este estudio, el área de muestreo fue examinada para eliminar los excrementos depositados en fechas anteriores, y evitar de esta manera, la inclusión de información de los meses previos al inicio de este estudio. El número de excrementos analizados en cada quincena fue de 50. No obstante, en algunos meses (diciembre, enero y febrero) no fue posible recolectar esta cantidad como consecuencia de la escasa actividad de los lagartos debida a las condiciones climatológicas adversas.

Los excrementos recogidos se conservaron individualmente en papel de aluminio para su posterior análisis en el laboratorio. Después de medir su diámetro y longitud con un calibrador digital, éstos eran disgregados en agua (con unas gotas de alcohol) para ser observados bajo una

lupa binocular (16x). Los diferentes componentes (animal y vegetal) fueron separados para estimar visualmente (con una aproximación del 10%) el porcentaje en volumen de cada componente. Las semillas presentes fueron identificadas a nivel de especies, mientras que los invertebrados lo fueron a nivel de orden (excepto las hormigas). Además, para dar una estima de la importancia de cada elemento en la dieta en cada uno de los meses, se calculó la frecuencia de aparición de cada tipo de recurso alimentario en los excrementos (FA: porcentaje de excrementos en que aparecen restos de un determinado componente, ya sean frutos o invertebrados) y el porcentaje (P) de frutos (cocas en el caso de *N. pulverulenta*) o de invertebrados en relación al total de frutos o invertebrados contabilizados en cada mes. Para el cálculo del número mínimo de invertebrados consumidos no se tuvieron en cuenta los diplópodos y gasterópodos debido a su elevado grado de fragmentación y la dificultad que supone la asignación de un número mínimo de individuos en estos casos. No obstante, estos dos componentes fueron poco frecuentes en los excrementos analizados, por lo que los valores calculados de P deben ser bastante aproximados a los valores reales. Para estimar el número mínimo de frutos consumidos se tuvo en cuenta el número medio de semillas/fruto. El número de semillas dañadas (por acción del tratamiento digestivo) fue también anotado en cada uno de los meses. En estos datos sólo se incluyen aquellas semillas afectadas externamente. Para una valoración sobre el efecto del tratamiento digestivo sobre el embrión se hicieron pruebas de germinación y viabilidad (véase apartados siguientes).

Durante dos días consecutivos (18 y 19 de agosto), se capturaron 60 ejemplares de lagartos (en el Bco. Las Cuevas, Teno Bajo) por medio de trampas para establecer una correspondencia entre el contenido estomacal de éstos y un mismo número de excrementos recientes recogidos en los lugares en donde se pusieron las trampas. Estas trampas consistieron en recipientes de 32 cm de alto en cuyo interior se colocaban restos de tomates y plátanos para atraer a los lagartos. Para evitar el consumo de estos cebos en el interior de las trampas, se puso una malla metálica en el fondo de la lata que impedía su acceso. A los lagartos capturados se les introducía una cánula (impregnada con vaselina) para administrar por vía oral una solución salina. A los pocos minutos de administrar el agua, los lagartos regurgitaban su contenido estomacal y, en muchas ocasiones, expulsaban los excrementos. Las muestras así obtenidas se secaban y guardaban en papel de filtro para su posterior análisis en el laboratorio. El método empleado en la cuantificación de los componentes fue similar al usado con los excrementos. Una vez que los lagartos evacuaban su contenido gástrico eran devueltos al medio en un período no superior a las 24 horas. Únicamente murió un ejemplar durante la realización de estos ensayos. Este índice de mortalidad es similar a lo encontrado por

LEGLER & SULLIVAN (1979), señalando valores inferiores al 1%. Para cada ejemplar se anotó el sexo y su tamaño corporal (longitud hocico-cloaca, LHC).

### *Cobertura de vegetación*

La cobertura de cada una de las especies vegetales arbustivas presentes en el Bco. Las Cuevas (Teno Bajo) fue calculada en función del porcentaje de proyección horizontal que era intersectada en un total de 12 líneas de 50 m de longitud (longitud total analizada: 600 m). Estos 12 transectos lineales fueron dispuestos de forma paralela, de tal manera que recogiesen la mayor variabilidad fisionómica vegetal posible en la ladera y cauce del barranco. Para ello, estas líneas fueron separadas en unos 5-10 m entre sí a partir de la ubicación del primer transecto en uno de los extremos del área rectangular a cubrir. Esta zona fue utilizada para analizar la dieta anual de *G. galloti* y la fenología de maduración y disponibilidad de frutos.

### *Caracterización de los frutos*

Para la caracterización de los frutos carnosos de las plantas presentes en Teno Bajo se colectaron frutos maduros en diferentes pies de plantas ( $\approx$  5 frutos/planta). El número de frutos totales recolectados por especie vegetal fue de 19 para *O. dillenii*, 28 para *A. semibaccata*, 35 para *W. aristata* y *N. pulverulenta*, 40 para *R. fruticosa* y 45 para *P. pendula*. Para cada uno de ellos se midió su tamaño (diámetro y longitud máxima) utilizando un calibrador digital y su peso fresco, usando una balanza de precisión (0,1 mg). Los pesos secos se obtuvieron después de dejar los frutos en una estufa a 45-50°C durante 24-48h hasta que se estabilizase su peso.

### *Fenología de maduración y disponibilidad de frutos*

Para el estudio de la fenología de fructificación se contabilizó el número de frutos en 10 ramas (cladodios en el caso de *Opuntia dillenii*) en un número variable de individuos, entre 14 plantas (en el caso de *Withania aristata*) y 30 (para *Rubia fruticosa*) plantas de cada especie con frutos carnosos presentes en el área de estudio. Sobre estas ramas (o cladodios), seleccionadas de forma aleatoria, se realizó un seguimiento quincenal para conocer la evolución de la disponibilidad de los frutos maduros a lo largo de un ciclo anual. El número de frutos de cada rama se clasificó

según tres categorías de maduración: verdes, maduros y pasados o secos.

### *Tratamiento digestivo*

El efecto del tratamiento digestivo sobre la viabilidad y germinación de las semillas se estudió en todas las especies presentes en el área de estudio de Teno Bajo, consumidas por los lagartos. A excepción de *P. pendula*, se usó un total de 70 semillas de cada tratamiento: "*Gallotia*" (semillas obtenidas de los excrementos de lagartos) y "Control" (colectadas directamente de las plantas a partir de 3-5 frutos/planta en, aproximadamente, 20 plantas de cada especie). Las semillas se sembraron independientemente en bandejas de germinación con un sustrato estándar y esterilizado compuesto por tierra de monte, turba y picón en una proporción de 2:1:1. Estas bandejas de germinación fueron colocadas en un invernadero, haciéndose un seguimiento diario durante 90 días (septiembre-diciembre 1991), en condiciones naturales de luz y temperatura.

Para *P. pendula*, las experiencias de germinación se realizaron durante 1993 utilizándose 108 semillas por tratamiento. El seguimiento se realizó durante 120 días, aunque a partir de los 70 días no se observaron prácticamente nuevas germinaciones. En los apartados II y III de la presente memoria se presenta un desarrollo más exhaustivo de los resultados obtenidos en las pruebas de germinación en *P. pendula* y *N. pulverulenta* (incluyendo los efectos del tratamiento por aves y del tamaño de las semillas, respectivamente).

Otra especie utilizada en las experiencias de germinación fue *Kunkeliella retamoides* (Santalaceae). Se sembró un lote de 54 semillas para cada tratamiento ("Control" y "*Gallotia*"), a principios de septiembre de 1997, realizándose un seguimiento diario hasta finales de diciembre (122 días).

La viabilidad del embrión (en semillas "Control" y "*Gallotia*") fue analizada utilizando el reactivo 2, 3, 5 trifetil tetrazolium (TTC) (HEYDECKER 1965 y 1968, SCHARPF 1970). En primer lugar, y con anterioridad a la realización del test, las semillas se limpiaron superficialmente utilizando etanol (70% en volumen) durante 30 segundos. Posteriormente, las semillas se dispusieron en placas de Petri inmersas en agua con el reactivo TTC. Estas placas de Petri se mantuvieron en oscuridad durante 24 horas. Al cabo de este período se examinaron los embriones

de las semillas para comprobar si éstos se encontraban coloreados, ya sea de forma parcial o en su totalidad, lo cual indicaría la viabilidad de los mismos.

El número de semillas utilizadas en estas experiencias fue de 50 para cada tratamiento, a excepción de *O. dillenii*, en la que se utilizó un total de 60 semillas repartidas a partes iguales entre los tratamientos "*Gallotia*" y "Control". Para *P. pendula* y *K. retamoides* no se dispone de datos de esta prueba de viabilidad.

## ANÁLISIS DE DATOS

La variabilidad espacial y temporal de los componentes animal y vegetal de la dieta se analizó mediante un ANCOVA (utilizando el diámetro de los excrementos, transformado logarítmicamente, como covariante). Se utilizó esta aproximación para controlar el efecto de la variación en el tamaño de los lagartos, ya que existe una relación directa entre el consumo de materia vegetal y el tamaño de éstos (véase p.ej. MATEO & LÓPEZ-JURADO 1992 y LÓPEZ-JURADO & MATEO 1995 para el caso concreto de *Gallotia* spp.). El ANCOVA permitió estimar las medias ajustadas para la covariante usando el tamaño de los excrementos como indicativo del tamaño de los lagartos. Existe una correlación significativa entre el diámetro de los excrementos y el tamaño de los lagartos (LHC) (transformación logarítmica; correlación de PEARSON;  $r_s = 0,79$ ;  $p = 0,036$ ;  $n = 24$  tamaños medios de los excrementos, obtenidos de 24 ejemplares de *G. galloti* mantenidos en cautividad bajo una dieta omnívora).

En los análisis de varianza (o covarianza) realizados con diferente número de datos entre factores o tratamientos (p.ej. número de excrementos entre hábitats y localidades) se utilizó el Tipo III de la suma de cuadrados (SHAW & MITCHELL-OLDS 1993). Para la comparación espacial de la dieta (entre hábitats y localidades dentro de hábitats) se utilizó un diseño anidado (o encajado) del análisis de covarianza (utilizando el diámetro de los excrementos como covariante) (NESTED ANCOVA).

Los resultados de las experiencias de germinación fueron analizados utilizando pruebas no paramétricas. En primer lugar, se utilizó la prueba de KOLMOGOROV-SMIRNOV para comparar las tasas de germinación entre tratamientos, mientras que para el porcentaje final de germinación se usó una prueba de bondad de ajuste (la prueba exacta de FISHER en el caso de *O. dillenii* y  $\chi^2$  para el resto de las especies). Los resultados obtenidos en las pruebas de viabilidad de los embriones (TTC) se analizaron con el estadístico G (SIEGEL 1990).

Todos los análisis estadísticos realizados en esta parte de la memoria (paramétricos y no paramétricos) fueron elaborados usando el programa informático SAS (SAS INSTITUTE 1988) y SPSS (NORUSIS 1992), siguiendo los protocolos expuestos por SOKAL & ROHLF (1979), ZAR (1984) y SIEGEL (1990). El tipo de análisis estadístico y las transformaciones utilizadas (si proceden) se indican en cada caso. A lo largo del texto, las medias de las variables se indican con su desviación típica ( $\pm 1$  d.t.), utilizándose el error estándar de la media ( $\pm 1$  e.e.) en las figuras.

## RESULTADOS

### *Variabilidad espacial de la dieta*

En la Tabla I.2 se exponen los resultados del análisis de la dieta de *G. galloti* en diferentes hábitats de Tenerife. Los frutos presentan una importancia desigual en función del tipo de formación vegetal. Los hábitats presentes en las zonas bajas de las islas (tabaibal-cardonal y bosque termófilo) se caracterizan por ser las zonas en las que mayor importancia presentan los frutos en la dieta de *G. galloti* (7 y 12 especies, respectivamente), mientras que los lagartos que habitan las zonas de monte-verde consumen un menor número (3). Los casos más extremos lo presentan los lagartos de las zonas de pinar y retamar de cumbre, en los que tan sólo 2 y 1 especies (respectivamente) forma parte de la dieta.

En Teno Bajo, los frutos de *O. dillenii* y *P. pendula* son las especies dominantes en frecuencia de aparición, aunque son las semillas de *P. pendula* las que se detectan en mayor número en los excrementos (84,4% del total de semillas contabilizadas). En el Malpaís de la Punta de Rasca, la especie que apareció en mayor frecuencia fue *O. dillenii*, aunque al igual que lo observado en Teno Bajo, fueron las semillas de *P. pendula* las que se observan en mayor porcentaje en los excrementos de los lagartos (76,1%). El número de excrementos con semillas de frutos carnosos difiere significativamente entre las dos zonas ( $\chi^2_1 = 19,34$ ;  $p << 0,001$ ), siendo mayor en los excrementos de Teno Bajo.

Con respecto a las dos zonas del bosque termófilo, fue la localidad de Los Silos la que mostró una mayor riqueza de especies de frutos carnosos en la dieta (10 especies), siendo *J. odoratissimum* y *R. crenulata* las que aparecieron más frecuentes en los excrementos en esta zona. Las semillas del Jasmín silvestre fueron las que se detectaron en mayor número (31,4%). En el Sabinar de Afur, las semillas de Sabina (*J. turbinata*) aparecieron en el 37% de los excrementos, siendo además las que se contabilizaron en mayor número, contribuyendo en un 46,5% del total de las semillas observadas. El número de excrementos que presentó alguna semilla no varió de forma significativa entre estas dos localidades ( $\chi^2_1 = 2,96$ ;  $p = 0,085$ ).

Tabla I.2.- Frecuencia de aparición (FA) y número de semillas (entre paréntesis) de diferentes especies de plantas en los excrementos de *G. galloti* recolectados en diferentes hábitats de Tenerife en abril y julio de 1995 (100 excrementos en cada localidad excepto Las Mercedes, con 79). \* no presenta fruto carnoso.

	Tabaibal-Cardonal		Bosque termófilo		Monte-verde		Pinar		Retamar de cumbre	
	Teno Bajo	Punta de Rasca	Los Silos	Afur	Las Mercedes	Monte del Agua	La Esperanza	Vilaflor	Izaña	Cañada Blanca
<i>Asparagus arborescens</i>	-	10 (20)	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Bosea yervamora</i>	-	-	3 (3)	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ficus carica</i>	-	-	7 (67)	-	-	-	-	-	-	-
<i>Heberdenia excelsa</i>	-	-	2 (4)	-	-	-	-	-	-	-
<i>Jasminum odoratissimum</i>	-	-	34 (77)	-	-	-	-	-	-	-
<i>Juniperus turbinata</i>	-	-	-	37 (101)	-	-	-	-	-	-
<i>Lycium intricatum</i>	1 (1)	2 (4)	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Myrica faya</i>	-	-	1 (1)	6 (15)	12 (28)	-	-	-	-	-
<i>Neochamaelea pulverulenta</i>	2 (3)	4 (4)	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Opuntia dillenii</i>	32 (88)	22 (38)	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Opuntia ficus-indica</i>	-	-	2 (4)	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pistacia atlantica</i>	-	-	3 (3)	-	-	-	-	-	-	-
<i>Plocama pendula</i>	31 (896)	8 (210)	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rhamnus crenulata</i>	-	-	15 (35)	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rubia fruticosa</i>	7 (46)	-	5 (9)	4 (77)	-	-	2 (2)	-	-	-
<i>Rubus ulmifolius</i>	-	-	-	3 (24)	4 (81)	33 (727)	1 (3)	-	-	-
<i>Spartocytisus supranubius*</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	9 (11)	9 (13)
<i>Visnea mocanera</i>	-	-	-	-	-	17 (46)	-	-	-	-
<i>Withania aristata</i>	3 (27)	-	9 (42)	-	-	-	-	-	-	-
% excrementos con semillas	70	38	65	52	16,4	50	2	0	9	9
% invertebrados/excremento (± d.t.)	22,90 (20,27)	20,50 (16,90)	15,50 (16,54)	15,80 (13,35)	53,16 (31,44)	59,30 (29,24)	48,90 (29,61)	56,60 (29,62)	73,20 (26,93)	56,10 (29,47)
Número de especies	6	5	10	4	2	2	2	0	1	1

En las áreas de monte-verde, las semillas de zarzadoras fueron las más abundantes en las dos zonas seleccionadas: Las Mercedes (74,3%) y en el Monte del Agua (94%). Aunque en menor número, destaca la presencia de semillas de fayas (*Myrica faya*) y de mocanes (*Visnea mocanera*), especies que son abundantes en las zonas de borde y en situaciones más xéricas del monte-verde, respectivamente. El número de excrementos que presentó alguna semilla varió en las dos zonas ( $\chi^2_1 = 17,91$ ;  $p \ll 0,001$ ), detectándose mayor número de excrementos con semillas en el caso del Monte del Agua (50%). En el análisis se seleccionaron aleatoriamente 79 excrementos del Monte del Agua para poder realizar la prueba estadística con los valores absolutos.

Aunque con frecuencias de aparición muy bajas, únicamente en el pinar de La Esperanza los lagartos consumieron algún tipo de fruto (*R. fruticosa* y *R. ulmifolius*). El número de excrementos que presentó semillas no varió de lo detectado en el otro tipo de pinar de carácter más xérico (Vilafior) ( $\chi^2_1 = 0,5$ ;  $p = 0,47$ ). Las dos zonas del retamar de cumbre se caracterizaron por la presencia de semillas de *S. supranubius* en igual frecuencia de aparición (9 excrementos en cada caso).

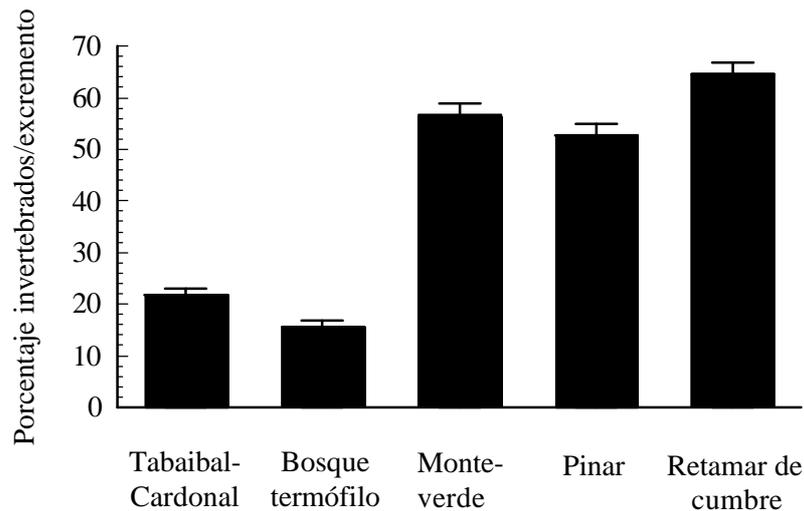
La importancia del componente vegetal (% en volumen de presencia de restos vegetales, fundamentalmente frutos) presentó diferencias significativas entre las diferentes formaciones vegetales ( $p = 0,005$ ) y entre localidades dentro de cada hábitat (término de localidad dentro de hábitat en el NESTED ANCOVA;  $p \ll 0,001$ ) (Tabla I.3). Al realizar los análisis por separado se detecta que las diferencias entre localidades (dentro de cada hábitat) se deben a la dos poblaciones del bosque de pinos (La Esperanza y Vilafior; ANCOVA;  $F = 7,29$ ;  $p = 0,001$ ) y las otras dos seleccionadas en el retamar de cumbre (Izaña y Cañada Blanca; ANCOVA;  $F = 9,10$ ;  $p \ll 0,001$ ).

Tabla I.3.- Resultado del análisis del NESTED ANCOVA del porcentaje en volumen (transformado angularmente) de restos vegetales (principalmente frutos) aparecidos en los excrementos de *G. galloti* en diferentes formaciones vegetales (5) y localidades (2 por cada formación vegetal). Ambos factores fueron incluidos como efectos fijos en el modelo. El diámetro de los excrementos (transformado logarítmicamente) es la covariante. \*\*\*  $p \ll 0,001$ .

Tratamiento	g.l.	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	p
Modelo	9	38,28	4,25	37,63	***
Entre hábitats	4	35,54	8,89	16,14	0,005

Entre localidades (hábitat)	5	2,75	0,55	4,87	***
Error	956	108,08	0,11		

Figura I.1.- Valores medios (+ 1 e.e.) del porcentaje en volumen de restos de invertebrados en los excrementos analizados de *G. galloti* en las cinco formaciones vegetales principales de Tenerife (2 localidades por tipo de vegetación). El número de excrementos analizados por formación vegetal fue de 200, excepto en las zonas de monte-verde, en las cuales se recolectaron 179 excrementos en el período abril-julio de 1995. Los datos obtenidos para cada localidad se indican en la Tabla I.2.



Los lagartos que habitan las zonas de monte-verde, pinares y retamares de cumbre, además se caracterizaron por presentar una dieta más insectívora (56,6%, 52,7% y 64,6% en volumen de restos de invertebrados, respectivamente), que los lagartos de las zonas bajas de las islas: tabaibal-cardonal (21,7%) y de transición (15,6%) (Figura I.1).

#### *Uso de frutos*

Para mostrar una visión más amplia de la importancia de los lagartos en la dispersión de semillas, en las Tablas I.4 y I.5 se expone un catálogo (preliminar) de aquellas especies vegetales (40 autóctonas y 11 introducidas) cuyos frutos carnosos son consumidos (y sus semillas dispersadas) por lagartos en diferentes situaciones. Esta lista se elaboró recolectando  $\approx$  6.000 excrementos de lagartos repartidos en las 5 formaciones principales de vegetación de Tenerife (50 excrementos x 4 veces al año x 4 localidades en cada formación vegetal), así como en lugares concretos de Tenerife (Cañada de la Grieta, Montaña del Cedro, La Fortaleza, Bco. Badajoz, Punta de Juan Centella, Bco. Cuevas Negras, Bco. Bujame, Bco. Toledo, etc.) y

Gran Canaria (Montaña Bandama, Bco. Los Cernícalos, Bco. Guayadeque, Los Tiles de Moya, Bco. La Aldea, Bco. Mogán, etc.), para completar la información de aquellas especies vegetales que son menos frecuentes (p.ej. *Bencomia exstipulata*, *Ruta pinnata*, *Solanum vespertilio*, *Juniperus cedrus*, *Kunkeliella retamoides*, *K. subsucculenta*, *Asparagus plocamoides*, etc.).

En primer lugar, de la lista destaca la ausencia de muchas especies vegetales del monte-verde (p.ej. *Laurus azorica*, *Persea indica*, *Apollonias barbujana*, *Ocotea foetens*, *Ilex perado*, *Pleioimeris canariensis*, etc.) y en segundo término, que una gran parte de las especies con frutos carnosos presentes en las otras formaciones vegetales de la isla (incluida las especies presentes en el retamar de cumbre) están siendo dispersadas por los lagartos. Aún teniendo en cuenta que algunas especies no fueron muestreadas exhaustivamente para conocer si sus frutos son consumidos por los lagartos (*Ephedra altissima*, *E. fragilis*, *E. major*, *Myrica rivas-martinezii*, *Sambucus palmensis*, *Bencomia brachystachya*, *B. sphaerocarpa*, *Rubus bollei*, *R. palmensis*, *Ruta microcarpa*, *R. oreojasme*, *Kunkeliella canariensis*, *K. psilotoclada*, *Osyris quadripartita*, *Sideroxylon marmulano*, *Solanum lidii*, *Normania nava*, *Asparagus fallax*, *A. asparagoides*, *A. nesiotis*, *A. horridus* y *Smilax canariensis*), como información preliminar se puede avanzar que el 80% de las familias de plantas que presentan frutos carnosos en las islas están siendo dispersadas por lagartos. Si se tiene en cuenta la categoría taxonómica de género, el porcentaje de éstos que son dispersados por los lagartos es del 64,4%. Estos datos dan una idea bastante aproximada de la importancia que presentan los lagartos en la dispersión de semillas de plantas vasculares en las islas.

Tabla I.4.- Catálogo preliminar de los taxones de plantas autóctonas de Canarias con frutos carnosos, cuyos frutos son consumidos por *G. galloti* en Tenerife. EM: endemismo macaronésico. EC: endemismo canario. ET: endémico de Tenerife. EGC: endémico de Gran Canaria. NE: no endémico. \* señalado por BARQUÍN & WILDPRET (1975) para *G. galloti* en La Palma. \*\* observado también para *G. stehlini* en Gran Canaria a excepción de *P. excelsa*, *A. plocamoides* y *S. gayae*, las cuales fueron detectadas únicamente en los excrementos de *G. stehlini*. \*\*\* en *G. galloti*, *G. stehlini* y *G. atlantica*. Semillas de *J. turbinata* también ha sido observadas en excrementos de *G. caesaris* (El Hierro). En el tipo de hábitat se indica en que tipo de formación vegetal es más frecuente (1: tabaibal-cardonal; 2: bosque termófilo; 3: monte-verde; 4: pinar y 5: matorral de cumbre).

Especies autóctonas	Familia	Distribución	Hábitat	Tipo de fruto
<i>Arbutus canariensis</i> Veill.	Ericaceae	EC	3	baya
<i>Asparagus arborescens</i> Willd.	Liliaceae	EC	1 y 2	baya
<i>Asparagus pastorianus</i> Webb et Berth.	"	NE	1	baya
<i>Asparagus plocamoides</i> Webb ex Svent.**	"	EC	2 y 4	baya
<i>Asparagus umbellatus umbellatus</i> Link	"	EM	1 y 2	baya
<i>Bencomia caudata</i> (Ait.) Webb et Berth.**	Rosaceae	EM	3	baya
<i>Bencomia exstipulata</i> Svent.	"	EC	5	baya
<i>Bosea yervamora</i> L.	Amaranthaceae	EC	2	baya
<i>Canarina canariensis</i> (L.) Vatke**	Campanulaceae	EC	3	baya
<i>Daphne gnidium</i> L.	Thymelaeaceae	NE	3 y 4	drupa
<i>Dracaena draco draco</i> (L.) L.	Dracaenaceae	EM	2	baya
<i>Dracunculus canariensis</i> Kunth **	Araceae	EM	3	baya
<i>Heberdenia excelsa</i> (Ait.) Banks ex DC.	Myrsinaceae	EM	2 y 3	baya
<i>Ilex canariensis</i> Poir.*	Aquifoliaceae	EM	3	baya
<i>Jasminum odoratissimum</i> L.	Oleaceae	EM	2	baya
<i>Juniperus cedrus</i> Webb et Berth.	Cupressaceae	EM	4 y 5	arcéstida
<i>Juniperus turbinata canariensis</i> Guss.	"	EC	2	arcéstida
<i>Kunkeliella retamoides</i> Santos	Santalaceae	ET	3	drupa
<i>Kunkeliella subsucculenta</i> Kämmer	"	ET	1	drupa
<i>Lycium intricatum</i> Boiss.***	Solanaceae	NE	1	baya
<i>Myrica faya</i> Ait.	Myricaceae	NE	3	baya
<i>Neochamaelea pulverulenta</i> (Vent.) Erdtm.**	Cneoraceae	EC	1	polidrupa
<i>Phoenix canariensis</i> Chab.**	Arecaceae	EC	1 y 2	baya
<i>Picconia excelsa</i> (Ait.) DC.**	Oleaceae	EM	3	drupa
<i>Pistacia atlantica</i> Desf.	Anacardiaceae	NE	2	baya
<i>Plocama pendula</i> Ait.**	Rubiaceae	EC	1	baya
<i>Rhamnus crenulata</i> Ait.	Rhamnaceae	EC	2	baya
<i>Rhamnus glandulosa</i> Ait.	"	EM	3	baya
<i>Rhamnus integrifolia</i> DC.	"	ET	2, 4 y 5	baya
<i>Rubia fruticosa</i> Ait.**	Rubiaceae	EM	1 y 2	baya
<i>Rubia peregrina</i> L.	"	NE	3	baya
<i>Rubus ulmifolius</i> Schott**	Rosaceae	NE	2 y 3	polidrupa
<i>Ruta pinnata</i> L. fil.	Rutaceae	EC	2	cápsula carnosa
<i>Semele androgyna</i> (L.) Kunth	Liliaceae	EM	3	baya

<i>Semele gayae</i> (Webb) Svent. et Kunk**	"	EGC	3	baya
<i>Smilax aspera</i> L.	"	NE	3	baya
<i>Solanum vespertilio</i> Ait.	Solanaceae	EC	1 y 2	baya
<i>Tamus edulis</i> Lowe	Dioscoreaceae	EM	2	baya
<i>Visnea mocanera</i> L. fil.	Theaceae	EM	3	cápsula carnosa
<i>Withania aristata</i> (Ait.) Pauq.	Solanaceae	NE	1 y 2	baya

Tabla I.5.- Catálogo preliminar de las especies de plantas con frutos carnosos introducidas en Canarias, cuyas semillas son dispersadas por *G. galloti* en Tenerife y *G. stehlini* en Gran Canaria. \* únicamente se han detectado semillas en los excrementos de *G. galloti*. \*\* también se ha detectado en excrementos de *G. atlantica* en Fuerteventura.

Especies introducidas	Familia
<i>Atriplex semibaccata</i> R.Br.**	Chenopodiaceae
<i>Ficus carica</i> L.**	Moraceae
<i>Ficus microcarpa</i> L.	Moraceae
<i>Morus nigra</i> L.	Moraceae
<i>Opuntia dillenii</i> (Ker-Gawl.) Haw.	Cactaceae
<i>Opuntia ficus-indica</i> (L.) Mill.	Cactaceae
<i>Phoenix dactylifera</i> L.	Arecaceae
<i>Rosa canina</i> L.*	Rosaceae
<i>Solanum lycopersicum</i> L.	Solanaceae
<i>Solanum nigrum</i> L.	Solanaceae
<i>Vitis vinifera</i> L.	Vitaceae

#### Variabilidad temporal de la dieta

Aunque los lagartos de Teno Bajo muestran una dieta eminentemente omnívora a lo largo de todo el año (el porcentaje medio de materia vegetal = 61,1%; d.t.= 32,1; n= 1.120 excrementos), la contribución de este componente muestra importantes variaciones temporales a lo largo de este ciclo anual (desde un 23,1% en enero, hasta un 79,3% en abril) (Tabla I.6). Los excrementos recolectados en los meses de diciembre y enero exhiben una presencia mayoritaria de invertebrados (> 73% en volumen) al compararla con el resto de los meses. Aunque no se dispone de información sistemática sobre el tamaño de los lagartos que fueron más activos en estos meses, el diámetro medio de los excrementos analizados junto con los datos de observación directa confirma que los excrementos de estos meses corresponden a ejemplares de menor talla (al compararlo con el resto de los meses) (Tabla I.6), y que además se caracterizan por presentar una dieta más insectívora. De hecho, existe una

relación significativa negativa entre el diámetro de los excrementos y el porcentaje (en volumen) de restos de invertebrados (correlación de PEARSON;  $r_p = -0,27$ ;  $p < 0,001$ ;  $n = 1.060$ ).

Tabla I.6.- Composición de la dieta de *G. galloti* en Teno Bajo (Tenerife) a lo largo de un ciclo anual (septiembre 1993-agosto 1994). Se indica la frecuencia de aparición de cada componente (FA) y el porcentaje (P) que corresponde al total de frutos (cocos en el caso de *N. pulverulenta*) o de invertebrados contabilizados cada mes (se excluyen los datos de Diplopoda y Gasteropoda). En la parte inferior se señala el número de excrementos analizados, su diámetro medio (mm), el porcentaje medio de materia vegetal, el número de especies de frutos carnosos detectadas, el porcentaje de excrementos asignados a cada una de las categorías propuestas y el valor del índice de correlación de SPEARMAN ( $r_s$ ) entre FA y P. Las semillas no identificadas corresponden a herbáceas (principalmente Poaceae y Fabaceae), no incluidas en el cálculo de P. En negrita se muestran los valores más elevados de cada componente en cada mes. # indica valores inferiores a 0,006%. \*  $p < 0,05$ ; \*\*  $p < 0,001$ ; "ns": no significativa.

	Septiembre		Octubre		Noviembre		Diciembre		Enero		Febrero	
	FA	P										
<b>COMPONENTE VEGETAL</b>												
<i>Atriplex semibaccata</i>	1	0,3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lycium intricatum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2,5	15,1
<i>Neochamaelea pulverulenta</i>	-	-	1	0,7	-	-	1,1	2,4	-	-	-	-
<i>Opuntia dillenii</i>	18	0,1	11	0,1	14	0,4	11,5	0,4	-	-	1,2	0,01
<i>Plocama pendula</i>	<b>44</b>	<b>78,2</b>	<b>37</b>	<b>89,9</b>	<b>18</b>	<b>70,9</b>	<b>16,1</b>	<b>75,4</b>	-	-	-	-
<i>Rubia fruticosa</i>	29	20,8	11	9,4	12	26,3	6,9	20,9	1,9	100	<b>23,5</b>	<b>84,7</b>
<i>Withania aristata</i>	4	0,6	-	-	2	2,3	2,3	1,2	-	-	2,5	0,2
Semillas no identificadas	6	-	3	-	2	-	-	-	-	-	<b>27,2</b>	-
<b>COMPONENTE ANIMAL</b>												
Coleoptera	9	14,5	6	5,3	5	2,9	12,6	13,5	17,3	7,9	<b>14,8</b>	42,8
Hemiptera	4	6,4	2	1,8	-	-	3,4	3,1	1,9	0,9	1,2	3,6
Diplopoda	2	-	-	-	1	-	-	-	1,9	-	1,2	-
Diptera	-	-	-	-	-	-	1,1	1,0	3,8	1,8	-	-
Formicidae	<b>18</b>	<b>67,7</b>	<b>20</b>	<b>88,6</b>	<b>18</b>	<b>90,9</b>	<b>33,3</b>	<b>80,2</b>	<b>30,8</b>	<b>85,0</b>	11,1	<b>50,0</b>
Otros Hymenoptera	-	-	2	1,8	4	5,1	-	-	-	-	1,2	3,6
Orthoptera	2	3,2	1	0,9	2	1,1	1,1	1,0	-	-	-	-
Araneae	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Gasteropoda	-	-	1	-	2	-	-	-	1,9	-	1,2	-
Restos no identificados	4	6,4	-	-	-	-	1,1	1,0	5,8	2,6	-	-
Nº de excrementos analizados	100		100		100		87		52		81	
Diámetro medio ( $\pm$ d.t.)	5,2 $\pm$ 1,1		5,1 $\pm$ 1,1		4,5 $\pm$ 1,3		3,9 $\pm$ 1,3		3,2 $\pm$ 1,1		3,9 $\pm$ 1,6	
% de materia vegetal ( $\pm$ d.t.)	66,5 (22,1)		56,1 (31,8)		49,1 (32,5)		26,1 (31,8)		23,1 (33,3)		54,8 (37,6)	
Nº especies frutos/mes	5		4		4		5		1		4	

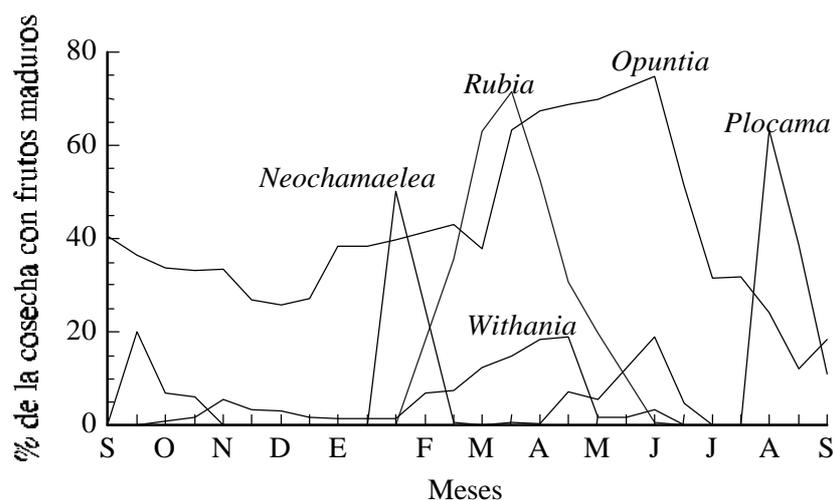
% excrementos con:						
materia vegetal	99	97	92	60,9	44,2	81,5
sólo materia vegetal	8	8	8	4,6	3,8	7,4
con hojas y flores	22	31	53	35,6	42,3	54,3
con restos de frutos	79	54	40	29,9	1,9	27,2
con restos de artrópodos	92	92	92	95,4	96,2	92,6
con sólo artrópodos	1	3	8	39,1	55,8	18,5
r <sub>s</sub>	0,65*	0,69*	0,60 ns	0,68*	0,29 ns	0,83*

Tabla I.6 (continuación)

	Marzo		Abril		Mayo		Junio		Julio		Agosto	
	FA	P										
<b>COMPONENTE VEGETAL</b>												
<i>Atriplex semibaccata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lycium intricatum</i>	1	3,4	-	-	5	12,1	-	-	-	-	-	-
<i>Neochamaelea pulverulenta</i>	1	0,3	-	-	-	-	2	1,3	12	6,3	3	1,2
<i>Opuntia dillenii</i>	-	-	1	#	1	#	19	0,2	23	0,2	27	0,2
<i>Plocama pendula</i>	1	0,9	-	-	-	-	1	0,2	9	8,3	<b>40</b>	<b>58,4</b>
<i>Rubia fruticosa</i>	<b>72</b>	<b>94,8</b>	<b>94</b>	<b>98,4</b>	<b>84</b>	<b>86,9</b>	<b>68</b>	<b>95,3</b>	<b>52</b>	<b>84,1</b>	33	38,8
<i>Withania aristata</i>	8	0,5	10	1,5	9	1,2	12	2,9	5	0,9	7	1,3
Semillas no identificadas	15	-	4	-	11	-	5	-	3	-	1	-
<b>COMPONENTE ANIMAL</b>												
Coleoptera	<b>9</b>	<b>34,6</b>	11	17,2	15	12,8	12	11,3	16	7,6	18	14,4
Hemiptera	-	-	5	9,4	9	8,0	5	5,2	4	1,9	6	4,0
Diplopoda	1	-	4	-	-	-	1	-	-	-	-	-
Diptera	-	-	1	1,6	1	0,8	-	-	-	-	-	-
Formicidae	<b>9</b>	<b>53,8</b>	<b>20</b>	<b>62,5</b>	<b>27</b>	<b>71,2</b>	<b>30</b>	<b>74,8</b>	<b>51</b>	<b>86,6</b>	<b>37</b>	<b>81,1</b>
Otros Hymenoptera	1	3,8	2	3,1	3	2,4	7	6,1	3	0,8	-	-
Orthoptera	2	7,7	3	4,7	4	3,2	1	0,9	4	1,9	1	0,6
Araneae	-	-	1	1,6	1	0,8	1	0,9	1	1,9	-	-
Gasteropoda	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Restos no identificados	-	-	-	-	1	0,8	1	0,9	-	-	-	-
Nº de excrementos analizados	100		100		100		100		100		100	
Diámetro medio ( $\pm$ d.t.)	4,6 $\pm$ 1,1		4,9 $\pm$ 1,1		5 $\pm$ 1		5,2 $\pm$ 1,3		5,9 $\pm$ 1,4		5,7 $\pm$ 0,9	
% de materia vegetal ( $\pm$ d.t.)	74,3 (23,8)		79,3 (19,1)		72,2 (23,3)		74,8 (23,8)		60,3 (30,2)		72,3 (22,5)	
Nº especies frutos/mes	5		3		4		5		5		5	
% excrementos con:												
materia vegetal	99		100		100		100		98		99	
sólo materia vegetal	11		22		14		16		8		6	
con hojas y flores	24		7		12		23		18		17	
con restos de frutos	67		95		89		79		82		78	
con restos de artrópodos	89		78		86		84		92		94	
con sólo artrópodos	1		0		0		0		2		1	
r <sub>s</sub>	0,75*		0,79*		0,92**		0,66*		0,54 ns		0,72*	

No obstante, si se elimina la variabilidad de aparición de materia vegetal sujeta al diámetro de los excrementos colectados, se observan diferencias significativas entre meses (transformación angular; ANCOVA;  $F= 30,39$ ; g.l.= 11, 1.019;  $p \ll 0,001$  usando el diámetro de los excrementos -transformado logarítmicamente- como covariante). Esto último indica que aunque el tamaño de los excrementos analizados difieran en diámetro a lo largo de estos meses (transformación logarítmica; ANOVA;  $F= 36,3$ ; g.l.= 11, 1.019;  $p \ll 0,001$ ), existe una marcada variabilidad en la importancia del componente vegetal en los lagartos de Teno Bajo a lo largo del año. Estas diferencias deben estar asociadas a la disponibilidad de frutos carnosos (elemento principal en el componente vegetal de la dieta de los lagartos) a lo largo del año (Figura I.2).

Figura I.2.- Curvas de disponibilidad (% de la cosecha ) de frutos maduros a lo largo de un ciclo anual en el Bco. Las Cuevas (Teno Bajo, Tenerife). En el eje de abcisas se indica las iniciales de los meses a partir de septiembre (S) de 1993.



Esta variación del componente vegetal queda patente si se considera que son estos meses (diciembre y enero) los que presentan un menor número de excrementos con algún tipo

de materia vegetal (<60%), mientras que el resto de los meses (con excepción de febrero) los excrementos presentaron un valor superior al 90% de este componente, siendo máximo (100%) en abril, mayo y junio (Tabla I.6).

El período comprendido entre noviembre y febrero se caracterizó por una mayor frecuencia de aparición de hojas y flores frente al otro componente vegetal (frutos). Durante estos meses, además, se apreció una menor disponibilidad de frutos carnosos (Figura I.2) y una mayor presencia de herbáceas anuales (principalmente Poaceae y Fabaceae).

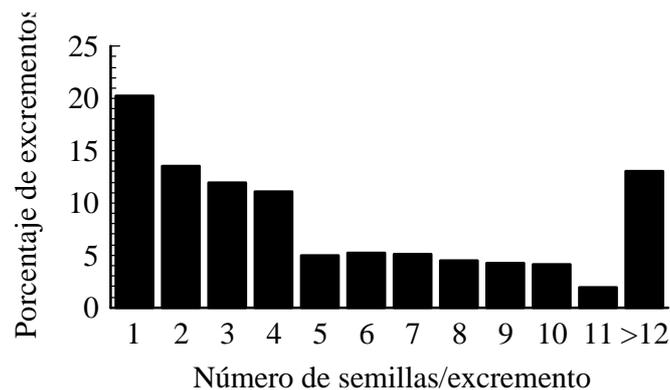
Se contabilizaron un total de 4.710 semillas en los 1.120 excrementos analizados en este período. De ellas, el 49,8% pertenecieron a *R. fruticosa* y el 28,3% a *P. pendula*. Les siguen en orden de abundancia las semillas de *L. intricatum* (9,7%), *W. aristata* (5,6%), *O. dilleni* (4,7%) y, por último, *N. pulverulenta* (0,5%). El número de especies vegetales con frutos carnosos presentes en cada mes varió desde 1 en enero hasta 5 en los meses de septiembre, diciembre, marzo, junio, julio y agosto. Según esto, en los meses estivales los lagartos consumen una mayor diversidad (riqueza de especies) de frutos. No obstante, aún habiendo un solapamiento en la fenología de fructificación de las especies vegetales (Figura I.2), un porcentaje mayoritario (83,7%) de los excrementos que presentaron alguna semilla en su interior contenían tan sólo diásporas de una única especie vegetal, mientras que el 16,2% mostraron semillas de dos especies y tan sólo un 1,9% de los excrementos contenían semillas de tres especies diferentes a la vez. En la Tabla I.7 se muestran las características de los frutos consumidos en Teno Bajo.

El número medio de semillas/excremento varió entre  $0,02 \pm 0,1$  (enero) y  $6,6 \pm 9,8$  en septiembre. El valor más elevado fue detectado en un excremento recolectado en mayo (con un total de 154 semillas de *L. intricatum*). De la totalidad de los excrementos analizados, el 64,6% presentaban en su interior alguna semilla de especies vegetales con frutos carnosos. La mayor contribución se observó en aquellos excrementos con tan sólo una semilla/excremento (20,3%), disminuyendo paulatinamente la frecuencia de excrementos a medida que se incrementaba el número de semillas/excremento: el 13,5% presentaban 2 semillas, el 12% incluían 3, y así sucesivamente (Figura I.3).

Tabla I.7.- Características de los frutos consumidos por *G. galloti* en Teno Bajo (Tenerife). Todas las especies son arbustivas excepto *A. semibaccata* que es una especie herbácea introducida. Las longitudes están dadas en milímetros y los pesos en gramos.

Especies	Color	Longitud	Diámetro	Peso fresco	Peso seco	% agua	Número semillas/fruto	Peso seco 1 semilla
<i>R. fruticosa</i>	translúcido	7,50	5,60	0,20	0,004	81,50	1,4	0,007
<i>W. aristata</i>	naranja	9,32	9,63	0,51	0,190	62,70	9,3	0,010
<i>N. pulverulenta</i>	rojo grisáceo	9,82	10,58	0,64	0,400	37,50	1,0	0,378
<i>L. intricatum</i>	rojo	7,75	5,17	0,12	0,086	71,72	6,5	0,003
<i>O. dillenii</i>	rojo púrpura	45,60	34,60	30,37	6,250	80,00	89,6	0,037
<i>P. pendula</i>	translúcido	3,17	3,53	0,03	0,008	70,24	2,4	0,001
<i>A. semibaccata</i>	rojo	3,67	2,64	0,09	0,003	68,75	1,0	0,001

Figura I.3.- Distribución de frecuencias del número de semillas por excremento de *G. galloti* en el Bco. Las Cuevas (Teno Bajo, Tenerife). Los porcentajes están calculados a partir del total de excrementos analizados a lo largo del ciclo anual (n= 1.120).



Transformando los valores del número de semillas a su equivalente en cantidad de frutos consumidos, se obtiene un total de 2.354 frutos. De éstos, el 71,2% correspondió a *R. fruticosa*, seguido en orden de importancia por *P. pendula* (23,6%), *L. intricatum* (2,9%), *W. aristata* (1,19%), *N. pulverulenta* (0,9%) y por último *O. dillenii* (0,1%).

La representación de cada especie de fruto en la dieta varió mensualmente en función de su disponibilidad (Figura I.2). En el período agosto-diciembre *P. pendula* constituyó la especie predominante, mientras que *R. fruticosa* lo fue en el período comprendido entre los meses de febrero y julio (Tabla I.6). El alto valor del porcentaje (P) aparecido de *R. fruticosa* en enero (100%) se debe a que fue la única especie detectada en este mes.

En los casos de *R. fruticosa* y *P. pendula*, los altos valores de los dos índices utilizados

para conocer la contribución de cada tipo de recursos en la dieta (FA y P), ponen de manifiesto la importancia de éstos en la dieta de *G. galloti*. Una elevada proporción de los individuos de *G. galloti* consume frutos en un período dado del ciclo anual y, además, éstos constituyen la base de la dieta frugívora.

De las 4.710 semillas encontradas, sólo 126 aparecieron dañadas externamente (46 de *P. pendula*, 43 de *R. fruticosa*, 22 de *O. dillenii*, 13 de *W. aristata* y 2 de *L. intricatum*). No obstante, estos valores son insignificantes si se tiene en cuenta su relación porcentual respecto al total de semillas aparecidas de cada especie vegetal. Esto hace que tan sólo un 3,4% de *P. pendula*, 1,8% de *R. fruticosa*, 9,9% de *O. dillenii*, 4,9% de *W. aristata* y 0,4% de *L. intricatum* fueron dañadas en algún modo por la acción de los lagartos al consumir sus frutos.

Con respecto al componente animal, las hormigas constituyeron la presa más frecuente (FA) con excepción de los meses de febrero y marzo, en los cuales los coleópteros fue el grupo que apareció en mayor (febrero) o igual (marzo) número de excrementos. No obstante, si se tiene en cuenta el componente más abundante en los excrementos (P), se observa que fueron las hormigas las presas que dominaron en la dieta de los lagartos a lo largo de todo el año. Los escarabajos presentaron una contribución importante (aunque inferior a las hormigas) en los excrementos colectadas durante febrero (42,8% de las presas contabilizadas este mes). A diferencia del resto de invertebrados, estos dos grupos estuvieron presentes en los excrementos a lo largo de los doce meses analizados. Del total del número de invertebrados contabilizados a lo largo de este ciclo anual (1.313), las hormigas y escarabajos contribuyeron en un 91,2%, lo cual indica su importancia en relación al resto de invertebrados consumidos.

Los altos valores detectados en el coeficiente de correlación entre FA y P en la gran mayoría de los meses (9 de 12), indican que los componentes más frecuentes (FA) son además encontrados en las mayores proporciones en los excrementos (P). Según esta consideración, la elevada abundancia relativa de un tipo de alimento determinado no es consecuencia de encontrar muchos individuos de este grupo en pocos excrementos, sino que se encuentra ampliamente repartido entre todos los excrementos analizados.

Como una medida de la eficacia en la utilización de excrementos en los análisis de dieta, frente al contenido del tracto digestivo (estómago e intestino), se observó que no existen diferencias significativas tanto en el porcentaje de materia vegetal (transformación angular; ANOVA;  $F= 0,016$ ; g.l.= 1, 118;  $p= 0,89$ ) como en el número de semillas de *P. pendula*

contabilizadas (transformación logarítmica; ANOVA;  $F= 0,44$ ; g.l.= 1, 115;  $p= 0,51$ ) cuantificado por los dos tratamientos. Además lagartos de mayor tamaño no necesariamente presentan una mayor cantidad de materia vegetal (por unidad de volumen) en el tracto digestivo (correlación de SPEARMAN;  $r_p = 0,22$ ;  $p= 0,09$ ;  $n= 60$ ), aunque sí una mayor cantidad de semillas ( $r_p = 0,28$ ;  $p= 0,036$ ). No obstante, no existe una diferencia entre sexos al eliminar la variabilidad sujeta al tamaño de los lagartos (ANCOVA; porcentaje de materia vegetal:  $F= 2,23$ ; g.l.= 2, 56;  $p= 0,12$ . número de semilla:  $F= 2,05$ ; g.l.= 2, 53;  $p= 0,14$ ; utilizando la longitud hocico-cloaca como covariante).

En resumen, estos resultados indican, en primer lugar, que el análisis de los excrementos refleja la dieta de los lagartos y, en segundo lugar, que tanto machos como hembras de diferentes tamaños consumen materia vegetal (frutos de *P. pendula* en este caso) al menos en este mes (agosto). Aunque el número de invertebrados aparecidos en los dos grupos de datos difieren en número (14 en las muestras del contenido gástrico y 8 en los excrementos), no se detectaron diferencias significativas entre ambos grupos ( $\chi^2_{1= 0,37}$ ;  $p= 0,54$ ). No obstante, aunque en los contenidos gástricos examinados en agosto no se apreciaron restos de invertebrados de cuerpos blandos (p.ej. solífugos, colémbolos, ácaros, larvas de varios grupos, etc.), hay que tener en cuenta que estos grupos de invertebrados quedarían infravalorados en los análisis de los excrementos realizados.

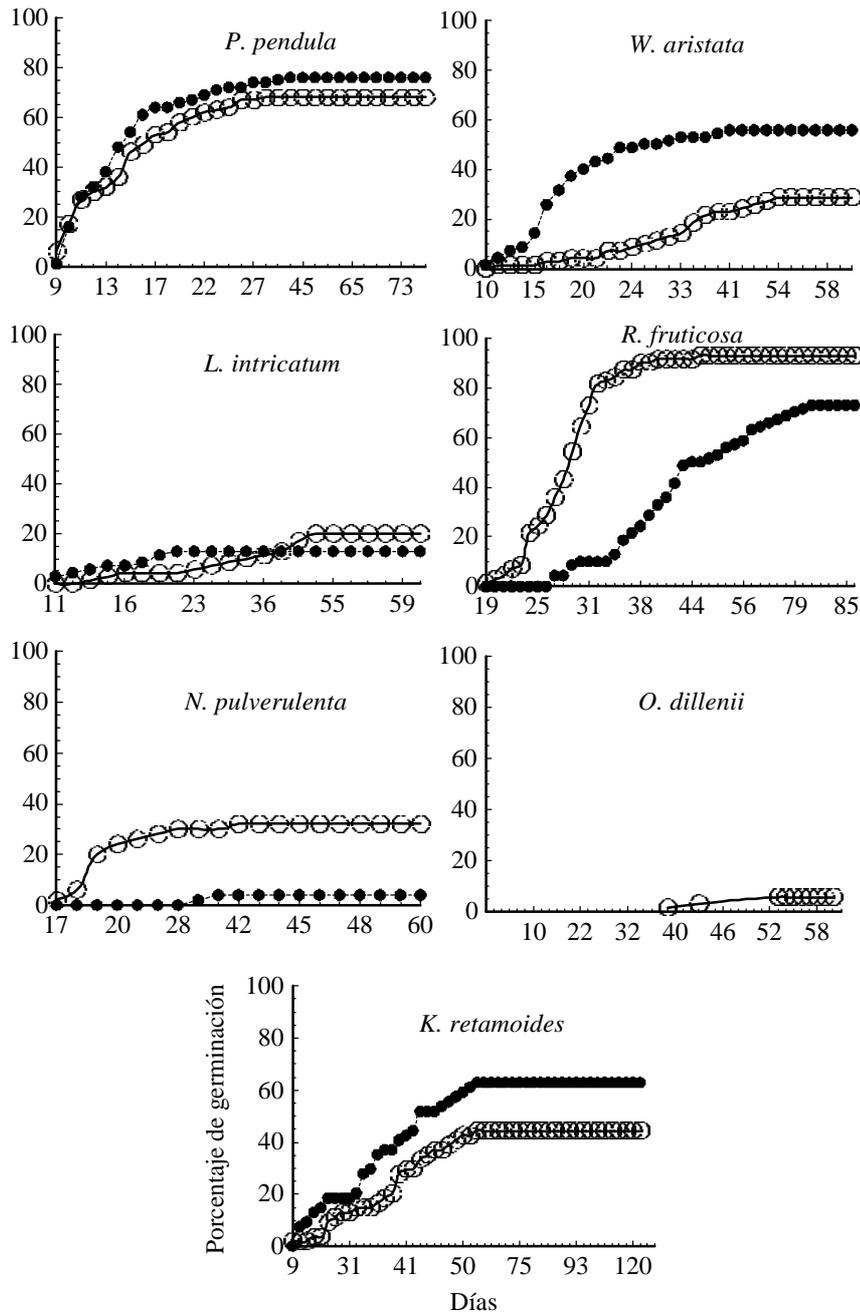
### *Tratamiento digestivo*

En la Tabla I.8 y Figura I.4 se exponen los resultados obtenidos en las experiencias de germinación realizadas con las especies presentes en Teno Bajo y *K. retamoides* (Bco. Badajoz, Güímar). De los resultados obtenidos se desprenden diferencias en el tratamiento digestivo para cada especie vegetal. Únicamente *W. aristata* mostró un incremento en el porcentaje final de germinación en las semillas que previamente habían pasado por el tracto digestivo de *G. galloti* frente a las semillas "Control" ( $p= 0,002$ ).

Tabla I.8.- Resultados obtenidos en las pruebas de germinación sobre semillas que habían pasado el tracto digestivo de los lagartos (*Gallotia*) y aquellas colectadas directamente de las plantas (Control). Se indica el valor del estadístico  $\chi^2$ , excepto para *O. dillenii* en el que se utilizó la prueba exacta de FISHER. Las semillas de ambos tratamientos fueron recolectadas en el Bco. Las Cuevas (Teno Bajo) a excepción de *K. retamoides*, que fue en un pequeño reducto de vegetación de monte-verde en el Bco. de Badajoz (Güímar). \*\*\*  $p < 0,001$ . n= número de semillas sembradas por tratamiento.

Especies	n	% germinación			
		<i>Gallotia</i>	Control	$\chi^2_1$	p
<i>Rubia fruticosa</i>	70	67,1	92,9	15,31	***
<i>Neochamaelea pulverulenta</i>	50	4,0	32,0	11,44	***
<i>Withania aristata</i>	70	55,7	28,6	9,49	0,002
<i>Lycium intricatum</i>	70	14,3	20,0	0,45	0,50
<i>Opuntia dillenii</i>	70	0	5,7	-	0,12
<i>Plocama pendula</i>	108	70,4	62,9	0,83	0,36
<i>Kunkeliella retamoides</i>	54	62,9	44,4	0,08	0,08

Figura I.4.- Porcentaje acumulado de germinación de semillas en función del tratamiento: "Control" (semillas colectadas en las plantas; O) y "Gallotia" (colectados en excrementos de *G. galloti*; ●). El número de semillas sembradas por tratamiento fue de 70, excepto en *N. pulverulenta* (n= 50), *P. pendula* (n= 108) y *K. retamoides* (n= 54). Véase Tabla I.8.



Lo contrario fue detectado en *R. fruticosa* y *N. pulverulenta* ( $p < 0,001$ ). No se observó ningún efecto significativo en el resto de las especies (*L. intricatum*, *O. dillenii*, *P. pendula* y *K. retamoides*), aunque se detecta un incremento (no significativo) en el porcentaje de germinación en las semillas de *P. pendula* (7,5%) y *K. retamoides* (18,5%) que previamente habían pasado el tracto digestivo de *G. galloti* (Figura I.4).

Con respecto a las tasas de germinación, las semillas de *W. aristata*, *L. intricatum* y *K. retamoides* recogidas de los excrementos de los lagartos germinaron significativamente antes que las semillas control (prueba de KOLMOGOROV-SMIRNOV;  $Z = 4,26$ ;  $p < 0,001$ ;  $Z = 2,0$ ;  $p =$

0,001 y  $Z= 3,04$ ;  $p << 0,001$ , respectivamente). En los casos de *R. fruticosa* y *N. pulverulenta* se observa lo contrario ( $Z= 4,72$ ;  $p << 0,001$  y  $Z= 3,47$ ;  $p << 0,001$ ). Para *P. pendula* no se detecta diferencias significativas en las tasas de germinación entre los dos tratamientos ( $Z= 0,88$ ;  $p= 0,41$ ), la cual queda patente al observar que las distribuciones acumulativas de los datos obtenidos en ambos tratamientos están muy próximos entre sí (Figura I.4).

En las pruebas de viabilidad efectuadas, únicamente *N. pulverulenta* y *L. intricatum* mostraron un mayor porcentaje de embriones viables en las semillas "Control" (prueba de la  $G= 10,85$ ;  $p << 0,001$ ;  $n= 59$  y  $G= 11,58$ ;  $p << 0,001$ ;  $n= 108$ , respectivamente). Para el resto de las especies no se detectaron diferencias significativas entre tratamientos.

**Sección I.2**  
**Adaptaciones digestivas de los lagartos canarios**  
**(g. Gallotia) a una dieta herbívora**

## MÉTODOS

Los lagartos y excrementos estudiados en el presente capítulo fueron colectados en julio de 1994 en tres localidades diferentes repartidas en dos islas del archipiélago canario: *Gallotia atlantica* en Fuerteventura (Tetir) y *Gallotia galloti* en dos hábitats diferentes en la isla de Tenerife (Teno Bajo e Izaña). Para una breve descripción de estas localidades véase el apartado de Áreas de estudio.

Para cuantificar la importancia de la materia vegetal en la dieta en cada una de estas localidades (denominadas de ahora en adelante como Teno Bajo, Izaña y Tetir), se colectaron y almacenaron individualmente un total de 150 excrementos recientes de lagartos para su posterior análisis en el laboratorio. El método empleado para cuantificar cada uno de los componentes de la dieta fue el mismo utilizado en la Sección I.1.

Los experimentos realizados para conocer el tiempo de tránsito por el tubo digestivo (abreviado como TT en el resto del texto) fueron realizados usando 20-21 ejemplares de lagartos (12 machos y 9 hembras de Teno Bajo e Izaña; 11 machos y 9 hembras de Tetir). El experimento se llevó a cabo durante el período comprendido entre agosto y principio de octubre 1994.

Los lagartos fueron instalados en cajas individuales (32 x 23 x 22 cm), y dispusieron de comida *ad libitum* consistente en grillos y saltamontes (Orthoptera), larvas de escarabajos (Coleopterae), frutos de Balo (*Plocama pendula*, Rubiaceae) y tomates (*Solanum lycopersicum*, Solanaceae). Estas cajas se situaron en una habitación donde la temperatura del aire osciló entre 28°C y 32°C (mantenidas con una estufa controlada por un termostato) y con un período de luz artificial (fluorescente) de 12 h al día. Cada individuo fue aclimatado a estas condiciones al menos durante 20 días antes de la realización de las experiencias. Este rango de temperaturas fue elegido teniendo en cuenta la temperatura operativa de estos lagartos (véase DÍAZ 1994 para *G. galloti* y MÁRQUEZ *et al.* 1997 para *G. atlantica*).

A cada uno de los lagartos, se les administraba 2 bolas coloreadas de pequeño tamaño (diámetro= 3 mm y peso= 0,02 g), mezcladas con comida para que fuesen tragadas y la actividad digestiva diera comienzo. Las cajas se revisaron cada 3-4 horas y los excrementos aparecidos fueron disgregados para detectar la presencia de los marcadores. Por ello, para cada lagarto se obtuvo el valor medio del TT de las dos bolitas (desde que éstas eran tragadas por los lagartos hasta su aparición en los excrementos). Como algunas bolitas aparecieron de

forma individual en las cajas, posiblemente regurgitadas al poco tiempo de ser ingeridas, sólo fueron tenidos en cuenta los datos de aparición de bolitas en excrementos.

Al principio y final de las experiencias se midió el peso de los ejemplares. El peso se mantuvo estabilizado en los individuos colectados en Tetir (test de WILCOXON,  $Z= 1,53$ ;  $p= 0,12$ ;  $n= 20$ ) y en Izaña ( $Z= 1,08$ ;  $p= 0,27$ ;  $n= 21$ ), mientras que en los lagartos de Teno Bajo se detectó un ligero aumento de su peso (2,8 g) al final de la experiencia ( $Z= 3,17$ ;  $p= 0,002$ ;  $n= 21$ ). También se midió la longitud hocico-cloaca (abreviado como LHC a lo largo de la memoria) de los lagartos usados en estos experimentos.

Para conocer hasta qué punto los datos de TT obtenidos en el laboratorio reflejaban lo ocurrido en condiciones naturales, se realizó una serie de experimentos paralelos en la localidad de Teno Bajo (Bco. de Las Cuevas). Para ello, se colocaron 13 lagartos adultos en jaulas individuales con disponibilidad de comida *ad libitum* (la misma que la utilizada en el laboratorio) en condiciones de sol/sombra. A estos lagartos, también se les administró junto con la comida, dos bolitas pequeñas.

Como el TT está relacionado con la LHC, los lagartos del campo (Teno Bajo) fueron seleccionados de tal manera que no presentasen diferencias significativas de talla con respecto a los del laboratorio ( $\bar{x}= 111,19$  mm; d.t.= 10,4;  $n= 21$  en laboratorio y  $\bar{x}= 104,85$  mm; d.t.= 10,81;  $n=13$  en Teno Bajo) (MANN WHITNEY;  $Z= 1,76$ ;  $p= 0,079$ ).

A partir de un determinado grupo de lagartos de cada localidad, se tomaron diversos datos biométricos externos e internos (anchura de la comisura bucal, anchura del píleo, longitud del píleo, longitud del intestino, peso del estómago después de vaciar su contenido, y peso del hígado). Además se contabilizó el número de dientes y cúspides en el maxilar y dentario de los lagartos de estas localidades (1 hemimandíbula y 1 hemimaxila por cada ejemplar). El número de dientes incluyeron también a aquellos alvéolos dentales que se encontraban vacíos.

Para evitar posibles variaciones estacionales del tracto digestivo modulado por el tipo de dieta, sólo se tuvieron en cuenta lagartos colectados en julio para su posterior análisis.

## ANÁLISIS DE DATOS

Al igual que en la sección anterior, la comparación del porcentaje de material vegetal en los excrementos en las diferentes localidades (con transformación angular) fue analizada mediante ANOVA. Para el caso concreto de las dos poblaciones de Tenerife se utilizó un análisis de la covarianza, siendo el diámetro de los excrementos, transformado logarítmicamente, la covariante. De esta manera, se controlaría el efecto que podría ocasionar una recolección de excrementos de diferentes tamaños en estas dos localidades pertenecientes a lagartos con tallas desiguales.

Para excluir el efecto alométrico en los análisis de las variables anatómicas y fisiológicas consideradas, se realizó un análisis de regresión simple tomando como variable dependiente a cada una de las variables por separado y como variable independiente a la longitud hocico-cloaca (LHC). Estas variables fueron transformadas logarítmicamente previamente a la realización de las regresiones. Este análisis se realizó con los datos de las tres poblaciones conjuntamente, utilizándose como variables dependientes en los análisis subsiguientes los residuos estimados en cada recta de regresión. La justificación de la utilización de los datos conjuntos de las tres poblaciones está apoyada por el hecho de que los términos de interacción (localidad x LHC) en el ANCOVA (utilizando la LHC como covariante y cada localidad como efecto principal) no fueron significativos en cada una de las variables ( $p > 0,11$  en todos los casos). Este resultado indica la similitud de las pendientes en las tres poblaciones.

El uso de esta técnica analítica está justificado porque el uso de cocientes (tamaño órgano/LHC) no elimina totalmente el efecto alométrico en las variables medidas. De hecho, se detectó tendencias significativas entre estos cocientes y la LHC en muchos de los índices (correlación de SPEARMAN;  $p < 0,05$ ), lo cual indica que el efecto del tamaño corporal no está eliminado del todo con el uso de estos cocientes. Véase una crítica a su uso en los estudios de PACKARD & BOARDMAN (1987 y 1988).

Para confirmar los resultados obtenidos en los análisis efectuados (al comparar el tamaño de los órganos entre las tres poblaciones al utilizar los residuos del tamaño), además se realizó un análisis multivariable de la varianza (MANOVA) y un análisis factorial de la matriz de correlación de las variables transformadas logarítmicamente (LHC, peso estómago e hígado, longitud intestino y número de dientes y cúspides), utilizándose la rotación Varimax como

método de extracción de los factores en el Análisis de Componentes Principales. Para la comparación entre las poblaciones únicamente se utilizaron aquellos Factores en los que la LHC tuviese poca importancia (valores bajos en las puntuaciones factoriales de las variables: < 0,3). Para las comparaciones entre localidades se usaron como variables dependientes las puntuaciones factoriales (*factor scores*) de las observaciones (lagartos).

En aquellos casos en que las variables no cumplían los requerimientos paramétricos (normalidad y homocedasticidad) se utilizaron pruebas no paramétricas (SIEGEL 1990). El tipo de análisis y la transformación (si procede) realizado se indica para cada caso. Todos los análisis efectuados en esta sección se realizaron con el programa informático SPSS (NORUSIS 1992), siguiendo los protocolos expuestos en SOKAL & ROLF (1979), ZAR (1984), BISQUERRA (1989) y SIEGEL (1990).

## RESULTADOS

### *Composición y variación espacial de la dieta*

El porcentaje de materia vegetal (frutos, flores y hojas) aparecido en los excrementos analizados, presentó diferencias significativas entre las tres localidades estudiadas (Teno Bajo, Izaña y Tetir) (transformación angular; ANOVA;  $F= 207,34$ ; g.l.= 2, 447;  $p \ll 0,001$ ; Tabla I.9).

El componente vegetal fue significativamente más importante en la dieta de los lagartos de Teno Bajo ( $\bar{x}= 78,84\%$  del volumen; d.t.= 19,6; n= 150) frente a lo observado para los ejemplares de Izaña ( $\bar{x}= 20,6\%$ ; d.t.= 25,39; n= 150) y Tetir ( $\bar{x}= 28,27$ ; d.t.= 30,49; n= 150) (prueba de SCHEFFÉ;  $p \ll 0,001$ ). La distribución de frecuencias del porcentaje de materia vegetal mostró una tendencia similar en las muestras de Izaña y Tetir (menor número de excrementos con porcentajes altos de materia vegetal), frente a las de Teno Bajo (mayor número de excrementos con elevados valores en el componente vegetal) (Figura I.5).

En el caso de las dos localidades analizadas en Tenerife, estas diferencias pueden estar condicionadas por sesgos a la hora de coleccionar los excrementos (p.ej. un muestreo más representativo de lagartos de menor tamaño en Izaña frente a Teno Bajo). Sin embargo, el patrón de diferencias intrainisulares se mantuvo constante aún controlando el efecto de la diferencias entre los diámetros de los excrementos analizados ( $\bar{x}= 5,88$ ; d.t.= 1,27 en Teno Bajo y  $\bar{x}= 4,51$ ; d.t.= 1,29 para Izaña) (transformación angular; ANCOVA;  $F= 221,04$ ; g.l.= 1, 288;  $p \ll 0,001$ ).

Aunque la diferencia de porcentajes de este componente vegetal es menos notoria (sólo un 7,7%), también se detectan diferencias significativas entre los excrementos de Tetir e Izaña (prueba de SCHEFFÉ;  $p= 0,028$ ; Figura I.5), teniendo una dieta algo más insectívora los lagartos que habitan el retamar de cumbre (Izaña) frente a los que viven en las llanuras estepáricas de Fuerteventura (Tetir), al menos en la época estudiada.

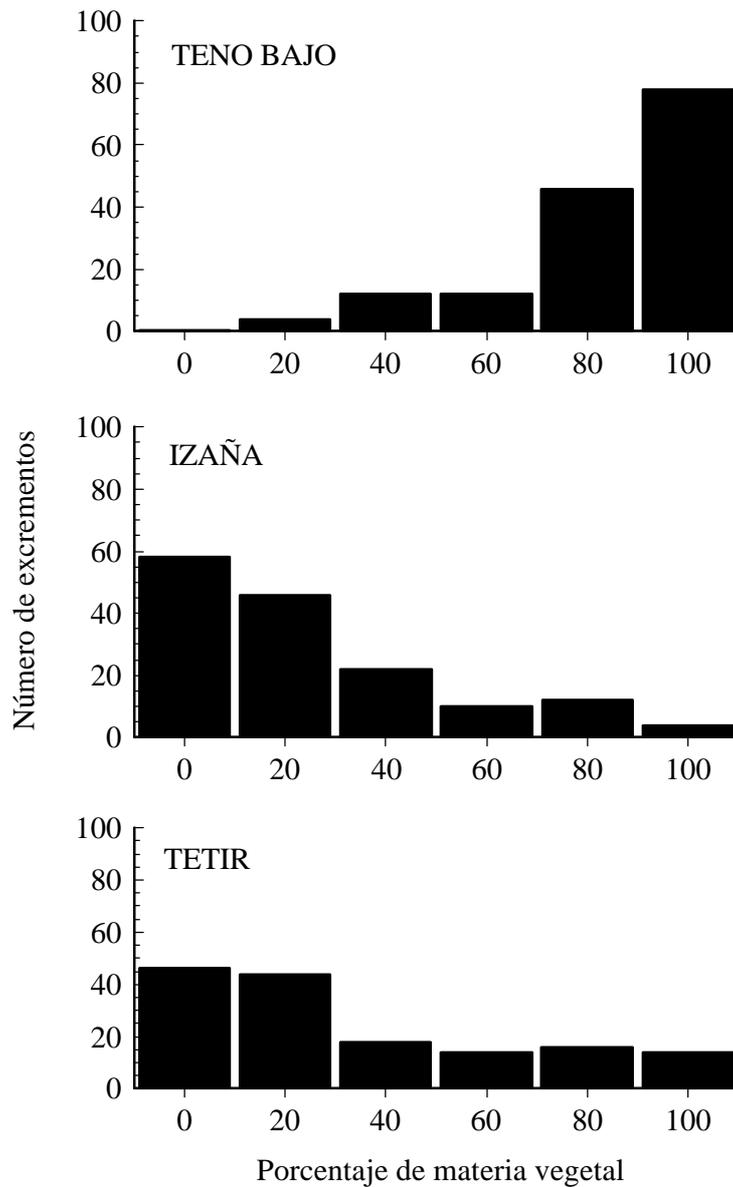
En la Tabla I.9 se indica la fracción de dieta vegetal (frutos) y animal (invertebrados) de los lagartos en estas tres localidades. La diferencia más patente observada es la importancia del componente frugívoro en los lagartos de Teno Bajo frente a la práctica ausencia de éste en las

localidades de Izaña y Tetir (véase además la Sección I.1 y VALIDO & NOGALES 1994 para el caso de Teno Bajo e Izaña).

Tabla I.9.- Composición de la dieta de *G. galloti* en Teno Bajo e Izaña (Termerife) y *G. atlantica* en Tetir (Fuerteventura) (n= 150 excrementos en cada población). FA: frecuencia de aparición en los excrementos. P: porcentaje del total de semillas o invertebrados contabilizados (se excluyen los datos de Gasteropoda). En la parte inferior de la tabla se expone el número (n) y porcentaje (%) de excrementos asignados a cada categoría.

	<i>Gallotia galloti</i>				<i>Gallotia atlantica</i>	
	Teno		Izaña		Tetir	
	FA	P	FA	P	FA	P
COMPONENTE VEGETAL						
<i>Rubia fruticosa</i>	11,33	3,94	-	-	-	-
<i>Withania aristata</i>	5,33	0,79	-	-	-	-
<i>Neochamaelea pulverulenta</i>	2	0,24	-	-	-	-
<i>Lycium intricatum</i>	1,33	0,3	-	-	-	-
<i>Plocama pendula</i>	46	86,12	-	-	-	-
<i>Opuntia dillenii</i>	26,67	6,0	-	-	-	-
<i>Opuntia ficus-indica</i>	-	-	-	-	-	-
<i>Atriplex semibaccata</i>	0,67	0,06	-	-	2	17,24
<i>Spartocytisus supranubius</i>	-	-	9,33	88,89	-	-
<i>Ficus carica</i>	-	-	-	-	9,33	81,03
Restos de frutos indeterminados	2	2,55	1,33	11,11	0,67	1,72
COMPONENTE ANIMAL						
Coleoptera	6,67	18,18	40	29,51	21,33	12,93
Hemiptera	2,67	7,27	22	18,44	3,33	1,90
Diptera	6	16,36	12,67	12,29	2,67	2,66
Formicidae	10,67	50,91	19,33	25,41	34,67	72,62
Otros Hymenoptera	2	5,45	15,33	13,11	4	3,04
Orthoptera	0,67	1,82	2	1,23	2,67	1,52
Gasteropoda	-	-	-	-	9,33	-
Restos no identificados	2	-	5,33	-	2,67	-
	n	%	n	%	n	%
Excrementos con:						
restos vegetales	150	100	92	61,33	104	69,33
sólo materia vegetal	23	15,33	0	0	1	0,67
restos invertebrados	127	84,67	150	100	149	99,33
sólo invertebrados	0	0	58	38,67	46	30,67

Figura I.5.- Distribución del número de excrementos en función del porcentaje de materia vegetal presente (semillas, restos de frutos, flores y hojas) en *G. galloti* de Teno Bajo e Izaña (Tenerife) y *G. atlantica* en Tetir (Fuerteventura) (n= 150 excretas analizadas en cada población y recolectadas en julio de 1994).



Durante el mes de julio, los frutos de *Plocama pendula* (46% en frecuencia de aparición), *Opuntia dillenii* (27%) y *Rubia fruticosa* (11%), junto con las hormigas (11%), son los componentes más importantes en la dieta de *G. galloti* en Teno Bajo. Además, son

particularmente importantes en la dieta frugívora los frutos de *P. pendula* (86% del total de las semillas encontradas en los excrementos; P) (véase además la Sección anterior).

Sin embargo, en los lagartos de Izaña y Tetir, presentan especial importancia en su dieta los escarabajos, las hormigas y las chinches. *G. atlantica*; además consumen un importante número de caracoles, apareciendo en un porcentaje relativamente alto de los excrementos (FA= 9,3%) y contrasta con la ausencia de este componente en los lagartos de Tenerife (Izaña y Teno Bajo). Las hormigas son el componente animal más abundante en los excrementos de Teno Bajo (51%) y Tetir (69%). En Izaña, el componente animal más abundante fueron los escarabajos (30%) y en segundo término las hormigas (25%).

Según se desprende de la información de la Tabla I.9, *G. galloti* presenta una gran variación de la dieta en las dos poblaciones estudiadas, siendo mucho más insectívoros los lagartos en el retamar de cumbre (Izaña) frente a lo observado en el tabaibal-cardonal de Teno Bajo. En cambio, *G. atlantica* en Tetir, aún consumiendo una cierta cantidad de frutos, es una especie que presenta una dieta básicamente insectívora, al menos en la localidad estudiada. No obstante, esta especie no descarta el uso de los pequeños frutos de la herbácea *Atriplex semibaccata* (Chenopodiaceae), así como de los frutos (higos de *Ficus carica*, Moraceae) caídos al suelo.

#### *Características morfológicas y anatómicas*

La longitud hocico-cloaca (LHC) de los lagartos presentes en estas tres poblaciones mostró claras diferencias asociadas a la variabilidad entre especies. El tamaño de los lagartos de Fuerteventura fue mucho menor ( $\bar{x} \pm \text{d.t.}: 57,0 \pm 3,6 \text{ mm}; n= 19$ ) al compararlo con las dos poblaciones analizadas en Tenerife (Teno Bajo:  $105,9 \pm 13,7 \text{ mm}; n= 36$ ; Izaña:  $105,1 \pm 14,2 \text{ mm}; n= 15$ ) (transformación logarítmica; ANOVA;  $F= 175,05$ ; g.l.: 2, 67;  $p \ll 0,001$ ), no observándose diferencias significativas entre el tamaño de los lagartos en las dos poblaciones de Tenerife (prueba de SCHEFFÉ;  $p > 0,05$ ), incluyéndose en los análisis sólo ejemplares adultos.

Atendiendo a las variables anatómicas medidas en el sistema digestivo, la longitud total del intestino (delgado y grueso), pesos del estómago e hígado y número de dientes y cúspides por hemimandíbula presentaron valores significativamente menores en la especie de Fuerteventura frente a la de Tenerife (Tabla I.10). Aunque en menor grado, se detectó también

una gran variabilidad en el peso del hígado y longitud del intestino en las dos poblaciones de Tenerife.

No obstante, estas diferencias desaparecen si se elimina el efecto alométrico sobre estas variables (uso de los residuos como variables dependientes en el ANOVA y utilizando la corrección de BONFERRONI; Tabla I.10).

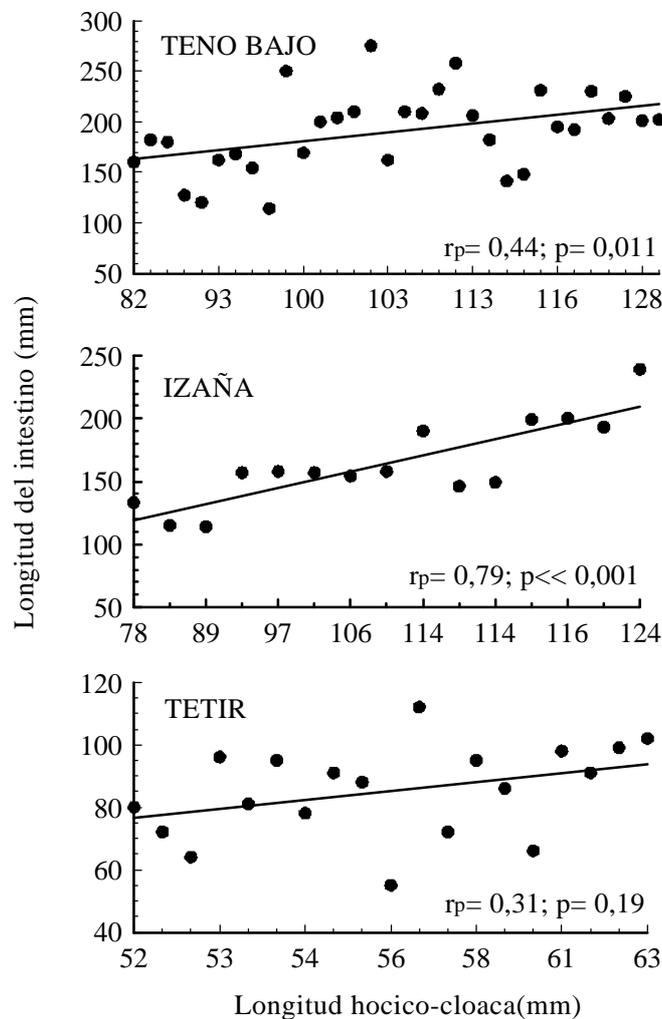
Según estos resultados, las aparentes diferencias entre especies o poblaciones en las variables examinadas están asociadas simplemente, a las diferencias de variabilidad ligada al tamaño de los lagartos. En la Figura I.6 se expone un ejemplo gráfico con la longitud del intestino en relación a la LHC en cada una de las tres poblaciones analizadas. Todos los modelos obtenidos en los análisis de regresión simple, utilizados para extraer los residuos de la talla de los lagartos, fueron altamente significativos ( $p < 0,001$ ).

Tabla I.10.- Características anatómicas de *G. galloti* en Teno Bajo e Izaña (Tenerife) y *G. atlantica* en Tetir (Fuerteventura). Las longitudes están dadas en milímetros y los pesos en gramos. El número de dientes y cúspides se han contabilizado en una hemimandíbula por ejemplar. Los datos indican la media aritmética  $\pm 1$  desviación típica. Entre paréntesis se señala el tamaño muestral. El análisis estadístico utilizado fue un ANOVA sobre los residuos de cada variable al eliminar el efecto del tamaño de los lagartos (LHC). Teniendo en cuenta la corrección de Bonferroni, las diferencias serán significativas si  $p < 0,01$  (0,05/5).

<i>Gallotia galloti</i>		<i>Gallotia atlantica</i>		F	p
Teno Bajo	Izaña	Tetir			

Longitud intestino	190,65 ± 39,18 (32)	164,13 ± 34,17 (15)	85,32 ± 14,75 (19)	2,79	0,07
Peso estómago	0,35 ± 0,18 (33)	0,34 ± 0,13 (15)	0,08 ± 0,02 (19)	0,58	0,56
Peso hígado	0,88 ± 0,33 (33)	1,18 ± 0,52 (15)	0,19 ± 0,17 (19)	3,59	0,03
Nº de dientes	18,76 ± 1,71 (17)	18,77 ± 0,93 (13)	17,44 ± 0,98 (18)	0,04	0,96
Nº de cúspides	44,65 ± 3,53 (17)	44,54 ± 1,85 (13)	29,83 ± 1,82 (18)	2,09	0,14

Figura I.6.- Relación entre la longitud del hocico-cloaca (LHC) y la longitud del intestino en *G. galloti* de Teno Bajo e Izaña (Tenerife), y *G. atlantica* en Tetir (Fuerteventura). Se indican los valores obtenidos en los índices de correlación y su significación al utilizar la correlación de SPEARMAN.



Al repetir este análisis usando técnicas multivariantes (MANOVA) (aún perdiendo información ya que para todos los ejemplares no se tienen mediciones de todas las variables;

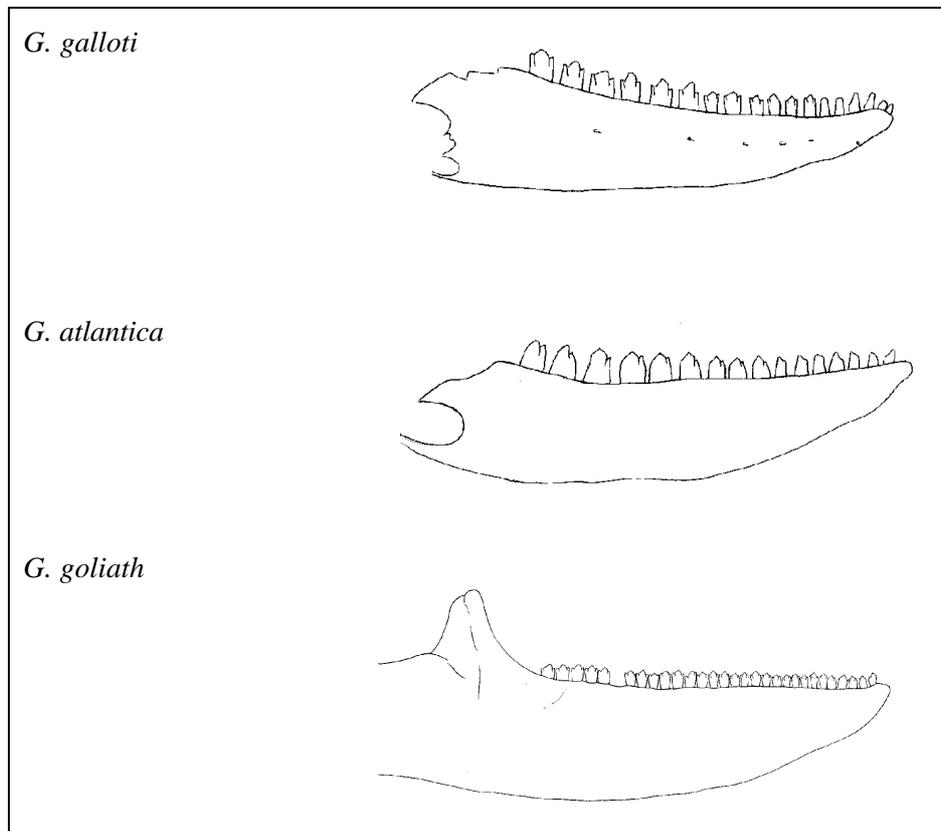
véase valores de "n" en la Tabla I.10), se confirman los resultados obtenidos en los análisis univariados anteriores ( $\lambda$  de WILKS= 0,71;  $p= 0,19$ ;  $n= 45$ ), siendo los valores de  $p > 0,05$  para todas las variables. De igual manera, esta tendencia no significativa entre poblaciones se ratifica con los datos obtenidos en el Análisis Factorial. En este caso únicamente en el Factor II la LHC mostró poca relevancia (puntuación factorial de la matriz rotada = 0,26), mientras que en los otros dos factores extraídos su valor fue de 0,83 (Factor I) y 0,46 (Factor III). Según esto, el Factor II es el que muestra un menor efecto alométrico. Al utilizar este Factor en un ANOVA, se observa la ausencia de diferencias significativas entre poblaciones ( $F= 1,63$ ; g.l.= 2, 42;  $p= 0,21$ ). En este Factor las puntuaciones factoriales asignadas a cada uno de las variables son las siguientes: largo intestino = 0,23; peso hígado = 0,25; peso estómago = 0,23; número de dientes/hemimandíbula = 0,96; número de cúspides/hemimandíbula = 0,45).

No se ha observado en los ejemplares estudiados adaptaciones específicas a la dieta herbívora y descritas en otras especies de reptiles, como pueden ser la presencia de ciegos intestinales, compartimentalización del estómago y presencia de válvulas intestinales (no obstante véase MATEO & LÓPEZ-JURADO 1997 para el caso concreto de la presencia de ciegos intestinales en *G. stehlini*).

Las dos especies de lagartos tratados en este estudio se caracterizan por presentar una dentición heterodonta, con dientes de forma cilíndrica y con una implantación típica pleurodonta (Figura I.7). *G. galloti* presenta piezas dentales mayoritariamente tricúspides, a excepción de 4-5 dientes unicúspides existentes en la parte anterior del dentario. En cambio, en *G. atlantica* son mayoritariamente bicúspides, aunque al igual que los lagartos de Tenerife, presentan piezas dentales (4-6 dientes) unicúspides en la parte anterior del dentario (Figura I.7).

El número total de cúspides por hemimandíbula es prácticamente el mismo en los lagartos de Teno Bajo e Izaña. Este patrón se repite si se tienen en cuenta tanto el número de dientes, como de cúspides en las maxilas.

Figura I.7.- Morfología de la mandíbula y dientes en *G. galloti* (aumentado aproximadamente 4 veces), *G. atlantica* (aproximadamente 8 veces) y *G. goliath* (aproximadamente a tamaño natural).



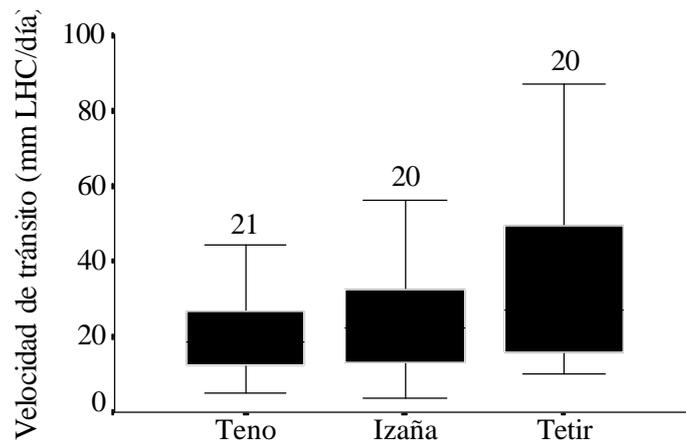
### *Características fisiológicas*

Con respecto a los valores obtenidos a partir de las experiencias en cautividad sobre el TT (tiempo de tránsito por el tracto digestivo), se observan valores significativamente

diferentes entre las dos especies tratadas, y similares entre las dos poblaciones de *G. galloti* en Tenerife (Tetir:  $2,42 \pm 1,54$  días;  $n= 20$ ; Izaña:  $6,08 \pm 5,34$  días;  $n= 21$  lagartos; Teno Bajo:  $6,76 \pm 3,76$  días;  $n= 21$ ). No obstante, estas diferencias se anulan si se controla el tamaño de los lagartos (análisis de residuos) (ANOVA;  $F= 0,124$ ; g.l.= 2, 59;  $p= 0,883$ ), por lo que las diferencias detectadas están ocasionadas por la diferencia de talla, de tal modo que tamaños mayores implican tiempos más elevados en el paso por el tracto digestivo.

Una medida más acorde en este análisis comparativo de la fisiología del digestivo sería el uso de un índice relativo de velocidad de procesado del alimento (LHC/TT) (Figuras I.8 y I.9).

Figura I.8.- Índice relativo de la velocidad de procesado por el tubo digestivo (mm LHC/día) de los marcadores introducidos a los lagartos. Las cifras indican el número de ejemplares utilizados para cada población. *G. galloti* en Teno e Izaña (Tenerife) y *G. atlantica* en Tetir (Fuerteventura).



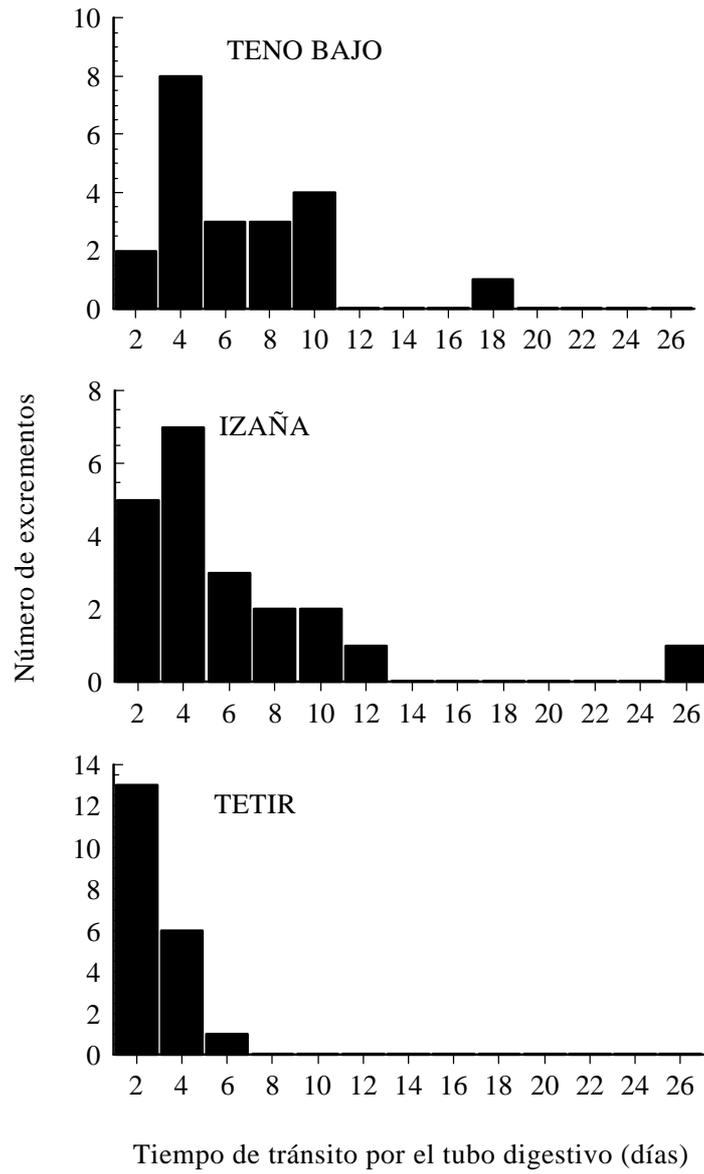
Este índice es diferente sólo entre los lagartos de Teno Bajo ( $\bar{x}= 20,93$  mm/día; d.t.= 10,33;  $n= 21$ ) con los de Tetir ( $\bar{x}= 36,7$  mm/día; d.t.= 25,88;  $n= 20$ ) (transformación logarítmica; ANOVA;  $F= 3,24$ ; g.l.= 2, 58;  $p= 0,046$ ), no observándose diferencias significativas con los de Izaña, que muestran valores intermedios entre las otras dos poblaciones ( $\bar{x}= 23,37$  mm/día; d.t.= 13,32;  $n= 20$ ) (prueba de SCHEFFÉ;  $p> 0,05$ ).

La velocidad de procesado del alimento es por tanto más lenta en los lagartos de Teno Bajo (mayor proporción de materia vegetal en la dieta) que los de Tetir (dieta más insectívora) (Tabla I.9 y Figura I.5). Variaciones individuales han sido observadas en las tres poblaciones

(rangos; Teno Bajo: 5,19-44,28 mm/día; Izaña: 3,84-56,12 mm/día; Tetir: 10,1-87,3 mm/día) (Tabla I.9).

Estos datos obtenidos de fisiología digestiva en condiciones de laboratorio coinciden con lo observado en el medio natural (Teno Bajo). Los valores del TT obtenido en ambos conjunto de datos (lagartos en el laboratorio y en el campo) no presentaron diferencias significativas (MANN WHITNEY;  $Z= 0,869$ ;  $p= 0,385$ ), aún siendo algo mayor el tiempo de paso para los lagartos en el campo ( $\bar{x}= 7,19$  días; d.t.= 2,63;  $n= 13$ ) frente a lo obtenido en el laboratorio ( $\bar{x}= 6,76$  días; d.t.= 3,76;  $n= 21$ ). De igual manera, este patrón se repite si se tiene en cuenta la velocidad de procesado del alimento entre los dos tratamientos (MANN WHITNEY;  $Z= 1,33$ ;  $p= 0,184$ ). Por tanto, estas experiencias de laboratorio reflejan en gran medida lo que ocurre en condiciones naturales, al menos en lo referido a la población de Teno Bajo. Esta similitud quizás se deba a que tanto la alimentación, el período luz/oscuridad, así como el grado de estrés producido a los ejemplares al introducirles la comida con las bolitas, fueron similares en las dos condiciones experimentales.

Figura I.9.- Distribución de frecuencias del índice relativo de la velocidad de procesado por el tubo digestivo en 21 ejemplares de *G. galloti* de Teno Bajo y 20 de Izaña (en Tenerife) y 20 ejemplares de *G. atlantica* de Tetir (Fuerteventura) mantenidos en cautividad bajo una dieta omnívora.



## DISCUSIÓN

Según se desprende de los resultados obtenidos en los análisis de excrementos llevados a cabo, las poblaciones de lagartos de Canarias incluidas en el presente estudio se caracterizan por presentar una dieta básicamente omnívora, lo cual concuerda con lo descrito en otras poblaciones y especies del género *Gallotia* en las islas Canarias (KLEMMER 1976, DÍAZ 1980, MACHADO 1985, NOGALES 1985, MOLINA-BORJA 1991, NARANJO *et al.* 1991, MATEO & LÓPEZ-JURADO 1992, VALIDO & NOGALES 1994, LÓPEZ-JURADO & MATEO 1995, NOGALES *et al.* 1998; véase el apartado de Antecedentes para una revisión más detallada), y contrasta con la gran mayoría (91%) de las aproximadamente 230 especies de lagartos incluidos en la familia Lacertidae (ARNOLD 1989), en las cuales se han descrito dietas básicamente insectívoras (p.ej. AVERY 1966, BUSACK & JAKSIC 1982, PÉREZ-MELLADO 1982, PASCUAL & PÉREZ-MELLADO 1987, DÍAZ & CARRASCAL 1990, CASTILLA *et al.* 1991, HERNÁNDEZ *et al.* 1991a y b, POLLO & PÉREZ-MELLADO 1991, PÉREZ-MELLADO 1992, PÉREZ-QUINTERO & RUBIO-GARCÍA 1997). No obstante, se ha descrito cierto grado de consumo de materia vegetal en *Podarcis (Teira) dugesii* (ELVERS 1977 y 1978, SADEK 1981, LUNN 1991), *Podarcis lilfordi* (SALVADOR 1986a, PÉREZ-MELLADO 1989, PÉREZ-MELLADO & CORTI 1993, SÁEZ & TRAVESET 1995, TRAVESET 1995), *Podarcis filfolensis* (SORCI 1990), *Podarcis pityusensis* (SALVADOR 1986b, PÉREZ-MELLADO & CORTI 1993), *Podarcis sicula* (HENLE & KLAVER 1986, SORCI 1990, PÉREZ-MELLADO & CORTI 1993), *Podarcis muralis* (PÉREZ-MELLADO & CORTI 1993), *Podarcis hispanica* (PÉREZ-MELLADO & CORTI 1993), *Podarcis (Teira) perspicillata* (SCHLEICH *et al.* 1996), *Lacerta lepida* (VALVERDE 1967, MATEO 1988, HERNÁNDEZ 1990, HERNÁNDEZ *et al.* 1991a), *Lacerta bedriagae* (CASTILLA *et al.* 1989), *Lacerta jayakari* (BISCHOFF 1981), *Lacerta (Teira) andreanskyi* (SCHLEICH *et al.* 1996), *Psammodromus algirus* (DI PALMA 1984, SORCI 1990) y *Acanthodactylus erythrurus* (BUSACK & JAKSIC 1982).

De las especies citadas (incluidas las canarias), el 80% de las hábitats donde se han descrito tendencias hacia dietas omnívoras corresponde a medios insulares. En los pocos casos en que se han dado tendencias hacia el consumo de materia vegetal en hábitats continentales, la gran mayoría de las especies presentaron tallas superiores a la mayor parte de los saurios de esta familia. Este hecho confirma los planteamientos iniciales de SZARSKI (1962), OSTROM (1963) y SOKOL (1967) sobre la tendencia hacia la herbivoría en poblaciones

insulares y/o de gran talla de lagartos. El tamaño de los lagartos puede contrarrestar la falta de un mecanismo adecuado para triturar la materia vegetal debido a la presencia de un cráneo cinésico (articulaciones móviles en el cráneo) y suspensión mandibular estreptostílica (el hueso cuadrado no está firmemente sujeto al cráneo) (OSTROM 1963). Estos hechos han sido también puestos de manifiesto para explicar el bajo número (<3% de especies de lagartos; Gekkota, Iguania y Scincomorpha) que consumen materia vegetal de forma significativa (KING 1996).

A pesar de que el componente vegetal se encuentra presente en todas las situaciones (espaciales y temporales) analizadas, se observa una gran variación en la importancia que presenta esta parte de la dieta, tanto entre especies (*G. galloti* y *G. atlantica*), como entre poblaciones (*G. galloti* en diferentes hábitats), como en diferentes épocas del año dentro de una misma población (*G. galloti* en Teno Bajo).

Esta variabilidad está relacionada con varios factores que difieren en importancia en función de la escala de estudio analizada. En primer lugar, la capacidad que presentan los lagartos canarios para utilizar eficientemente la materia vegetal está estrechamente relacionado con su tamaño (mayor frecuencia de uso del componente vegetal en *G. galloti* frente a *G. atlantica*) (véase además LÓPEZ-JURADO & MATEO 1995); y, en segundo lugar, por la disponibilidad de frutos (principal componente vegetal en la dieta), lo que explicaría las diferencias detectadas en la escala espacial y temporal estudiada para un mismo rango de tallas (en *G. galloti*).

Estos dos factores deben ser por tanto de gran importancia a la hora de abordar la importancia de los lagartos como agentes en la dispersión de semillas en los diferentes hábitats e islas analizados, y por ello han sido éstos los objetivos principales adoptados en esta primera parte de la memoria.

#### *Variabilidad espacial de la dieta frugívora*

Aunque sólo se aportan datos de la variabilidad espacial de la dieta en dos épocas concretas del año (primavera y verano), se observa que la importancia de los frutos en la dieta de los lagartos en Tenerife varía en función del hábitat y la localidad analizada. Los lagartos presentes en las zonas bajas de la isla (tabaibal-cardonal y bosque termófilo), pertenecen a las poblaciones que muestran un carácter más herbívoro (principalmente frugívoro) de la

totalidad de las localidades analizadas. En cambio, las poblaciones que habitan las zonas de monte-verde, pinar y matorral de alta montaña, son predominante insectívoras (con valores > 50% en volumen del componente animal). Las poblaciones de *G. galloti* en Tenerife, presentarán una dieta omnívora, especialmente herbívora en las zonas bajas de la isla, y lo opuesto para aquellas poblaciones situadas en las zonas medias-altas de la isla (>600 m s.n.m.), las cuales pueden ser consideradas como poblaciones omnívoras, básicamente insectívoras.

En el retamar de cumbre (Izaña y Cañada Blanca), la contribución mayoritaria de las presas animales a la dieta, debe responder en gran medida al aumento de abundancia que muestran la mayoría de los insectos en la época de floración de las especies vegetales presentes en esta zona (abril-julio) (OROMÍ *et al.* 1996), así como por la práctica ausencia de plantas que producen frutos carnosos en estas localidades. Además, aunque no existen datos comparativos sobre la abundancia relativa de invertebrados en estos medios, sí es patente la gran diferencia de abundancias de invertebrados entre estos hábitats al menos en las épocas estudiadas (*observación personal* y P. OROMÍ, *comunicación personal*). Al igual que lo sugerido para otras especies de lagartos, *G. galloti* preferirá consumir artrópodos frente a partes vegetativas cuando éstos estén disponibles debido a su mayor digestibilidad, a que satisface en mayor medida sus demandas energéticas y a que ocupan un menor volumen en el tracto digestivo (POUGH, 1973, FUENTES & DI CASTRI 1975, SCHLUTER 1984, PÉREZ-MELLADO & CORTI 1993). Esta consideración se encuentra además apoyada por el hecho de que al comparar el porcentaje de restos de invertebrados en los excrementos en otra localidad de la alta montaña (La Fortaleza), ésta es notablemente inferior (38,4%) que lo detectado en La Cañada Blanca (56,1%), lo cual concuerda con las estimas de disponibilidad de invertebrados dados por OROMÍ *et al.* (1996) para estas dos estaciones en la primavera de 1995 (trampas de caída *pitfall*: 30,5 vs. 52,5 ejemplares recolectados en 12 trampas durante 4 días y replicado dos veces durante los meses primaverales, respectivamente;  $\chi^2_{1=}$  5,83; p= 0,016). En La Fortaleza, los lagartos consumieron cantidades importantes de frutos de *Rhamnus integrifolia* y *Juniperus cedrus*, ambos disponibles en ésta época; no así en La Cañada Blanca.

En cuanto a los frutos, la riqueza de especies consumidas en los diferentes hábitats de la isla depende de su presencia en cada localidad y formación vegetal analizada. En las zonas bajas esta cifra osciló entre 4 y 10 especies, detectándose un mayor uso de frutos en aquellos lugares caracterizados con una mayor presencia de especies vegetales con frutos carnosos

(Teno Bajo y Los Silos). De hecho, el 72,5% de las especies vegetales expuestas en la Tabla I.4 se encuentran distribuidas (principalmente) en los hábitats de tabaibal-cardonal y bosque termófilo. En el caso de las zonas de monte-verde, aún siendo la formación vegetal que presenta el mayor porcentaje de especies con frutos carnosos de la isla, las condiciones climatológicas propias de estas zonas, junto con el tamaño de los frutos de muchas de las especies presentes (p.ej. *O. foetens*, *P. indica*, *L. azorica*, *A. barbujana*, *P. excelsa* con tamaños de frutos superiores 15 mm de longitud y 10 mm de diámetro) limitan el uso de estos recursos en las poblaciones de lagartos que habitan en este tipo de hábitat.

Aunque en la Tabla I.4 se muestra que el 42,5% de las especies encuentran su óptimo en las áreas de monte-verde, los lagartos únicamente pueden alcanzar densidades considerables en situaciones de borde del monte, en las roturaciones ocasionadas por la apertura de pistas forestales y, excepcionalmente, en claros del bosque (*gaps*), pudiendo ejercer un papel relativamente importante en la dispersión semillas. En los casos concretos de *Heberdenia excelsa*, *Bencomia caudata*, *Kunkeliella retamoides*, *Semele androgyna*, *S. gayae*, *Dracunculus canariensis*, *Picconia excelsa* y *Smilax aspera*, aún siendo especies propias de las zonas de monte-verde, la aparición de semillas en los excrementos de los lagartos se detectó en situaciones más relacionada con zonas de bosque termófilo (p.ej. El Pleito en Buenavista del Norte, Tenerife) o con áreas degradadas o pequeños reductos de monte-verde (p.ej. Bco. Las Calderetas -St<sup>a</sup> Úrsula- y Bco. Badajoz -Güímar- en Tenerife y Los Tiles de Moya en Gran Canaria). La importancia de los lagartos en la dispersión de semillas en zonas de ecotono también ha sido puesta de manifiesto por BARQUÍN & WILDPRET (1975) y WHITAKER (1987).

VALIDO & NOGALES (1994) muestran una gran variación en el uso de los frutos por parte de *G. galloti* en función de su disponibilidad en dos hábitats relativamente cercanos de Teno Bajo (Tenerife). De igual manera, se observa una variación en la cantidad de frutos consumidos en función de la cobertura de *Lycium intricatum* (Solanaceae) por *G. atlantica* en diferentes áreas en el islote de Alegranza (Lanzarote) (VALIDO & DELGADO, *observación personal*). También se han observado variaciones espaciales en la dieta de otras especies de lagartos, tanto en ambientes insulares (OUBOTER 1981, SADEK 1981, SMITS 1985, SYLBER 1988, SHEA 1989, PÉREZ-MELLADO *et al.* 1999) como continentales (SIMON & MIDDENDORF 1976, PÉREZ-MELLADO 1982, PASCUAL & PÉREZ-MELLADO 1987, HERNÁNDEZ *et al.* 1991a y b, PÉREZ-MELLADO 1992), señalándose para el caso concreto de *Podarcis (Teira) dugesii* en

Madeira, una importante variabilidad del uso de frutos en función del hábitat analizado, con mayor presencia en zonas cultivadas y boscosas (SADEK 1981).

Estas fuertes variaciones espaciales en la composición de la dieta están muy condicionadas por la baja capacidad de desplazamiento de estos vertebrados (BAUWENS *et al.* 1995), teniendo que adaptarse a los niveles de recursos tróficos presentes en cada situación local. Este hecho reafirma la importancia de los reptiles como diseminadores en una escala espacial relativamente pequeña, en comparación con aves y mamíferos, además de explicar la disparidad de resultados obtenidos en diferentes hábitats analizados en Tenerife (véase las referencias bibliográficas sobre esto último en el apartado de Antecedentes).

Aún no siendo una cifra definitiva, el número de especies de frutos consumidos por *G. galloti* en los diferentes hábitats de Tenerife (48 especies) es muy superior a lo observado por MATEO (1988) para *Lacerta lepida* en diferentes islotes de la Península Ibérica (7 especies) y SÁEZ & TRAVESET (1995) para *Podarcis lilfordi* en diferentes islotes de las Islas Baleares (11 especies). Un muestreo más exhaustivo de aquellas especies de plantas con distribución espacial más restringida posiblemente aportarían adiciones a este catálogo preliminar dada la gran similitud en las características de los frutos con otras especies congénicas (p.ej. *Kunkeliella canariensis*, *K. psilotoclada*, *Bencomia brachystachya*, *Solanum lidii*, etc.).

#### *Variabilidad temporal de la dieta frugívora de G. galloti*

Uno de los aspectos más destacables de los resultados del estudio de la dieta a lo largo de un ciclo anual (septiembre 1993-agosto 1994) es la importancia que presentan los frutos en la dieta de *G. galloti* en Teno Bajo. Se detectaron semillas de las plantas vasculares presentes en el área de estudio en proporciones considerables en la gran mayoría de los excrementos analizados (89%). Únicamente en el mes de enero, los frutos no llegaron a ser importantes en la dieta (tan sólo 1 semilla de *R. fruticosa* en los 52 excrementos analizados). Por tanto, estos datos aportan evidencias de la importancia de los lagartos como agentes en la diseminación en el hábitat considerado (tabaibal-cardonal de Teno Bajo, Tenerife) a lo largo de prácticamente todo el ciclo anual.

La contribución de los frutos en la dieta varía en concordancia con su disponibilidad a lo largo de año. La aparición de semillas de *R. fruticosa* y *P. pendula* en un período de tiempo más amplio que el detectado en su fenología de fructificación se debe a que los lagartos siguen

consumiendo frutos de esta especie a pesar que sus frutos estén ya secos (deshidratados). En el caso de *R. fruticosa*, aunque la época de maduración de los frutos abarca el período comprendido entre los meses de febrero hasta finales de junio, los frutos secos permanecen en la planta por un margen de tiempo superior a lo señalado en la Figura I.2. En numerosas ocasiones se pudo observar a los lagartos consumiendo este tipo de frutos que, sin llegar a tener un porcentaje de agua equivalente a lo señalado para los frutos maduros, posiblemente mantengan altos contenidos en azúcares en la pulpa. Para *P. pendula*, los frutos secos caen fácilmente al suelo, y es en éste lugar donde los lagartos los siguen consumiendo hasta dos y tres meses después de no haber frutos maduros en los arbustos (desde mediados de octubre hasta diciembre). Para el resto de las especies de plantas, el grado de uso por los lagartos se ajusta, a grandes rasgos, a los períodos de disponibilidad de frutos maduros sobre las plantas.

Aunque no se realizaron valoraciones cuantitativas de la cantidad de frutos por unidad de superficie en cada uno de los meses para obtener unas estimas del grado de preferencia por ciertos tipos de frutos, las elevadas cosechas de *P. pendula* (34.212 frutos/planta; n= 20; véase la Tabla II.3 en la Parte II de esta memoria) a pesar de ser una especie poco abundante en el área acotada para realizar este estudio y la relativa alta abundancia de *R. fruticosa* (Tabla I.1), con cosechas de 1.833 frutos/planta (n= 11), explicarían la dominancia de los frutos de estas dos especies en la dieta de los lagartos a lo largo del año en el área de estudio.

El tamaño de los frutos de las diferentes especies consumidas varió considerablemente, desde frutos con un diámetro de 2,6 mm hasta otros de 34,6 mm. Aunque la gran mayoría son tragados enteros, los lagartos muerden los frutos de *O. dillenii* e ingieren porciones de pulpa junto con semillas. En el caso de los frutos de mayor tamaño de *N. pulverulenta*, los lagartos mordisquean la pulpa sin llegar a tragar las semillas. El uso de frutos de gran tamaño también ha sido puesto de manifiesto por WHITAKER (1987) en gekónidos y escíncidos de Nueva Zelanda.

A pesar de que no existen datos sobre la variabilidad anual de la dieta de *G. galloti* en otras localidades, y el grado de incidencia de los frutos en la ecología trófica de los lagartos canarios que puedan ser utilizados de forma comparativa, algunos autores han puesto de manifiesto la importancia de este recurso durante ciertas épocas del año. Por un lado BRAVO (1954) y TELLO-MARQUINA (1979), aún sin datos cuantitativos, indican el grave daño que suponen los lagartos de Tenerife en los cultivos de vid. Este hecho podría indicar la importancia de este recurso en los meses estivales. Esta especie cultivada presenta frutos

carñosos maduros en el período julio-septiembre, lo que concuerda con la alta incidencia del consumo de frutos en Teno Bajo en esta época.

Aunque no se indica la localidad exacta (Piso Basal del sur de Tenerife) ni la época de recolección de los excrementos, la información aportada por BARQUÍN & WILDPRET (1975) para *P. pendula* (FA= 90%), es prácticamente el doble que el obtenido en el presente estudio en el período que estos frutos están disponibles (verano). Estas diferencias vendrán dadas por la abundancia relativa de esta especie vegetal en la localidad concreta y sobre todo por el número de excrementos analizados (n= 10 en el caso de los datos aportados por estos autores) y el lugar de recolección de excrementos. De hecho, y con respecto a este último punto, de los 60 excrementos recogidos en las inmediaciones de varios ejemplares de *P. pendula* en agosto de 1994 (utilizadas en la comparación con el contenido del tracto digestivo), el 96,7% presentaron semillas de Balo. Al comparar esta cifra con lo expuesto en la Tabla I.6, sugiere la elevada variabilidad que presentan los frutos en la dieta de los lagartos en una escala espacial relativamente pequeña (la distancia entre este punto de muestreo y el transecto más cercano usado para los datos de dieta anual es de  $\approx 100$  m).

Los datos aportados por VALIDO & NOGALES (1994) sobre la importancia de los frutos en dos zonas adyacentes de tabaibal-cardonal en Teno Bajo (la localidad "Barranco" coincide con el área de estudio utilizada en esta parte de la memoria), aportan evidencias de la similitud de la dieta frugívora entre años. En este estudio realizado en mayo de 1991, se encontraron restos de frutos de *R. fruticosa* en un porcentaje de excrementos similar a lo registrado en mayo de 1994 (80,5% y 84%, respectivamente). Los datos de dieta indicados para la otra localidad ("Llano"), confirma la alta variabilidad espacial de la dieta en una escala relativamente limitada (véase apartado siguiente).

Varios autores han puesto de manifiesto la importancia de los frutos en la dieta de otras especies de lagartos en Canarias en las zonas bajas de las islas. Por un lado, NARANJO *et al.* (1991), indican la presencia de restos de frutos de *Phoenix dactilifera* en el 49% de los excrementos analizados de *G. stehlini* en el Bco. La Torre (Fuerteventura). Para *G. atlantica*, NOGALES *et al.* (1998) exponen la presencia de restos de frutos de *L. intricatum* en el 32% de los excrementos recolectados en Alegranza (abril-mayo). El resto de las referencias bibliográficas (citadas en Antecedentes), no aportan datos cuantitativos concretos sobre la importancia de los frutos en la dieta de los lagartos que puedan ser utilizados de forma comparativa.

Apenas existe información sobre la trascendencia de los frutos (o materia vegetal en su defecto) en la dieta de otras especies de lacértidos omnívoros a lo largo de un ciclo anual. PÉREZ-MELLADO & CORTI (1993) exponen un incremento en el uso de materia vegetal por parte de *Podarcis lilfordi* en los meses estivales (44,4% en frecuencia de aparición) frente a las observaciones de obtenidas en primavera (18,2%). Este incremento se debió a un mayor uso de frutos, además de polen y néctar. A diferencia de *P. lilfordi*, *G. galloti* en Teno Bajo muestra unos niveles de uso de materia vegetal similares en estas dos épocas de año (99,7% como valor medio en los meses primaverales y 98,7% en verano). SADEK (1981) expone una frecuencia de aparición de materia vegetal en el 38,3% de los ejemplares de *Podarcis (Teira) dugesii* analizados en las zonas bajas de Madeira (< 400 m s.n.m.) capturados durante el período junio-septiembre. Este valor es notoriamente inferior al observado en *G. galloti* (de mayor talla) e incluso en *G. atlantica*, aún presentando una talla similar a la especie de Madeira ( $\approx 60$  mm de LHC).

#### *Tratamiento digestivo*

Existen numerosos estudios que analizan el efecto del paso de las semillas por el tracto digestivo de especies de vertebrados frugívoros, mostrando resultados diversos en función de las especies que interaccionan. Mientras que en algunas especies de plantas se han detectado un incremento en el porcentaje final de germinación (en reptiles: RICK & BOWMAN 1961, COBO & ANDREU 1988; en aves: KREFTING & ROE 1949, BARNEA *et al.* 1990, 1991 y 1992, NOGALES *et al.* 1998; NOGALES *et al.* 1999; en mamíferos: LIEBERMAN *et al.* 1979, ROGERS & APPLGATE 1983), en otras no se han observado diferencias en relación al tratamiento "Control" (en reptiles: WHITAKER 1987, TRAVESET 1990, NOGALES *et al.* 1998; en aves: MCDIARMID *et al.* 1977, HOWE & VANDE KERCKHOVE 1979, LIEBERMAN & LIEBERMAN 1986, TRAVESET & WILLSON 1997, NOGALES *et al.* 1999; en mamíferos: ALEXANDRE 1978, PIGOZZI 1992, TRAVESET & WILLSON 1997). Véase una en revisión más exhaustiva de estos aspectos en TRAVESET (1998).

De los resultados expuestos en la Tabla I.8, se observa que dos especies endémicas de las islas macaronésicas (*R. fruticosa* y *N. pulverulenta*) presentaron una menor capacidad de germinación después de haber pasado por el tracto digestivo de los lagartos, detectándose lo contrario en el caso de *W. aristata*. El resultado que más se repitió fue que los lagartos no

generaban ningún cambio significativo en el porcentaje final de germinación. De hecho, el 57% de las especies tratadas no mostraron cambios aunque se detectó un ligero incremento en los casos de las semillas de *P. pendula* y *K. retamoides* que fueron recolectadas en excrementos de *G. galloti*. Este resultado está en concordancia con lo observado en otros estudios realizados con reptiles, señalándose que en el 56% de los casos (n= 41 especies vegetales), los reptiles no generaron un efecto significativo en el porcentaje final de germinación (TRAVERSE 1998). Según estos datos, a excepción de *R. fruticosa* y *N. pulverulenta*, *G. galloti* puede ser considerado como un dispersor eficiente de semillas al no disminuir de forma significativa el porcentaje final de germinación, aún teniendo un tiempo de tránsito por el tubo digestivo relativamente largo (6,8 días).

La disminución del porcentaje final de germinación en el caso de *N. pulverulenta* puede ser explicado por la intensa selección fenotípica direccional negativa que realizan los lagartos sobre el tamaño de las semillas que son dispersadas. La relación existente entre el tamaño de ésta, su viabilidad y la capacidad de germinación muestra que semillas de menor tamaño (más seleccionadas por los lagartos) presentan embriones no viables en mayor proporción y germinan en menor cantidad (véase la Parte III de la memoria para más detalles). De hecho, las pruebas de viabilidad efectuadas indican que los frutos seleccionados por lagartos presentaron una menor viabilidad de embriones que aquellas seleccionadas en las plantas. El duro endocarpo que protege a la semilla hace impensable la posibilidad de un tratamiento negativo si se compara con semillas de testas más blandas (p.ej. *P. pendula*, *K. retamoides*) que presentan unos valores similares de germinación y viabilidad con semillas usadas como "Control". En cambio para *R. fruticosa*, el menor porcentaje de germinación podría atribuirse al efecto causado por el prolongado tratamiento físico-químico en el tracto digestivo, ya que la viabilidad de semillas no mostró diferencias significativas entre tratamientos. Quizás este hecho podría explicar la ausencia de diferencias estadísticas en el porcentaje de germinación al utilizar especies caracterizadas por un menor tiempo de tránsito por el tracto digestivo (*Corvus corax*, NOGALES *et al.* 1999 y *Larus cachinans*, M. NOGALES, *comunicación personal*). Diferencias en el tiempo de tránsito además podrían explicar el mayor porcentaje de germinación detectadas en las pruebas realizadas con *G. atlantica* (NOGALES *et al.* 1998) frente a *G. galloti* para el caso de *L. intricatum*. No obstante, aunque el período de tránsito por el tracto digestivo es casi tres veces menor en *G. atlantica* (2,4 vs. 6,8 días, respectivamente), la diferencia entre el tratamiento control y *G. atlantica* es similar

(4,8%) al detectado con *G. galloti* (5,7%), por lo que deben ser otros los factores que influyen en nuestros resultados independientemente de la diferencia en el tiempo de tránsito (p.ej. tipo de alimento consumido junto con los frutos, tamaño de las semillas dispersadas, etc.).

Otro aspecto de interés en las pruebas de germinación es la velocidad de germinación o tiempo de dormancia funcional. Nuestros datos también muestran un patrón similar que el resto de las especies vegetales expuestas en la revisión de TRAVESET (1998) y consumidas por reptiles. Un porcentaje mayoritario de las especies usadas en este estudio incrementan su tasa de germinación después de pasar por el tracto digestivo de los lagartos al igual que lo expuesto por TRAVESET (1998) (47% de las especies incrementan esta tasa de germinación). La variación de este tiempo de dormancia (aún no modificándose el porcentaje final de germinación) tendrá efectos positivos (ventajas adaptativas) en función de la especie tratada, las condiciones particulares de cada microhábitat, la época de año, etc. (TRAVESET 1998). En los casos de *W. aristata*, *L. intricatum* y *K. retamoides*, el incremento de la tasas de germinación presentará ventajas adaptativas si supone mejores condiciones microclimáticas a la hora del asentamiento de las plántulas frente a semillas que no hayan "roto" su dormancia (véase ejemplos en TRAVESET 1998). Sin embargo, las diferencias que se han documentado suelen ser de pocos días, por lo que no cabría esperar grandes cambios o ventajas el hecho de adelantar la germinación. Por ello, y al igual que lo sugerido por TRAVESET & WILLSON (1997), quizás la ventaja más importante (desde el punto de vista de la planta madre), sea que las semillas sean alejadas del pie de planta, lugares caracterizados por una mayor mortalidad de semillas y menor probabilidad de supervivencia de plántulas (JANZEN 1970).

#### *Variaciones morfológicas y anatómicas*

El tamaño de los lagartos, la morfología y la fisiología del tracto digestivo, muestran diferencias que están acordes con la importancia del componente celulósico en la dieta. De forma general, estos resultados confirman las predicciones que plantea para estas tres poblaciones de lagartos la teoría de la digestión óptima (SIBLY 1981), aún dentro de especies o poblaciones omnívoras. La especie de lagarto caracterizada por una dieta energéticamente más pobre (mayor contenido en vegetales) presenta un tamaño mayor que le posibilita presentar (de forma secundaria) unos caracteres anatómicos y fisiológicos (p.ej. mayor longitud del intestino y TT más prolongados) adecuados para mantener una eficiencia digestiva óptima al

compararlas con especies más insectívoras (p.ej. lacértidos continentales). La importancia de determinadas adaptaciones anatómicas/fisiológicas del tracto digestivo, relacionadas en gran medida con el tamaño de los lagartos, ha sido puesto de manifiesto por IVERSON (1982) en diferentes especies de Iguanidae a la hora de incrementar la eficiencia digestiva.

La talla de los lagartos limita, en gran medida, la posibilidad de utilizar materia vegetal como principal recurso alimentario. Las especies de menor tamaño están condicionadas por los altos valores de sus tasas metabólicas en relación al peso corporal, necesitando por tanto una dieta más carnívora para contrarrestar sus mayores requerimientos energéticos por unidad de peso (POUGH 1973, MAUTZ & NAGY 1987, ZARI 1991). *G. atlantica* consume una gran proporción de alimento energéticamente más rentable (dieta más carnívora), de acuerdo con las limitaciones impuestas por el tamaño (hipótesis de restricciones alométricas) para el uso de dietas ricas en fibras vegetales en vertebrados (OSTROM 1963, SOKOL 1967, POUGH 1973, FUENTES & DI CASTRI 1975, DEMMENT & VAN SOEST 1985, BOZINOVIC 1993, KING 1996). Según esto, reptiles de menor tamaño tendrán que ser básicamente insectívoros, mientras que los de mayor tamaño, podrán utilizar recursos vegetales en diferente medida en función de la disponibilidad de invertebrados en cada hábitat.

De igual manera, se han propuesto otros condicionantes que impiden que los lagartos de menor tamaño presenten una dieta rica en materia vegetal. A este respecto, OSTROM (1963) y SOKOL (1967) comentan que los lagartos más pequeños se verán imposibilitados para reducir eficientemente el alimento vegetal al no poder imprimir la fuerza mandibular necesaria para ello. Además, al utilizar un recurso alimentario energéticamente menos rentable, tendrán que gastar más tiempo en explotar estos nichos tróficos, incrementándose notablemente el riesgo de depredación. Según esto, podrán acceder a este recurso los lagartos de mayor tamaño, los que habiten en zonas con menor presión depredatoria o que presenten algún tipo de estructuras defensivas que contrarresten un mayor riesgo a la depredación (SZARSKI 1962). Este hecho podría explicar que aún comparando especies de tallas similares a *G. atlantica* (p.ej. *Psammodromus algirus*, *Podarcis hispanica*), éstos sean carnívoros en situaciones continentales mientras que en ecosistemas insulares (menor riesgo de depredación) consuman cierta cantidad de materia vegetal (DI PALMA 1984, PÉREZ-MELLADO & CORTI 1993).

En cambio, la talla de *G. galloti* en la isla de Tenerife le posibilita explotar, además de invertebrados, un amplio espectro de materia vegetal (hojas, flores y frutos), variando su importancia en la dieta según la disponibilidad de éstos en el medio. Cabe mencionar, que esta

especie llega a ser omnívora, predominantemente herbívora (p.ej. en la población de Teno Bajo, Punta de Rasca, Los Silos, Afur) aún con tamaños inferiores (peso máximo = 55 g; LHC máximo = 128 mm) al tamaño requerido para especies de lagartos herbívoros (Agamidae, Iguanidae, Scincidae, Gerrhosauridae y Cordylidae). En estas familias, las especies con peso corporal inferior a 100 g son omnívoras, predominantemente carnívoras o totalmente carnívoras (véase Figuras 2a-e en POUGH 1973).

Según el propio F.H. POUGH, las desviaciones de este modelo pueden ser debidas a determinadas especializaciones ecológicas en situaciones concretas (p.ej. baja presión de depredación). A este respecto, *Dipsosaurus dorsalis* (Iguanidae) con un peso de hasta 75 g puede mostrar este patrón de herbivoría ya que son activos en ambientes termófilos de Norteamérica, con ausencia de especies competidoras y depredadoras (POUGH 1973). Diferentes grados de herbivoría también ha sido mostrado por FUENTES & DI CASTRI (1975) en Chile para *Liolaemus* spp. (Iguanidae) con pesos corporales inferiores a los 100 gramos. Varios autores han citado otros casos similares en medios insulares; p.ej. *Cnemidophorus murinus* (Teiidae), con un peso que oscila entre 20-50 g y con un 74-78% de materia vegetal en su dieta (DEARIN 1993); *Klauberina riversiana* (Xanthusiidae), con un peso inferior a 20 g y con valores de componente vegetal que oscila entre un 30-50% (JOHNSON & LILLYWHITE 1979).

En el caso concreto de los lagartos de Canarias, éstos son depredados por el Cernícalo Vulgar (*Falco tinunculus*), el Alcaudón Real (*Lanius excubitor*), el Ratonero Común (*Buteo buteo*) y los gatos asilvestrados (*Felix catus*) (CARRILLO *et al.* 1994, NOGALES *et al.* 1990, NOGALES & MEDINA 1996, NOGALES *et al.* 1996, NOGALES *et al.* 1998), por lo que este elevado grado de herbivoría en especies de menor talla que lo expuesto por este autor deba responder, en gran medida, a otro tipo condicionantes ecológicos específicos (p.ej. mecanismos conductuales y/o fisiológicos) más que a un relajamiento de presiones depredatorias en estos medios insulares (véase además VAN DEVENDER 1982 y BOZINOVIC 1993).

Una alternativa que tendrá que ser evaluada será p.ej., el papel que juega la alta precisión termoregulatoria que muestra *G. galloti* en un ambiente térmicamente heterogéneo (DÍAZ 1994). A este respecto, es conocida la necesidad de seleccionar "parches" térmicos del ambiente con bajas temperaturas para incrementar la eficiencia digestiva y el TT en dietas cualitativamente pobres (THROCKMORTON 1973, WALDSCHMIDT *et al.* 1986, VAN DAMME *et al.* 1991, VAN MARKEN LICHTENBELT 1992, BEAUPRE *et al.* 1993, BOZINOVIC 1993). Este tipo de

respuestas conductuales son, ecológica y evolutivamente, más rentables de llevar a cabo que cambios substanciales en rasgos anatómicos en estas especies omnívoras caracterizadas con una marcada variabilidad espacial y temporal en la composición de la dieta. La no existencia de variaciones anatómicas y morfológicas entre las poblaciones de Teno Bajo e Izaña, asociadas a sus dietas marcadamente diferentes, junto con las diferencias detectadas en la velocidad de tránsito por el tracto digestivo (aún en un régimen de temperaturas homogéneas), sugiere una alta plasticidad fenotípica de este rasgo fisiológico. Según esto, se esperaría que las poblaciones más herbívoras (o frugívoras) de *G. galloti* en Tenerife seleccionasen "parches" de temperatura ambiental más baja que poblaciones más insectívoras, en relación a la disponibilidad de temperaturas en cada zona.

Para otros grupos de vertebrados también se han citado limitaciones análogas impuestas por el tamaño corporal a la herbivoría (o frugivoría) (en aves: HERRERA 1984, WHEELWRIGHT 1985, JORDANO 1987, RICHARDSON & WOOLLER 1988, BRUGGER 1991, JORDANO 1992; en mamíferos: DEMMENT *et al.* 1985, FOLEY & CORK 1992), aspecto que, a última instancia, limitaría la importancia de éstos como dispersantes de semillas.

Aunque ninguno de los rasgos anatómicos medidos mostró diferencias relacionadas con el tipo de dieta (al eliminar el efecto de la talla), los tamaños de los diferentes órganos se incrementarán a la par que aumenta el tamaño de los lagartos, favoreciéndose la eficiencia digestiva en dietas más herbívoras. La similitud encontrada en el tamaño de estos órganos en las dos poblaciones de *G. galloti* (de igual talla y diferentes dietas) indica la escasa plasticidad fenotípica que muestran estos órganos en estas poblaciones. La evolución de la alta plasticidad anatómica debe estar fundamentalmente limitada por el carácter omnívoro de estas dos poblaciones y la alta variabilidad detectada en la dieta entre ellas, aún dentro de hábitats similares (p.ej. La Fortaleza, Izaña y Cañada Blanca en el retamar de cumbre).

La longitud del intestino se ha mostrado proporcionalmente más largo en aquellas especies de reptiles más herbívoras que otras que sean insectívoras (SKOCZYLAS 1978, GUARD 1980, STEVENS 1990, DEARING 1993, ZUG 1993). Un incremento de la superficie de absorción intestinal incrementará la tasa de digestión y absorción de nutrientes, aspecto de mayor interés en aquellas especies con dietas cualitativamente más pobres (BOZINOVIC 1993). Los valores medios del cociente entre la longitud total del intestino y la LHC para 3 especies omnívoras (184%) (SKOCZYLAS 1978 y DEARING 1993, a partir de datos de LÖNNBERG 1902), concuerda a grandes rasgos con lo obtenido en el presente estudio. Este cociente disminuye desde la

población de Teno Bajo (179%), hasta Izaña (156%) y, por último, Tetir (149%). No obstante, estos valores son superiores que los citados por estos autores para 27 especies insectívoras (131%), y menores que los obtenidos en 6 especies herbívoras (293%). Según estos datos, la longitud del intestino de las especies tratadas en este estudio estarán en un margen de valores que concuerdan con el grado de omnivoría de las tres poblaciones analizadas.

También se han observado intestinos más largos en especies omnívoras-herbívoras en otros grupos de vertebrados (en aves: ZISWILER & FARNER 1972, KENWARD & SIBLY 1978, BRUGGER 1991, RICKLEFS 1996; en mamíferos: MYRCHA 1964 y 1965, CHIVERS & HLADIK 1980, MILTON 1981, GROSS *et al.* 1985, GREEN & MILLAR 1987, HAMMOND & WUNDER 1991, KORN 1992, ELLIS *et al.* 1994, LEE & HOUSTON 1995, SPINKS & PERRIN 1995), aunque esta relación debe estar condicionada, en gran medida, con el tamaño de las especies.

En cuanto al tamaño del estómago e hígado, éstos incrementan su peso a medida que aumenta el tamaño del lagarto (relaciones alométricas) y, al igual que las otras variables medidas, es la causa de la falta de consistencia en relación al tipo de dieta. Al comparar de forma intraespecífica el peso del estómago en diferentes especies de mamíferos (GROSS *et al.* 1985, LEE & HOUSTON 1995, SPINKS & PERRIN 1995), tampoco se encontraron diferencias asociadas al tipo de dieta. Con respecto al tamaño del hígado, algunos autores han puesto de manifiesto diferencias interespecíficas en aves (ZISWILER & FARNER 1972, PULLIAINEN *et al.* 1981, HERRERA 1984), señalándose hígados mayores en especies más insectívoras e incluso en aquellas que consumen una cantidad importante de frutos (PULLIAINEN *et al.* 1981, HERRERA 1984). No obstante, dado que estos autores utilizaron índices (peso órgano/peso individuo), quizás esta relación se debe a simples efectos alométricos más que a adaptaciones o preadaptaciones al tipo de dieta. Al igual que los lagartos canarios, las especies de aves que consumen frutos son omnívoras, variando la importancia de este componente a lo largo del año.

Se ha sugerido que el número de cúspides en los dientes de los lagartos es una adaptación a un mayor grado de herbivoría (HOTTON 1955, MONTANUCCI 1968, JOHNSON & LILLYWHITE 1979, ZIMMERMAN & TRACY 1989), ya que facilita el corte y trituración de la materia vegetal (SOKOL 1967). Sin embargo, se ha citado la presencia de dientes sin cúspides (*Uromastix aegyptius*), así como la ausencia de masticación (*U. aegyptius* y *Iguana iguana*), en estas dos especies altamente especializadas en dietas herbívoras (OSTROM 1963, THROCKMORTON 1976). Por tanto, no son conclusivas las relaciones ecológicas y evolutivas

entre la presencia de cúspides en los dientes y el grado de herbivoría mostrado.

En los lagartos canarios, sin llegar a ser herbívoros especializados, se observa una clara tendencia a la presencia de dientes tricúspides en especies más vegetarianas, frente a los bicúspides en especies básicamente insectívoras (véase además CASTANET & BÁEZ 1991 y MATEO & LÓPEZ-JURADO 1992). No existen datos sobre el grado de trituración del alimento en estas especies, pero a partir de observaciones tomadas en el campo, así como de los lagartos mantenidos en cautividad, se puede advertir un cierto grado de masticación del alimento antes de ser ingeridos. Aunque la trituración del alimento sea bajo, ésta se verá incrementada a medida que aumenta el número de cúspides en las piezas dentales. Por tanto, este rasgo quedará positivamente seleccionado si además se produce un aumento en la eficiencia digestiva en las especies más herbívoras. Es conocido el efecto que tiene la disminución del tamaño de las partículas de alimento en incrementar la absorción intestinal (BJORNDAL *et al.* 1990).

El grado de trituración se verá además favorecido por la ingestión de pequeñas piedras (litofagia) que ayuden a disgregar los tejidos vegetales en el tracto digestivo (SOKOL 1971, FUENTES & DI CASTRI 1975, SKOCZYLAS 1978). Esta tendencia también ha sido observada en los lagartos más herbívoros. Así, un mayor número de piedras se contabilizaron en las 150 excrementos analizados de Teno Bajo (n= 23) frente a Izaña (n= 5) y Tetir (n= 2).

La presencia de dientes tricúspides en la población de Izaña (principalmente insectívora), quizás se deba a que es un rasgo poco ligado a cambios adaptativos una vez fijado filogenéticamente. Esto se ve confirmado además por la presencia de dientes tricúspides en las especies antecesoras de *G. galloti* (*G. goliath* y *G. intermedia*) (Figura I.7 y HERNÁNDEZ *et al.* 2000, respectivamente), así como en las subespecies de *G. galloti* presentes en las islas de El Hierro y La Gomera (CASTANET & BÁEZ 1991 y *observación personal*), caracterizadas también por una dieta básicamente insectívora (MACHADO 1985 y *observación personal*).

Por ello, y a modo de resumen, los lagartos canarios no presentan ningún tipo de rasgos anatómico o funcional que pueda ser explicado por selección según el tipo de dieta. Un mayor carácter herbívoro (frugívoro) de los lagartos está asociado, simplemente a una mayor talla, a la presencia de tricúspides (y policúspides en el caso de *G. stehlini*) y posiblemente a cambios en el comportamiento termoregulatorio y la ingestión de pequeñas piedras (litofagia). No obstante, para confirmar que estos caracteres sean respuestas adaptativas al tipo de dieta,

este hecho será necesario realizar un estudio de contrastes filogenéticos (FELSENSTEIN 1985, GARLAND *et al.* 1992, MARTINS & HANSEN 1996), para conocer el estado de estos caracteres a lo largo del árbol filogenético.

### *Variaciones fisiológicas*

En relación con las variables fisiológicas medidas del tracto digestivo, éstas toman valores acordes con lo observado por numerosos autores en diferentes especies de lagartos. A este respecto, se han señalado tiempos de tránsitos elevados (entre 3 y 7 días) en especies con alto contenido de materia vegetal en la dieta (THROCKMORTON 1973, JOHNSON & LILLYWHITE 1979, CHRISTIAN *et al.* 1984, WALDSCHMIDT *et al.* 1986, MAUTZ & NAGY 1987, ZIMMERMAN & TRACY 1989, VAN MARKEN LICHTENBELT 1992), superando incluso los 20 días en algunas especies de tortugas (RICK & BOWMAN 1961, HNATIUK 1978, MEIENBERGER *et al.* 1993) y en el lagarto de cola espinosa (*Uromastyx acanthinura*) (SCHLEICH *et al.* 1996). Para otras especies de lagartos insectívoros se han citado valores claramente inferiores (< 2 días) (TADDEI 1951, AVERY, 1973, WINDEL & SAROKON 1976, ZIMMERMAN & TRACY 1989, VAN DAMME *et al.* 1991, BEAUPRE *et al.* 1993).

Estos elevados tiempos de retención están relacionados con la necesidad de mantener el alimento vegetal el mayor tiempo posible en el interior del tracto digestivo, además de incrementar la eficiencia de absorción de nutrientes en este tipo de dietas (THROCKMORTON 1973, JOHNSON & LILLYWHITE 1979, IVERSON 1982, CHRISTIAN *et al.* 1984).

La ausencia de diferencias entre Teno Bajo e Izaña, aún presentando longitud del intestino diferentes (Teno Bajo > Izaña), se debe en gran medida a una mayor velocidad de tránsito por el tubo digestivo en los lagartos de Izaña frente a los de Teno Bajo (29 vs 21 mm/día). Con dietas cualitativamente similares (Izaña-Tetir), se observa una respuesta fisiológica homogénea en cuanto a la velocidad de paso por el tubo digestivo. Según esto, los lagartos pueden variar la tasa de paso del alimento aún a niveles intraespecíficos, y posiblemente adaptaciones temporales de este rasgo también podrán ser detectados a medida que ocurran variaciones estacionales de la dieta.

Mayores tiempos de tránsito por el tracto digestivo también han sido detectados en otros grupos de vertebrados que presentan una importante contribución de materia vegetal en la dieta (en aves: WILLSON 1989, BOSQUE & PARRA 1992, GRAJAL & PARRA 1995; en

mamíferos: JANZEN 1981, MILTON 1981, CABRE-VERT & FEISTNER 1995, LANYON & MARSH 1995).

## BIBLIOGRAFÍA

- ALEXANDRE, D.Y. (1978). Le rôle disseminateur des elephants en forêt de Tai, Cote-d'Ivoire. *La Terre et la Vie*, 32: 47-72.
- ANCOCHEA, E., J.M. FUSTER, E. IBARROLA, A. CENDRERO, J. COELLO, F. HERNÁN, J.M. CANTAGREL & C. JAMOND (1990). Volcanic evolution of the island of Tenerife (Canary Islands) in the light of new K-Ar data. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 44: 231-249.
- ARNOLD, E.N. (1973). Relationships of the Palearctic lizards assigned to the genera *Lacerta*, *Algyroides* and *Psammotromus* (Reptilia: Lacertidae). *Bulletin British Museum Natural History (Zoology)*, 25: 291-366.
- ARNOLD, E.N. (1987). Resource partition among lacertid lizards in southern Europe. *Journal of Zoology, London (B)*, 1: 739-782.
- ARNOLD, E.N. (1989). Towards a phylogeny and biogeography of the Lacertidae: relationships within an Old-World family of lizards derived from morphology. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Zoology*, 55: 209-257.
- AUFFENBERG, W. (1979). A monitor lizard in the Philippines. *Oryx*, 15: 38-46.
- AVERY, R.A. (1966). Food and feeding habits of the Common Lizard (*Lacerta vivipara*) in the West of England. *Journal of Zoology, London*, 149: 115-121.
- AVERY, R.A. (1973) Morphometric and functional studies on the stomach of the lizard *Lacerta vivipara*. *Journal of Zoology, London*, 169: 157-167.
- BÁEZ, M. (1977). Los reptiles de las Islas Canarias. *Aguayro*, 93: 1-3.
- BARNEA, A., Y. YOM-TOV & J. FRIEDMAN (1990). Differential germination of two closely related species of *Solanum* in response to bird ingestion. *Oikos*, 57: 222-228.
- BARNEA, A., Y. YOM-TOV, & J. FRIEDMAN (1991). Does ingestion by birds affect seed germination?. *Functional Ecology*, 5: 394-402.
- BARNEA, A., Y. YOM-TOV, & J. FRIEDMAN (1992). Effect of frugivorous birds on seed dispersal and germination of multi-seeded fruits. *Acta Oecologica*, 13: 209-219.
- BARQUÍN, E. (1984). Matorrales de la transición entre el piso basal y el montano de la Isla de Tenerife, Canarias. Tesis doctoral. Universidad de La Laguna, 268 pp.
- BARQUÍN, E. & W. WILDPRET (1975). Diseminación de plantas canarias. Datos iniciales. *Vieraea*, 5: 38-60.
- BARQUÍN E., M. NOGALES & W. WILDPRET (1986). Intervención de vertebrados en la diseminación de plantas vasculares en Inagua, Gran Canaria. *Vieraea*, 16: 263-272.
- BAUWENS, D., T. GARLAND, A.M. CASTILLA & R. VAN DAMME (1995). Evolution on sprint speed in lacertid lizards: morphological, physiological, and behavioral covariation. *Evolution*, 49: 848-863.
- BEAUPRE, S.J., A.E. DUNHAM & K.L. OVERALL (1993). The effects of consumption rate and temperature on apparent digestibility coefficient, urate production, metabolizable energy coefficient and passage time in canyon lizards (*Sceloporus merriami*) from two populations. *Functional Ecology*, 7: 273-280.
- BERTIN, L. (1946). Le peuplement des îles Atlantides en vertébrés hétérothermes. En: Contribution a l'étude du peuplement des îles Atlantides. Société de Biogéographie. Mémoires 8: 87-107.
- BISCHOFF, W. (1981). Freiland-und terrarienbeobachtungen an der Omaneidechse, *Lacerta jayakari* Boulenger, 1887 (Reptilia: Sauria: Lacertidae). *Zeitschrift des Kölner Zoo*, 24: 135-143.

- BISCHOFF, W.H., K. NETTMANN & S. RYKENA (1979). Ergebnisse einer herpetologischen Exkursion nach Hierro, Kanarische Inseln. *Salamandra*, 15: 158-175.
- BISCHOFF, W. (1998). (ed.). *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*, Bd. 6. Die Reptilien der Kanarischen Inseln, der Selvagens-Inseln und des Madeira-Archipels.- Wiesbaden (Aula), 449 pp.
- BISQUERRA, R. (1989). *Introducción conceptual al Análisis Multivariable*. Vol. I y II. PPU, Barcelona, 808 pp.
- BJORNDAL, K.A., A.B. BOLTEN & J.E. MOORE (1990). Digestive fermentation in herbivores: effect of food particle size. *Physiological Zoology*, 63: 710-721.
- BOSQUE, C. & O. DE PARRA (1992). Digestive efficiency and rate of food passage in Oilbird nestlings. *Condor*, 94 : 557-571.
- BOZINOVIC, F. (1993). Fisiología ecológica de la alimentación y digestión en vertebrados: modelos y teorías. *Revista Chilena de Historia Natural*, 66: 375-382.
- BRAMWELL, D. (1971). Studies in the Canary Islands flora: the vegetation of Punta de Teno, Tenerife. *Cuadernos de Botánica Canaria*, 11: 4-37.
- BRAUN, J. & G.R. BROOKS (1987). Box turtles (*Terrapene carolina*) as potential agents for seed dispersal. *American Midland Naturalist*, 117: 312-318.
- BRAVO, T. (1954). *Geografía general de las Islas Canarias*. Vol. I. Goya ediciones. Stª Cruz de Tenerife, 410 pp.
- BRUGGER, K.E. (1991). Anatomical adaptation of the gut to diet in Red-Winged Blackbirds (*Agelaius phoeniceus*). *Auk*, 108: 562-567.
- BUSACK, S.D. & F.M. JAKSIC (1982). Autoecological observations of *Acanthodactylus erythrurus* (Sauria: Lacertidae) in southern Spain. *Amphibia-Reptilia*, 3: 237-255.
- CABRE-VERT, N. & A.T.C. FEISTNER (1995). Comparative gut passage time in captive lemurs. *Journal of Wildlife Preservation Trusts*, 31: 76-81.
- CAETANO, A., D. CEJUDO, M. GARCÍA-MÁRQUEZ, N. ORRIT & M. ROMERO (1997). *Gallotia caesaris* (Lehrs, 1914). Lagarto de Lehrs. En: PLEGUEZUELOS, J.M. (ed.), *Distribución y Biogeografía de los anfibios y reptiles en España y Portugal*, Monografías de Herpetología nº 3. Universidad de Granada y Asociación Herpetológica Española, Granada, 405-406.
- CARRILLO, J., E. HERNÁNDEZ, M. NOGALES, G. DELGADO, R. GARCÍA & T. RAMOS (1994). Geographic variations in the spring diet of *Falco tinnunculus* L. on the islands of Fuerteventura and El Hierro (Canary Islands). *Bonner zoologische Beiträge*, 45: 39-48.
- CASTANET, J. & M. BÁEZ (1991). Identificación de dos especies de lagartos de un yacimiento subfósil de la isla de El Hierro (Islas Canarias) con histología ósea. *Revista Española de Herpetología*, 5: 43-49.
- CASTILLA, A.M., D. BAUWENS, R. VAN DANNE & R.F. VERHEYEN (1989). Notes on the biology of the high altitude lizard *Lacerta bedriagae*. *Herpetological Journal*, 1: 400-403.
- CASTILLA, A.M., D. BAUWENS & G.A. LLORENTE (1991). Diet composition of the lizard *Lacerta lepida* in Central Spain. *Journal of Herpetology*, 25: 30-36.
- COBO, M. & A.C. ANDREU (1988). Seed consumption and dispersal by the spur-thighed tortoise *Testudo graeca*. *Oikos*, 51: 267-273.
- COE, M.J., D.L. DILCHER, J.O. FARLOW, D.M. JARZEN & D.A. RUSSELL (1992). Dinosaurs and land plants. En: FRIIS, E.M., W.G. CHALONER & P.R. CRANE (eds.), *The origins of angiosperms and their biological consequences*. Cambridge University Press, Malta, 225-258.
- CÔRTEZ-FIGUEIRA, J.E., J. VASCONCELLOS-NETO, M.A. GARCÍA & A.L. TEIXEIRA DE SOUZA (1994). Saurocory in *Melocactus violaceus* (Cactaceae). *Biotropica*, 26: 295-301.

- CRAWLEY, M.J. (1983). *Herbivory, the dynamics of animal-plant interactions*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 437 pp.
- CHEKE, A.S. (1984). Lizards of the Seychelles. En: STODDART, D.R. (ed.), *Biogeography and ecology of the Seychelles islands*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, 331-560.
- CHIVERS, D.J. & C.M. HLADIK (1980). Morphology of the gastrointestinal tract in primates: comparisons with other mammals in relation to diet. *Journal of Morphology*, 166: 337-386.
- CHRISTIAN, K.A., C.R. TRACY & W.P. PORTER (1984). Diet, digestion, and food preferences of Galápagos land iguanas. *Herpetologica*, 40: 205-212.
- DEARING, M.D. (1993). An alimentary specialization for herbivory in the tropical whiptail lizard *Cnemidophorus murinus*. *Journal of Herpetology*, 27: 111-114.
- DEARING, M.D. & J.J. SCHALL (1992). Testing models of optimal diet assembly by the generalist herbivorous lizard *Cnemidophorus murinus*. *Ecology*, 73: 845-858.
- DEMMENT, M.W. & P.J. VAN SOEST (1985). A nutritional explanation for body-size patterns of ruminant and nonruminant herbivores. *American Naturalist*, 125: 641-672.
- DÍAZ, E. (1980). Notas sobre el lagarto tizón (*Lacerta galloti*). *Doñana Acta Vertebrata*, 7: 95-96.
- DÍAZ, J.A. (1994). Field thermoregulatory behavior in the western Canarian lizard *Gallotia galloti*. *Journal of Herpetology*, 28: 325-333.
- DÍAZ, J.A. (1995). Prey selection by lacertid lizards: a short review. *Herpetological Journal*, 5: 245-251.
- DÍAZ, J.A. & L.M. CARRASCAL (1990). Regional distribution of a Mediterranean lizard: influence of habitat use and prey abundance. *Journal of Biogeography*, 18: 1-7.
- DI PALMA, M.G. (1984). Régime alimentaire de *Psammmodromus algirus* (Reptilia, Lacertidae) dans une population insulaire du Canal de Sicile. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, 39: 225-230
- DURTSCHKE, R.D. (1992). Feeding time strategies of the fringe-toed lizard, *Uta inornata*, during breeding and non-breeding seasons. *Oecologia*, 89: 85-89.
- ELLIS, B.A., J.N. MILLS, E.J.T. KENNEDY, J.I. MAIZTEGUI & J.E. CHILDS (1994). The relationship among diet, alimentary tract morphology, and life history for five species of rodents from the central Argentine pampa. *Acta Theriologica*, 39: 345-355.
- ELVERS, I. (1977). Flower-visiting lizards on Madeira. *Botanic Notiser*, 130: 231-234.
- ELVERS, I. (1978). The Madeiran lizard-flower connection observed in a natural habitat. *Botanic Notiser*, 131: 159-160.
- FELLERS, G.M. & C.A. DROST (1991). Ecology of the Island Night Lizard, *Xantusia riversiana*, on Santa Barbara Island, California. *Herpetological Monographs*, 5: 28-78.
- FELSENSTEIN, J. (1985). Phylogenies and the comparative method. *American Naturalist*, 125: 1-15.
- FIALHO, R.F. (1990). Seed dispersal by a lizard and a treefrog- effect of dispersal site on seed survivorship. *Biotropica*, 22: 423-424.
- FLEMING, T.H. & K.R. LIPS (1991). Angiosperm endozoochory: were Pterosaurs cretaceous seed dispersers ?. *American Naturalist*, 138: 1058-1065.
- FOLEY, W.F. & S.J. CORK (1992). Use of fibrous diets by small herbivores: How far can the rules be 'Bent'? *Trends in Ecology and Evolution*, 7: 159-162.
- FRUCTUOSO, G. (1964). *Las Islas Canarias de "Saudades de Terra"*. Instituto de Estudios Canarios Vol. 12, 194 pp.
- FUENTES, E.R. & F. DI CASTRI (1975). Ensayo de herbivoría experimental en especies de *Liolaemus* (Iguanidae) chilenos. *Anales del Museo de Historia Natural Valparaiso*, 8:

66-75.

- GARLAND, T., P.H. HARVEY & A.R. IVES (1992). Procedures for the analysis of comparative data using phylogenetically independent contrasts. *Systematic Biology*, 41: 18-32.
- GONZÁLEZ, P., F. PINTO, M. NOGALES, J. JIMÉNEZ-ASENSIO, M. HERNÁNDEZ & V. CABRERA (1996). Phylogenetic relationships of the Canary Islands endemic lizard genus *Gallotia* (Sauria: Lacertidae), inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 5: 63-71.
- GOULD, S.J. & E.S. VRBA (1982). Exaptation -a missing term in the science of form. *Paleobiology*, 8: 4-15.
- GRAJAL, A. & O. PARRA (1995). Passage rates of digesta markers in the gut of the Hoatzin, a folivorous bird with foregut fermentation. *Condor*, 97: 675-683.
- GREEN, D.A. & J.S. MILLAR (1987). Changes in gut dimensions and capacity of *Peromyscus maniculatus* relative to diet quality and energy needs. *Canadian Journal of Zoology*, 65: 2159-2162.
- GREER, A.E. (1976). On the evolution of the giant Cape Verde scincid lizard *Macroscincus coctei*. *Journal of Natural History*, 10: 691-712.
- GROSS, J.E., Z. WANG & B.A. WUNDER (1985). Effects of food quality and energy needs: changes in gut morphology and capacity of *Microtus ochrogaster*. *Journal of Mammalogy*, 66: 661-667.
- GUARD, C.L. (1980). The reptilian digestive system: general characteristics. En: SCHMIDT-NIELSEN, K., L. BOLIS & C.R. TAYLOR (eds.), *Comparative Physiology: Primitive Mammals* (eds.). Cambridge University Press, Cambridge, 43-51.
- HAMMOND, K.A. & B.A. WUNDER (1991). The role of diet quality and energy need in the nutritional ecology of a small herbivore, *Microtus ochrogaster*, 64: 541-567.
- HANSEN, A. & P. SUNDING (1993). Flora of Macaronesia. Checklist of vascular plants. (4ª edición). *Sommerfeltia*, 17: 1-295.
- HENLE, K. & J.J. KLAVER (1986). *Podarcis sicula* (Rafinesque-Schmaltz, 1810) - Ruineidechse. En: BÖHME, W. (ed.), *Handbuch der Amphibien und Reptilien Europas 2/11 Echsen III (Podarcis)*. Aula Verlag, Wiesbaden, 254-342.
- HERNÁNDEZ, A. (1990). Observaciones sobre el papel del lagarto ocelado (*Lacerta lepida* Daudin), el erizo (*Erinaceus europaeus*, L.) y el tejón (*Meles meles* L.) en la dispersión de semillas. *Doñana Acta Vertebrata*, 17: 235-242.
- HERNÁNDEZ, A., J. ALEGRE & J.M. SALGADO (1991a). Ecología trófica de *Lacerta lepida* en la Provincia de León, noroeste de España. *Amphibia-Reptilia*, 12: 283-292.
- HERNÁNDEZ, A., J. ALEGRE, J.M. SALGADO & A. GUTIÉRREZ (1991b). El papel de los coleópteros en el régimen alimentario de algunos vertebrados en el noroeste de España. *Elytron*, 5: 231-237.
- HERNÁNDEZ, E., M. NOGALES & A. MARTÍN (2000). Discovery of a new lizard in the Canary Islands, with a multivariate analysis of the genus *Gallotia* (Reptilia: Lacertidae). *Herpetologica* (en prensa).
- HERRERA, C.M. (1984). Adaptation to frugivory of Mediterranean avian seed dispersers. *Ecology*, 65: 609-617.
- HERRERA, C.M. (1995). Plant-vertebrate seed dispersal systems in the Mediterranean: ecological, evolutionary, and historical determinants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 26: 705-727.
- HEYDECKER, W. (1965). Report of the rigour test committee (1962-1963). *Proceedings of the International Seed Testing Assay*, 30: 369-379.
- HEYDECKER, W. (1968). Report of the rigour test committee (1965-1968). *Proceedings of the*

- International Seed Testing Assay*, 34: 751-773.
- HIRTH, H.F. (1963). The ecology of two lizards on a tropical beach. *Ecological Monographs*, 33: 83-112.
- HNATIUK, S.H. (1978). Plant dispersal by the Aldabran giant tortoise, *Geochelone gigantea* (Schweigger). *Oecologia* (Berl.), 36: 345-350.
- HOTTON, N. (1955). A survey of adaptive relationships of dentition to diet in North America Iguanidae. *American Midland Naturalist*, 55: 88-114.
- HOWE, H.F. (1986). Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals. En: MURRAY, D.R. (ed.), *Seed dispersal*. Academic Press, New York, 123-189.
- HOWE, H.F. & G.A. VANDE KERCKHOVE (1979). Fecundity and seed dispersal of a tropical tree. *Ecology*, 60: 180-189.
- HOWE, H.F. & L.C. WESTLEY (1990). *Ecological relationships of plants and animals*. Oxford University Press, New York, 273 pp.
- IVERSON, J.B. (1982). Adaptations to herbivory in iguanine lizards. En: BURGHARDT, G.M. & A.S. RAND (eds.), *Iguanas of the World: their behavior, ecology and conservation*. Noyes, Park Ridge, New Jersey, 60-76.
- IVERSON, J.B. (1985). Lizards as seed dispersers?. *Journal of Herpetology*, 19: 292-293.
- JANZEN, D.H. (1970). Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist*, 104: 501-528.
- JANZEN, D.H. (1981). *Enterolobium cyclocarpum* seed passage rate and survival in horses, Costa Rican Pleistocene seed dispersal agents. *Ecology*, 62: 593-601.
- JANZEN, D.H. (1983). Dispersal of seeds by vertebrates guts. En: FUTUYMA, D.J. & M. SLATKIN (eds.), *Coevolution*. Sinauer, Sunderland, MA, 232-262.
- JOHNSON, R.N. & LILLYWHITE, H.B. (1979). Digestive efficiency of the omnivorous lizard *Klauberina reversiana*. *Copeia*, 3: 431-437.
- JORDANO, P. (1987). Frugivory, external morphology and digestive system in mediterranean sylviid warblers *Sylvia* spp. *Ibis*, 129: 175-189.
- JORDANO, P. (1992). Fruits and frugivory. En: FENNER, M. (ed.), *Seeds, the ecology of regeneration in plant communities*. CAB International, Wallingford, 105-156.
- KARASOV, W.H. (1986). Energetics, physiology and vertebrate ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 1: 101-104.
- KENWARD, R.E. & R.M. SIBLY (1978). Woodpigeon feeding behaviour at Brassica sites. A field and laboratory investigation of woodpigeon feeding behaviour during adoption and maintenance of a Brassica diet. *Animal Behaviour*, 26: 778-790.
- KING, G. (1996). *Reptiles and herbivory*. Chapman & Hall, London, 160 pp.
- KLEMMER, K. (1976). The amphibia and reptilia of the Canary Islands. En: KUNKEL, G. (ed.), *Biogeography and ecology in the Canary Islands*. Dr. W. Junk publishers, The Hague, 433-456.
- KNOWLTON, G.F. (1949). Food of the island night lizard. *Herpetologica*, 5: 45-46
- KORNS, H. (1992). Intestine lengths of Southern African savanna rodents and insectivores: intra- and interspecific comparisons. *Journal of Zoology*, 228: 455-460.
- KREFFT, G. (1950). Beiträge zur Kenntnis der Kanarischen Echsenfauna. *Zoologische Anzeiger* (suppl.), 145: 426-444.
- KREFTING, L.W. & E.I. ROE (1949). The role of some birds and mammals in seed germination. *Ecological Monographs*, 19: 271-286.
- LANYON, J.M. & H. MARSH (1995). Digesta passage times in the Dugong. *Australian Journal of Zoology*, 43: 119-127.
- LEE, W.B. & D.C. HOUSTON (1995). The rate of change of gut anatomy in voles in relation to

- diet quality. *Journal of Zoology, London*, 236: 341-345.
- LEGLER, J.M. & L.J. SULLIVAN (1979). The application of stomach-flushing to lizards and anurans. *Herpetologica*, 35: 107-110.
- LIEBERMAN, D.J., B. HALL, M.D. SWAINE & M. LIEBERMAN (1979). Seed dispersal by baboons in the Shai Hills, Ghana. *Ecology*, 60: 65-75.
- LIEBERMAN, M. & D. LIEBERMAN (1986). An experimental study of seed ingestion and germination in a plant-animal assemblage in Ghana. *Journal of Tropical Ecology*, 2: 113-126.
- LÖNNBERG, E. (1902). On some points of relation between the morphological structure of the intestine and the diet of reptiles. *Bihang Till K. Svenska Vet.-Akademie Handlingar*, 28: 1-51.
- LÓPEZ-JURADO, L.F. & J.A. MATEO (1995). Origin, colonization, adaptive radiation, intrainsular evolution and species substitution processes in the fossil and living lizards of the Canary Islands. En: LLORENTE, G.A., A. MONTORI, X. SANTOS & M.A. CARRETERO (eds.), *Scientia Herpetologica*, Barcelona, 81-91.
- LUNN, J. (1991). Scavenging by the madeiran lizard *Lacerta dugesii*. *British Herpetological Society Bulletin*, 35: 10-11.
- LUTZ, D., W. BISCHOFF & W. MAYER (1986). Chemosystematische untersuchungen zur stellung von *Lacerta jayakari* Boulenger, 1887 sowie der Gattungen *Gallotia* Boulenger und *Psammmodromus* Fitzinger (Sauria: Lacertidae). *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, 24: 144-157.
- MACHADO, A. (1985). New data concerning the Hierro Giant Lizard and the Lizard of Salmor (Canary Islands). *Bonner zoologische Beiträge*, 36: 585-606.
- MANDUJANO, S., S. GALLINA & S.H. BULLOCK (1994). Frugivory and dispersal of *Spondias purpurea* (Anacardiaceae) in a tropical deciduous forest in Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 42: 107-114.
- MÁRQUEZ, R., D. CEJUDO & V. PÉREZ-MELLADO (1997). Selected body temperatures of four lacertid lizards from the Canary Islands. *Herpetological Journal*, 7: 122-124.
- MARTINS, E.P. & T.F. HANSEN (1996). The statistical analysis of interspecific data: a review and evaluation of phylogenetic comparative methods. En: MARTINS, E.P. (ed.), *Phylogenies and the comparative method in animal behaviour*. Oxford University Press, 22-75.
- MARTÍNEZ-RICA, J.D. (1982). Primeros datos sobre la población del lagarto negro (*Gallotia simonyi simonyi* Steind.) de la isla de El Hierro. *Amphibia-Reptilia*, 2: 369-380.
- MARZOL JAÉN, M.V. (1988). *La lluvia: un recurso natural para Canarias*. Caja Canarias, Stª Cruz de Tenerife, 217 pp.
- MATEO, J.A. (1988). Estudio sistemático y zoogeográfico de los lagartos ocelados *Lacerta lepida* Daudin, 1802, y *Lacerta pater*, Lataste 1880. Tesis Doctoral. Universidad de Sevilla. (Inédita).
- MATEO, J.A. & L.F. LÓPEZ-JURADO (1992). Study of dentition in lizards from Gran Canaria Island (Canary Islands) and its ecological and evolutionary significance. *Biological Journal of the Linnean Society*, 46: 39-48.
- MATEO, J.A. & L.F. LÓPEZ-JURADO (1997). *Gallotia atlantica* (Peters & Doria, 1882). Lagarto atlántico. En: PLEGUEZUELOS, J.M. (ed.), *Distribución y Biogeografía de los anfibios y reptiles en España y Portugal*, Monografías de Herpetología nº 3. Universidad de Granada y Asociación Herpetológica Española, Granada, 402-404.
- MAUTZ, W.J. & W. LOPEZ-FORMENT (1978). Observations on the activity and diet of the cavernicolous lizard *Lepidophyma smithii* (Sauria: Xantusiidae). *Herpetologica*, 34:

- 311-313.
- MAUTZ, W.J. & K.A. NAGY (1987). Ontogenetic changes in diet, field metabolic rate, and water flux in the herbivorous lizard *Dipsosaurus dorsalis*. *Physiological Zoology*, 60: 640-658.
- MAYER, W. & W. BISCHOFF (1991). Artbildung auf Inseln: Theorie zur evolution der eidechsen der gattung *Gallotia* (Reptilia: Lacertidae) anhand albumin-immunologischer analysen und geologischer daten zur entstehungsgeschichte des Kanarischen Archipels. *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin*, 67: 69-79.
- MCDIARMID, R.W., R.E. RICKLEFS & M.S. FOSTER (1977). Dispersal of *Stemmadenia donnell-smithii* (Apocynaceae) by birds. *Biotropica*, 9: 9-25.
- MEIENBERGER, C., I.R. WALLIS & K.A. NAGY (1993). Food intake rate and body mass influence transit time and digestibility in the Desert Tortoise (*Xerobates agassizii*). *Physiological Zoology*, 66: 847-862.
- MILTON, K. (1981). Food choice and digestive strategies of two sympatric primate species. *American Naturalist*, 117: 496-505
- MILTON, S.J. (1992). Plants eaten and dispersed by adult leopard tortoises *Geochelone pardalis* (Reptilia: Chelonii) in the southern Karoo. *South African Journal of Zoology*, London, 27: 45-49.
- MOLINA-BORJA, M. (1981). Etograma del lagarto de Tenerife *Gallotia galloti galloti* (Sauria-Lacertidae). *Doñana Acta Vertebrata*, 8: 43-78.
- MOLINA-BORJA, M. (1986). Data on courting behavior patterns in some canarian lizards. *Vieraea*, 16: 17-22.
- MOLINA-BORJA, M. (1991). Notes on alimentary habits and spatial-temporal distribution of eating behaviour patterns in a natural population of lizards (*Gallotia galloti*). *Vieraea*, 20: 1-9
- MOLINA-BORJA, M. & E. BARQUÍN (1986). On the consumption of *Launaea arborescens* flowers by the lizard *Gallotia atlantica* in Lanzarote, Canary Islands. *Vieraea*, 16: 233-236.
- MONTANUCCI, R.R. (1968). Comparative dentition in four iguanid lizards. *Herpetologica*, 24: 305-315.
- MOLL, D. & K.P. JANZEN (1995). Evidence for a role in seed dispersal by two tropical herbivorous turtles. *Biotropica*, 27: 121-127.
- MYRCHA, A. (1964). Variations in the length and weight of the alimentary tract of *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780). *Acta Theriologica*, 10: 139-148.
- MYRCHA, A. (1965). Length and weight of the alimentary tract of *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834). *Acta Theriologica*, 16: 225-228.
- NARANJO, J.J., M. NOGALES & V. QUILIS (1991). Sobre la presencia de *Gallotia stehlini* en la isla de Fuerteventura (Canarias) y datos preliminares de su alimentación. *Revista Española de Herpetología*, 6: 45-48.
- NOGALES, M. (1985). Contribución al estudio de la flora y fauna en los montes de Pajonales, Ojeda e Inagua (Gran Canaria). Memoria de Licenciatura. Universidad de La Laguna, 330 pp. (Inédita).
- NOGALES, M., M. ABDOLA, C. ALONSO & V. QUILIS (1990). Premières donnés sur l'alimentation du chat haret (*Felis catus* L., 1758) du Parc National du Teide. Ténérife (Iles Canaries). *Mammalia*, 54: 189-196.
- NOGALES, M. & F.M. MEDINA (1996). A review of the diet of feral domestic cats (*Felis silvestris* f. *catus*) on the Canary Islands, with new data from the laurel forest of La Gomera. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 61: 1-6.

- NOGALES, M., F.M. MEDINA & A. VALIDO (1996). Indirect seed dispersal by the feral cats *Felis catus* in island ecosystems (Canary Islands). *Ecography*, 19: 3-6.
- NOGALES, M., J.D. DELGADO & F.M. MEDINA (1998). Shrikes, lizards and *Lycium intricatum* (Solanaceae) fruits: a case of indirect seed dispersal on an oceanic island (Alegranza, Canary Islands). *Journal of Ecology*, 86: 866-871.
- NOGALES, M., E.C. HERNÁNDEZ & F. VALDÉS (1999). Seed dispersal by Common Ravens among island habitats (Canarian Archipelago). *Écoscience*, 6 (en prensa).
- NORUSIS, M.J. (1992). *SPSS for Windows: a base system user's guide, release 5.0*. SPSS, Chicago, Illinois, USA.
- OROMÍ, P., N. ZURITA, M. ARECHA VALETA & A. CAMACHO (1996). Inventario de la fauna de invertebrados del Parque Nacional del Teide. II Estudio de las comunidades de invertebrados. Depto. de Biología Animal. Universidad de La Laguna, (informe no publicado), 370 pp.
- OSTROM, J.H. (1963). Further comments on herbivorous lizards. *Evolution*, 17: 368-369.
- OUBOTER, P.E.J. (1981). The ecology of the island-lizard *Podarcis sicula salfii*: Correlation of microdistribution with vegetation coverage, thermal environment and food-size. *Amphibia-Reptilia*, 2: 243-256.
- PACKARD, G.C. & T.J. BOARDMAN (1987). The misuse of ratios to scale physiological data that vary allometrically with body size. En: FEDER, M.E., A.F. BENNETT, W.W. BURGGREN & R.B. HUEY (eds.), *New directions in ecological physiology*. Cambridge University Press, Cambridge, 216-239.
- PACKARD, G.C. & T.J. BOARDMAN (1988). The misuse of ratios, indices, and percentages in ecophysiological research. *Physiological Zoology*, 61: 1-9.
- PASCUAL, J.A. & V. PÉREZ-MELLADO (1987). Alimentación de *Psammmodromus hispanicus* Fitzinger, 1826 (Sauria, Lacertidae) en un medio adhesionado del centro-Oeste de la Península Ibérica. *Revista Española de Herpetología*, 2: 165-182.
- PÉREZ-MELLADO, V. (1982). Estructura en una taxocenosis de Lacertidae (Sauria, Reptilia) del Sistema Central. *Mediterránea Serie Biológica*, 6: 39-64.
- PÉREZ-MELLADO, V. (1989). Estudio ecológico de la Lagartija Balear *Podarcis lilfordi* (Günter, 1874) en Menorca. *Revista de Menorca*, 80: 455-511.
- PÉREZ-MELLADO, V. (1992). Ecology of lacertid lizards in a desert area of eastern Morocco. *Journal of Zoology, London*, 226: 369-386.
- PÉREZ-MELLADO, V. & C. CORTI (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., D. BAUWENS, M. GIL, F. GUERRERO, M. LIZANA & J.M. CIUDAD (1991). Diet composition and prey selection in the lizard *Lacerta monticola*. *Canadian Journal of Zoology*, 69: 1728-1735.
- PÉREZ-MELLADO, V., M. ROMERO-BEVIÁ, F. ORTEGA, S. MARTÍN-GARCÍA, A. PERERA, M. LÓPEZ-VICENTE & C. GALACHE (1999). El uso de los recursos tróficos en *Gallotia simonyi* (Sauria Lacertidae) de la isla de El Hierro (Islas Canarias). En: LÓPEZ-JURADO, L.F. & J.A. MATEO (eds.), *El lagarto gigante de El Hierro. Bases para su conservación*. Asociación Herpetológica Española. Monografías de Herpetología nº 4: 63-84.
- PÉREZ-QUINTERO, J.C. & J.C. RUBIO-GARCÍA (1997). Alimentación de la Lagartija Colilarga, *Psammmodromus algirus* (L) (Sauria, Lacertidae), en el litoral de Huelva (SO España). *Doñana Acta Vertebrata*, 24: 3-26.
- PIANKA, E.R. (1973). The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and*

- Systematics*, 4: 53-74.
- PIGOZZI, G. (1992). Frugivory and seed dispersal by the European badger in a Mediterranean habitat. *Journal of Mammalogy*, 73: 630-639.
- POLLO, C.J. & V. PÉREZ-MELLADO (1991). An analysis of a Mediterranean assemblage of three small lacertid lizards in Central Spain. *Acta Oecologica*, 12: 655-671.
- POUGH, H. (1973). Lizard energetic and diet. *Ecology*, 54: 837-844.
- PULLAINEN, E., P. HELLE & P. TUNKKARI (1981). Adaptive radiation of the digestive system, heart and wings of *Turdus pilaris*, *Bombycilla garrulus*, *Sturnus vulgaris*, *Pyrrhula pyrrhula*, *Pinicola enucleator* and *Loxia pytyopsittacus*. *Ornis Fennica*, 58: 21-28.
- RACINE, C.H. & J.F. DOWNHOWER (1974). Vegetative and reproductive strategies of *Opuntia* (Cactaceae) in the Galapagos islands. *Biotropica*, 6: 175-186.
- RAND, A.S., B.A. DUGAN, H. MONTEZA & D. VIANDA (1990). The diet of a generalized folivore: *Iguana iguana* in Panama. *Journal of Herpetology*, 24: 211-214.
- RICK, C.M. & R.I. BOWMAN (1961). Galápagos tomatoes and tortoises. *Evolution*, 15: 407-417.
- RICKLEFS, R.E. (1996). Morphometry of the digestive tracts of some passerine birds. *Condor*, 98: 279-292.
- RICHARDSON, K.C. & R.D. WOOLLER (1988). The alimentary tract of a specialist frugivore, the Mistletoebird, *Dicaeum hirundinaceum*, in relation to its diet. *Australian Journal of Zoology, London*, 36: 373-382.
- RIDLEY, H.N. (1930). *The Dispersal of Plants Throughout the World*. L. Reeve, Ashford, Kent, England, 744 pp.
- ROGERS, L.L. & R.D. APPLIGATE (1983). Dispersal of fruit seeds by black bears. *Journal of Mammalogy*, 64: 310-311.
- RUST, R.W. & R.R. ROTH (1981). Seed production and seedling establishment in the Mayapple, *Podophylum peltatum* L. *American Midland Naturalist*, 105: 51-60
- SADEK, R.A. (1981). The diet of the Madeiran lizard *Lacerta dugesii*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 73: 313-341
- SÁEZ, E. & A. TRAVESET (1995). Fruit and nectar feeding by *Podarcis lilfordi* (Lacertidae) on Cabrera Archipelago (Balearic Islands). *Herpetological Review*, 26: 121-123.
- SALVADOR, A. (1986a). *Podarcis lilfordi* (Gunther, 1874) -Balearen-Eidechse-. En: BÖHME, W. (ed.), *Handbuch der Amphibien und Reptilien Europas 2/11 Echsen III (Podarcis)*. Aula Verlag, Wiesbaden, 83-110.
- SALVADOR, A. (1986b). *Podarcis pityusensis* (Boscá, 1883) -Pityusen-Eidechse-. En: BÖHME, W. (ed.), *Handbuch der Amphibien und Reptilien Europas 2/11 Echsen III (Podarcis)*. Aula Verlag, Wiesbaden, 231-253.
- SANCHEZ, J.C., M.C. FOSSI & S. FOCARDI (1997). Serum "B" sterases as a nondestructive biomarker for monitoring the exposure of reptiles to organophosphorus insecticides. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 37: 45-52.
- SANTOS, A. & M. FERNÁNDEZ (1983). Vegetación del macizo de Teno. Datos para su conservación. *Proceedings II Congreso Internacional pro flora Macaronesian*: 385-424.
- SAS INSTITUTE (1988). *SAS/STAT User's guide*. Release 6.03 edition. SAS Institute, Cary, North Carolina, USA.
- SCHALL, J.J. & S. RESSEL (1991). Toxic plant compounds and the diet of the predominantly herbivorous whiptail lizard, *Cnemidophorus arubensis*. *Copeia*, 1991: 111-119.
- SCHARPF, R. F. (1970). Seed viability germination and radicle growth of dwarf mistletoe in California. - USDA Forest Service Research, Paper PSW-59. California.
- SHAW, R.G. & T. MITCHELL-OLDS (1993). Anova for unbalanced data: an overview. *Ecology*,

- 74: 1638-1645.
- SCHLEICH, H.H., W. KÄSTLE & K. KABISCH (1996). *Amphibians and reptiles of North Africa*. Koeltz Scientific Publishers, Koenigstein, 627 pp.
- SCHLUTER, D. (1984). Body size, prey size and herbivory in the Galápagos lava lizard, *Tropidurus*. *Oikos*, 43: 291-300.
- SHEA, G.M. (1989). Diet and reproductive biology of the Rottneest Island Bobtail, *Tiliqua rugosa konowi* (Lacertilia, Scincidae). *Herpetological Journal*, 1: 366-369.
- SIBLY, R.M. (1981). Strategies of digestion and defecation. En: TOWNSEND, C.R. & P. CALOW (eds.), *Physiological ecology, an evolutionary approach to resource use*. Blackwell Scientific Publications, Ltd., London, 109-139.
- SIEGEL, S. (1990). *Estadística no paramétrica aplicada a las ciencias de la conducta*. (3ª edición). Ed. Trillas, Mexico, 344 pp.
- SIMON, C.A. & G.A. MIDDENDORF (1976). Resource partitioning by an iguanid lizard: temporal and microhabitat aspects. *Ecology*, 57: 1317-1320.
- SKOCZYLAS, R. (1978). Physiology of the digestive tract. En: GANS, C. & D.W. TINKLE (eds.), *Biology of the Reptilia*, Vol. 8, Physiology. Academic Press, London, 589-717.
- SMITS, A.W. (1985). Behavioral and dietary responses to aridity in the Chuckwalla, *Sauromalus hispidus*. *Journal of Herpetology*, 19: 441-449.
- SOKAL, R.R. & F.J. ROHLF (1979). *Biometría. Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica*. (2ª edición). H. Blume Ediciones, Madrid, 832 pp.
- SOKOL, O.M. (1967). Herbivory in lizards. *Evolution*, 21: 192-194.
- SOKOL, O.M. (1971). Lithophagy and geophagy in reptiles. *Journal of Herpetology*, 5: 69-70.
- SORCI, G. (1990). Nicchia trofica di quattro specie di *Lacertidae* in Sicilia. *Naturalista siciliana*, 4: 83-93.
- SPINKS, A.C. & M.R. PERRIN (1995). The digestive tract of *Macroscolides proboscideus* and the effects of diet quality on gut dimensions. *South African Journal of Zoology*, London, 30: 33-36.
- STEINDACHNER, F. (1891). Über die Reptilien und batrachier der westl. und östl. Gruppe der canarischen Inseln. *Annalen des k. k. naturhistorischen Hofmuseums* 6: 287-306.
- STEVENS, C.E. (1990). *Comparative physiology of the vertebrate digestive system*. Cambridge University Press, Cambridge, 300 pp.
- SYLBER, C.K. (1988). Feeding habits of the lizards *Sauromalus varius* and *S. hispidus* in the Gulf of California. *Journal of Herpetology*, 22: 413-424.
- SZARSKI, H. (1962). Some remarks on herbivorous lizards. *Evolution*, 16: 529.
- TADDEI, A. (1951). Contributo allo studio del canale alimentare in *Lacerta*. *Bolletín Zoologique*, 18: 291-294.
- TELLO-MARQUINA, J.C. (1979). Los lagartos (*Lacerta* sp.), una plaga de algunos cultivos de las islas Canarias. *Anales del INIA*, 9: 182-196.
- THROCKMORTON, G.S. (1973). Digestive efficiency in the herbivorous lizard *Ctenosaura pectinata*. *Copeia*, 3: 431-435.
- THROCKMORTON, G.S. (1976). Oral food processing in two herbivorous lizards, *Iguana iguana* (Iguanidae) and *Uromastix aegyptius* (Agamidae). *Journal of Morphology*, 148: 363-390.
- TIFFNEY, B.H. (1984). Seed size, dispersal syndromes, and the rise of the angiosperms: evidence and hypothesis. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 71: 551-576.
- TIFFNEY, B.H. (1986). Evolution of seed dispersal syndromes according to the fossil record. En: MURRAY, D.R. (ed.), *Seed dispersal*. Academic Press. Sydney, Australia, 273-305.
- TRAVESET, A. (1990). *Ctenosaura similis* Gray (Iguanidae) as a seed disperser in a Central

- American deciduous forest. *American Midland Naturalist*, 123: 402-404.
- TRAVESET, A. (1995). Seed dispersal of *Cneorum tricoccon* L. (Cneoraceae) by lizards and mammals in the Balearic Islands. *Acta Oecologica*, 16: 171-178.
- TRAVESET, A. (1998). Effect of seed passage through vertebrate frugivores' guts on germination: a review. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 1/2: 151-190.
- TRAVESET, A. & M.F. WILLSON (1997). Effects of birds and bears on seed germination in the temperate rainforests of southeast Alaska. *Oikos*, 80: 89-95.
- 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.
- VALVERDE, J.A. (1967). *Estructura de una comunidad mediterránea de vertebrados terrestres*. Monografías de ciencia moderna nº 76. CSIC, Madrid.
- VAN DAMME, R., D. BAUWENS & R.F. VERHEYEN (1991). The thermal dependence of feeding behaviour, food consumption and gut-passage time in the lizard *Lacerta vivipara* Jacquin. *Functional Ecology*, 5: 507-517.
- VAN DER PIJL, L. (1982). *Principles of dispersal in higher plants*. (3ª edición). Springer-Verlag, Berlín, 215 pp.
- VAN DEVENDER, R.W. (1982). Growth and Ecology of Spiny-Tailed and Green Iguanas in Costa Rica, with comments on the evolution of herbivory and large body size. En: BURGHARAT, G.M. & A.S. RAND (eds.), *Iguanas of the world*. Noyes Publishers. Park Ridge, New Jersey, 162-183.
- VAN MARKEN LICHTENBELT, W. (1992). Digestion in an ectothermic herbivore, the green Iguana (*Iguana iguana*): effect of food composition and body temperature. *Physiological Zoology*, 65: 649-673.
- VAN MARKEN LICHTENBELT, W. (1993). Optimal foraging of a herbivorous lizard, the green iguana in a seasonal environment. *Oecologia*, 95: 246-256.
- VIERA Y CLAVIJO, J. (1982). *Diccionario de la Historia Natural de las Islas Canarias*. Excmo. Mancomunidad de Cabildos de Las Palmas. Editorial La Muralla, Las Palmas de Gran Canaria, 472 pp.
- WALDSCHMIDT, S.R., S.M. JONES & W.P. PORTER (1986). The effect of body temperature and feeding regime on activity, passage time and digestive coefficient in the lizard *Uta stansburiana*. *Physiological Zoology*, 59: 376-383.
- WHEELWRIGHT, N.T. (1985). Fruit size, gape width, and the diet of fruit-eating birds. *Ecology*, 66: 808-818.
- WHITAKER, A.H. (1987). The roles of lizards in New Zealand plant reproductive strategies. *New Zealand Journal of Botany*, 25: 315-328.
- WILLSON M.F. (1989). Gut retention times of experimental pseudoseeds by Emus. *Biotropica*, 21: 10-213.
- WILLSON, M.F., C. SABAG, J. FIGUEROA, J.J. ARMESTO & M. CAVIEDES (1996). Seed dispersal by lizards in Chilean rainforest. *Revista Chilena de Historia Natural*, 69: 339-342.
- WINDELL, J.T. & J.A. SAKORON (1976). Rate of gastric evacuation in the lizard *Anolis carolinensis* (Sauria: Iguanidae). *Herpetologica*, 32: 18-23.
- WING, S.L. & B.H. TIFFNEY (1992). Interactions of angiosperms and herbivorous tetrapods through time. En: FRIIS, E.M., W.G. CHALONER & P.R. CRANE (eds.), *The origins of angiosperms and their biological consequences*. Cambridge University Press, Malta, 203-224.
- ZAR, J.H. (1984). *Biostatistical analysis*. (2ª edición). Pentice-Hall, London, 718 pp.
- ZARI, T.A. (1991). The influence of body mass and temperature on the standard metabolic rate

- of the herbivorous desert lizard, *Uromastic microlepis*. *Journal of Thermal Biology*, 16: 129-133.
- ZIMMERMAN, L.C. & C.R. TRACY (1989). Interactions between the environment and ectothermy and herbivory in reptiles. *Physiological Zoology*, 62: 374-409.
- ZISWILER, V. & D.S. FARNER (1972). Digestion and the digestive system. En: FARNER, D.S., J.R. KING & K.C. PARKES (eds.), *Avian biology Vol. II*. Academic Press, New York, 343-430.
- ZUG, G.R. (1993). *Herpetology, an introductory biology of amphibians and reptiles*. Academic Press, San Diego, 527 pp.

**Parte II**  
**Interacciones ecológicas mutualistas entre aves y**  
**lagartos con el Balo (*Plocama pendula*,**  
**Rubiaceae)**



Bco. de Las Cuevas (Teno Bajo)



Ramillete de Balo etiquetado



*Sylvia melanocephala*



Balo Control



Exclusión de aves



Exclusión de lagartos

## RESUMEN

En esta segunda parte de la memoria se analiza comparativamente, y de forma simultánea, el componente cuantitativo y cualitativo en la dispersión de semillas de el Balo (*Plocama pendula*, Rubiaceae) por parte de dos grupos de vertebrados frugívoros (aves y reptiles). Las aves frugívoras dispersoras de semillas son la Curruca Cabecinegra (*Sylvia melanocephala*) y la Curruca Tomillera (*Sylvia conspicillata*). El reptil es el Lagarto Tizón (*Gallotia galloti*), endémico de las islas Canarias. Las diferentes fases secuenciales del reclutamiento del Balo seguidas fueron: la remoción de frutos por los frugívoros, el patrón de deposición de semillas dispersadas, el efecto del tratamiento digestivo sobre la viabilidad y germinación de las semillas, la germinación de semillas y supervivencia de plántulas en diferentes microhábitats y, por último, el establecimiento final de las plantas adultas. A su vez, se estudia el efecto de factores abióticos (escorrentía) sobre el establecimiento final de las plantas en estos hábitats (barrancos), así como la interacción con agentes no mutualistas consumidores de pulpa y depredadores de semillas: el Herrerillo Común (*Parus caeruleus*), el Canario (*Serinus canarius*) y los insectos frugívoros.

El objetivo principal de esta parte de la memoria fue conocer cuál de los dos grupos de dispersores de semillas fue más efectivo cuantitativamente (número de semillas dispersadas) y cualitativamente (probabilidad de que una semilla dé lugar a un nuevo individuo reproductivo) desde el punto de vista de la planta madre. Para la obtención de los datos se combinaron aproximaciones observacionales y experimentales que facilitaron la comparación entre aves y reptiles, al considerar las diferentes fases en el proceso de dispersión de semillas de esta especie arbustiva endémica de Canarias (Bco. Las Cuevas, Teno Bajo, Tenerife).

Los 20 balos estudiados recibieron, por término medio, un mayor número de visitas de curruacas (85,6% del total de visitas de aves) que de canarios (12,7%) y de herrerillos (1,7%). Al comparar los dos grupos frugívoros legítimos (curruacas y lagartos), se observó que son los lagartos los que visitaron en mayor frecuencia los balos (1,4 individuo/censo) frente a 0,7 curruacas/hora. Estas diferencias en las tasas de visita son concordantes con las abundancias relativas mostrados por ambos grupos, siendo los lagartos (aproximadamente) 30 veces más abundantes que las curruacas en el área de estudio (Bco. Las Cuevas, Teno Bajo; Tenerife).

Al analizar de forma comparativa los niveles de consumo de frutos/planta mediante el uso de tratamientos experimentales, de exclusión de aves o lagartos, fueron los lagartos los que más contribuyeron tanto en la eficiencia de consumo de frutos (porcentaje de frutos ingeridos de la cosecha inicial) como en el número absoluto de frutos ingeridos en los dos años de estudio (1993 y 1994). A su vez, el paso de las semillas por el tracto digestivo de los lagartos incrementó el porcentaje final de germinación (70,4%), al compararlo con las semillas defecadas por las curruacas (51,8%) y las utilizadas como "Control" (62,9%). Estas diferencias podrían estar relacionadas con un mayor tiempo de paso por el tubo digestivo de los lagartos (6,8 días) frente a los 33 minutos detectados en las curruacas, incrementándose el escarificado de las semillas.

El patrón de deposición de semillas en el hábitat por lagartos y curruacas estuvo asociado a diferencias en las preferencias de microhábitats mostrados por estos dos grupos de frugívoros (sustratos rocosos por los lagartos y arbustos en el caso de las curruacas). Los lagartos depositaron un mayor porcentaje (50,7% como valor medio del total colectado en lagartos en los dos años) de semillas en los sustratos rocosos con rocas de mayor tamaño, mientras que las curruacas lo hicieron preferentemente bajo la cobertura de *P. pendula* (76,1% del total de semillas encontradas en las excretas de las curruacas). El porcentaje de germinación

y probabilidad de supervivencia de las plántulas varió significativamente entre estos tipos de microhábitats, siendo los sustratos rocosos los que mostraron un mayor porcentaje de germinación (60%) y mayor tiempo supervivencia media de las plántulas (17,1 días) frente a lo detectado en las semillas sembradas bajo la cobertura de *P. pendula* (41,3% y 5,6 días, respectivamente).

El patrón de distribución de plantas adultas en el hábitat es muy coincidente con el patrón espacial de deposición de semillas por los lagartos, aunque se detectó que factores abióticos (escorrentía) fueron claves en el establecimiento final de las plantas. Un elevado porcentaje de las plantas adultas ubicadas en el cauce del barranco (y bajo la influencia de este evento) estuvieron presentes, en un porcentaje mayoritario, en los sustratos rocosos caracterizados por un tamaño mayor de rocas (> 50 cm de diámetro máximo). Además, la disposición de las plantas en este tipo de rocas fue mayoritariamente en el lado opuesto al sentido de la escorrentía, que es el que le da mayor protección frente a las avenidas de agua.

Estos resultados muestran que aves y lagartos difieren en su papel ecológico como dispersores de las semillas en el Balo. Estas diferencias se manifiestan tanto en el componente cuantitativo como el cualitativo, a la hora de medir de forma comparativa, la eficacia de cada dispersante de semillas en el proceso de regeneración natural de *P. pendula*. *G. galloti*, aún siendo un frugívoro generalista, puede ser considerado como un eficiente dispersor de semillas al ser relativamente más abundante, mostrar una elevada frecuencia de visita, consumir un mayor número de frutos de las cosechas individuales, incrementar el porcentaje de germinación, transportar las semillas a lugares adecuados para la germinación y establecimiento de plántulas y, finalmente incrementar la esperanza de vida de los ejemplares adultos frente a eventos destructivos como es la escorrentía a la que están sujeto estos hábitats de forma relativamente frecuente (al menos 5 veces en los últimos 24 años).

En el sistema estudiado, la paleointeracción *Gallotia-Plocama* se mostró más efectiva que la interacción *Sylvia spp.-Plocama* (evolutivamente más reciente), estando además las diferentes fases de la regeneración natural del Balo mejor acopladas en el caso de los lagartos que en las aves. Esta conclusión, junto a que tres variables intrínsecas de la planta madre (altura del arbusto, tamaño de la cosecha de frutos y características de los frutos) repercutieron significativamente en la tasa de visita de lagartos, parece indicar la potencialidad hacia la aparición de respuestas evolutivas por selección natural dado que la eficacia biológica (*fitness*) de esta especie arbustiva se incrementa cuando las semillas son dispersadas por los lagartos.

## INTRODUCCIÓN

En general, son numerosas las especies de vertebrados frugívoros que consumen frutos y dispersan las semillas de una determinada especie de planta en una comunidad dada (p.ej. SNOW 1981, HERRERA 1984a, WHEELWRIGHT *et al.* 1984, GAUTIER-HION *et al.* 1985, MALMBORG & WILLSON 1988, SNOW & SNOW 1988). Por término medio, el número de especies de frugívoros que interacciona con una especie de planta es de 6 (JORDANO 1987a), lo que confiere una baja especificidad a este tipo de interacción al compararla con la interacción de plantas y polinizadores (SCHEMSKE 1983, JORDANO 1987a, WHEELWRIGHT & ORIANIS 1982). Esta baja especificidad es una de las causas que explica que el potencial de respuesta evolutiva de esta interacción se "diluya" espacial (p.ej. desajustes en las áreas de distribución de plantas y frugívoros: JORDANO 1993, WILLSON & WHELAN 1993, FUENTES 1995) y temporalmente (en relación con diferencias en la abundancia de los frugívoros en diferentes años: HERRERA 1988a, WILLSON & WHELAN 1993, JORDANO 1994, HERRERA 1998). Por ello, estos sistemas mutualistas están considerados, de forma más acertada, como ejemplos de coevolución difusa (JANZEN 1980, WHEELWRIGHT & ORIANIS 1982, JANZEN 1983, SCHEMSKE 1983, HOWE 1984, HERRERA 1985, JORDANO 1987a).

Uno de los inconvenientes señalados de esta alta diversidad, es que cada una de las especies dispersoras de semillas difiere en aspectos etológicos y ecológicos que afectan en su idoneidad, desde el punto de vista de la planta madre, como diseminadores y en las consecuencias de su actividad para el establecimiento final de las plantas en el hábitat (p.ej. MCKEY 1975, HOWE & ESTABROOK 1977, HERRERA & JORDANO 1981, WHEELWRIGHT & ORIANIS 1982, SCHUPP 1993). Esta efectividad del dispersor de semillas viene dada, en última instancia, por el número de plántulas (REID 1989) o plantas adultas (SCHUPP 1993, LOISELLE & BLAKE 1999) producidas por la actividad de un dispersante de semillas respecto al número producido por otros.

La efectividad de una especie frugívora que dispersa semillas puede analizarse en dos componentes, de cantidad y calidad de dispersión: un componente cuantitativo (número de semillas dispersadas) y un componente cualitativo (probabilidad de que una semilla dispersada dé lugar a un nuevo individuo reproductivo), siendo la efectividad de un dispersor de semillas el producto de ambos (HERRERA & JORDANO 1981, WHEELWRIGHT & ORIANIS 1982, REID 1989, SCHUPP 1993):

$$\text{Efectividad} = \text{Componente cuantitativo} \times \text{Componente cualitativo}$$

Estos dos tipos de componentes, de gran interés para comprender la dinámica del ciclo de regeneración natural de plantas dispersadas por animales frugívoros, están definidos por una serie de características ecológicas que se muestran en el siguiente esquema (SCHUPP 1993, JORDANO & SCHUPP 1999):

1.- Componente cuantitativo:

- Abundancia del frugívoro dispersor de semillas
- Frecuencia media de visitas a la planta
- Número medio de semillas movidas por visita
- Importancia del fruto en la dieta del frugívoro

2.- Componente cualitativo:

- Tipo de manejo de las semillas (regurgitadas o ingeridas)
- Tratamiento digestivo
- Grado de preferencias por determinados hábitats y microhábitats
- Patrón espacial de la deposición de las semillas

En los estudios de interacción mutualista planta-frugívoro, es prácticamente imposible tener en cuenta simultáneamente todo este conjunto de factores para todas las especies frugívoras que visitan una especie de planta (HOWE & VANDE KERCKHOVE 1979, HOWE 1981, WHEELWRIGHT *et al.* 1984, DAVIDAR & MORTON 1986, MALMBORG & WILLSON 1988, SNOW & SNOW 1988, FOSTER 1990; véase además HERRERA 1984a, JORDANO 1989, FUENTES 1990, GUTIÁN *et al.* 1992, JORDANO 1994, TRAVESET 1994, JORDANO 1995, ALCÁNTARA *et al.* 1997 y HERRERA 1998 para diferentes especies del matorral mediterráneo). Por ello, no es extraño carecer de dicha aproximación, aún señalándose la importancia de este tipo de análisis en los estudios de interacción entre plantas y vertebrados frugívoros a la hora de conocer la eficacia de cada dispersor de semillas en una escala de tiempo ecológico, y por ende, el potencial de respuesta evolutiva de cada una de estas interacciones (WHEELWRIGHT & ORIANIS 1982, JORDANO 1992, SCHUPP 1993, HERRERA *et al.* 1994, JORDANO & HERRERA 1995, JORDANO & SCHUPP 1999). Véase además HERRERA (1987a) y HERRERA (1989) para el uso de esta

aproximación en estudios de polinización.

Estudios simultáneos desde un punto de vista cuantitativo y cualitativo, pero sin llegar a analizar todas las fases en el reclutamiento de la planta y/o ni todas las especies de frugívoros, han sido desarrollados por HERRERA & JORDANO (1981) en *Prunus mahaleb* (Rosaceae) y HERRERA (1984b) en *Crataegus monogyna* y *Rosa canina* (Rosaceae) en la Sierra de Cazorla (Jaén); VALIDO & NOGALES (1994) en diversas especies vegetales de Tenerife y FIALHO (1990) con *Erythroxylum ovalifolium* (Erythroxylaceae) en la costa de Brasil. De forma más completa, pero sin la posibilidad de evaluar independientemente la importancia de cada frugívoro en cada uno de los pasos -debido al alto número de especies dispersoras de semillas que las visitan- se han realizado aproximaciones en las contribuciones realizadas por ELLISON *et al.* (1993) con 22 especies de Melastomataceae en Costa Rica, HERRERA *et al.* (1994) y JORDANO & HERRERA (1995), con *Phillyrea latifolia* (Oleaceae) en la Sierra de Cazorla. Otros autores han analizado diferentes episodios en el reclutamiento de especies tropicales, como es el caso de *Virola surinamensis* (Myristicaceae) en Panamá, pero en diferentes años y también sin llegar a analizar los efectos de cada frugívoro en cada fase del reclutamiento (HOWE & VANDE KERCKHOVE 1981, HOWE & RICHTER 1982, HOWE *et al.* 1985, HOWE 1986 y 1990a y b). Los únicos estudios que conozco que presentan un análisis minucioso de algunas de las fases de la dispersión, además de tener en cuenta el tipo de frugívoro, son los desarrollados por MURRAY (1988) en Costa Rica con tres especies vegetales (Phytolaccaceae y Solanaceae) y REID (1989) y BUSTAMANTE & CANALS (1995) en Australia con *Amyema quandang* (Loranthaceae) desde un punto de vista cualitativo. Además, teniendo en cuenta los dos componentes de la efectividad (cualitativo y cuantitativo), los realizados por IZHAKI *et al.* (1991) en Israel con cinco especies de plantas del matorral mediterráneo, CHAVEZ-RAMIREZ & SLACK (1994) en Texas con *Juniperus ashei*, GRAHAM *et al.* (1995) en Ruanda con *Maesa lanceolata* (Myrsinaceae), LARSON (1996) en el desierto de Arizona con *Phoradendron californicum* (Viscaceae), LOISELLE & BLAKE (1999) en Costa Rica que incluyen a cuatro especies de arbustos tropicales (Melastomataceae), BÖHNING-GAESE *et al.* (1999) en Madagascar con *Commiphora guillaumini* (Burseraceae) y JORDANO & SCHUPP (1999) en *Prunus mahaleb* en la Sierra de Cazorla (Jaén).

Los sistemas biológicos caracterizados por una menor riqueza en especies frugívoras (p.ej. islas oceánicas), ofrecen situaciones ideales para enfocar un estudio comparativo de la importancia cuantitativa y cualitativa de cada dispersor de semillas en una especie de planta. Si

además, estas especies frugívoras presentan marcadas variaciones en aspectos etológicos y ecológicos de interés en la interacción planta-frugívoro (p.ej. aves y reptiles), se facilitan muchos aspectos de difícil resolución en otros sistemas con especies frugívoras ecológicamente similares en sus tasas de consumo, preferencias por determinados hábitats, patrón de deposición de semillas, etc. Y por último, si la especie de planta presenta una distribución geográfica muy concreta (p.ej. una especie endémica), en la que no da cabida a variaciones geográficas en la identidad de los frugívoros que consumen sus frutos y dispersan sus semillas (p.ej. JORDANO 1993), el interés se incrementa al ser posible la extrapolación de los resultados a todo el rango de distribución geográfica de la planta.

En las islas Canarias se dispone de un amplio número de especies que serían buenos sistemas de estudio para esta aproximación ecológica: *Bosea yervamora* (Amaranthaceae), *Myrica faya* (Myricaceae), *Heberdenia excelsa* (Myrsinaceae), *Jasminum odoratissimum* (Oleaceae), *Rubia fruticosa* (Rubiaceae), *Asparagus* spp. (Liliaceae), *Bencomia* spp. (Rosaceae), *Phoenix canariensis* (Arecaceae), entre otras (véase la Tabla I.4 en la primera parte de la memoria para un listado más detallado). Pero sería el "Balo", denominación local de *Plocama pendula* (Rubiaceae), una de las especies que añadirían dos aspectos de interés a la hora de abordar este tipo de estudio:

1. Su hábitat está muy restringido a los cauces de los barrancos, estando éstos bien delimitados espacialmente por lo que facilita un análisis desde el punto de vista cualitativo (p.ej. variación espacial en la distribución de las semillas dispersadas, de las plántulas y de los adultos).
2. Es la única especie nativa que produce frutos carnosos en nuestro hábitat durante los meses estivales, simplificándose aún más el estudio al no haber posibilidad de interacciones de los frugívoros con otras especies vegetales, eliminándose por tanto, una parte importante del "ruido ambiental" en la interacción (*fruiting environment* según HERRERA 1986. Véase además HERRERA 1984b sobre sus implicaciones). La única especie que aún presenta frutos maduros/pasados en el período agosto-septiembre (época de la realización del presente estudio) es la Tunera asilvestrada (*O. dillenii*), pero esta especie es poco frecuente en el área de estudio y el grado de solapamiento del Balo con su época de fructificación es relativamente pequeña (véase Figura I.2 en la primera parte de la presente memoria).

Por todo esto, esta segunda parte de la memoria de tesis desarrolla, bajo el marco conceptual anteriormente señalado, la interacción mutualista existente entre esta Rubiaceae endémica del archipiélago canario con las aves frugívoras dispersoras de semillas: la Curruca Cabecinegra (*Sylvia melanocephala*) y, en menor medida, la Curruca Tomillera (*Sylvia conspicillata*), conjuntamente con los lagartos omnívoros endémicos de las islas (*Gallotia galloti*). Estos son considerados agentes relevantes en la dispersión de semillas en las islas (véase BARQUÍN & WILDPRET 1975, VALIDO & NOGALES 1994 y la primera parte de la presente memoria). El objetivo principal de la misma ha sido profundizar en el papel que desempeña cada grupo animal (ave vs. reptil), en cada una de las fases del proceso de reclutamiento de esta especie arbustiva. Los diferentes aspectos seguidos son: las tasas de visita, las tasas de consumo, el efecto del tratamiento digestivo, el uso del hábitat y los patrones en la deposición de semillas, la germinación diferencial en determinados microhábitats, y por último, su importancia en la distribución final de las plantas en el hábitat.

Teniendo en cuenta la importancia que podrían tener otros factores en este tipo de relaciones mutualistas (HERRERA 1986), se tuvo en cuenta la interacción con el Herrerillo Común (*Parus caeruleus*) y el Canario (*Serinus canarius*), como aves frugívoras consumidoras de pulpa y depredadoras de semillas, respectivamente. Además, en uno de los años se analizó la tasa de infección por insectos frugívoros. De igual manera, y como factores ajenos al control de las plantas, se evaluó la importancia de las características del entorno de los balos y la escorrentía superficial, en las tasas de visita y establecimiento final de las plántulas, respectivamente.

Las preguntas que se pretende responder en esta segunda parte de la memoria son las siguientes:

- ¿Son los frugívoros dispersores de semillas más efectivos aquéllos que maximizan, tanto la eficiencia cuantitativa como cualitativa? En caso contrario,
- ¿Qué tipo de componente de la efectividad de un dispersor de semillas es más importante para la planta: el cualitativo o el cuantitativo?
- ¿Existe variabilidad espacial y temporal en la efectividad de un determinado dispersor de semillas?
- ¿Son las interacciones mutualistas que han compartido un mayor margen de historia evolutiva conjunta o paleo-interacciones (lagartos-balos, en nuestro caso), más

efectivas que las interacciones evolutivamente más recientes (aves-balos)?

- ¿Existen variables intrínsecas (bajo control de la planta madre) y relacionadas con la interacción planta-dispersor de semillas (p.ej. tamaño y color del fruto, peso en semillas, cobertura de follaje, etc.) seleccionadas por el frugívoro más efectivo en el momento de seleccionar los arbustos?
- ¿Existen desacoples importantes entre las diferentes fases demográficas en el reclutamiento de los balos?
- ¿Están estos diferentes estadios del reclutamiento de *P. pendula* mejor acoplados en el caso de las paleo-interacciones?
- ¿Existen factores ambientales, bióticos o abióticos, impredecibles y fuera del control de la planta madre (sin base genética, y por tanto, sin posibilidad de respuesta a la selección natural), más importantes que factores intrínsecos y potencialmente modificables por presiones selectivas ejercidas por los dispersores de semillas, en el reclutamiento final?

Para responder cada una de estas preguntas, esta parte de la memoria se ha dividido en dos secciones:

II.1.- Variabilidad en las tasas de visita de aves y lagartos.

II.2.- Análisis comparativo de las diferentes fases del reclutamiento del Balo como consecuencia de la actividad de aves y lagartos.

En la primera Sección se presentan los resultados de tres años de estudio consecutivos (1993-1995), en los que se analiza el signo (tipo de consumo) y magnitud (número de frutos manejados) de la interacción del Balo con diferentes aves frugívoras que actúan como dispersantes legítimos de semillas (*Sylvia melanocephala* y *S. conspicillata*) y depredadoras de frutos (*Serinus canarius* y *Parus caeruleus*). De igual manera, se evaluaron los factores que mejor explican el uso de determinados arbustos por parte de los lagartos (*Gallotia galloti*) en el verano de 1995, en función de sus tasas de visita a las plantas.

En la segunda Sección se desarrolla, de forma simultánea y bajo un enfoque observacional y experimental, el papel que ejercen las aves dispersoras de semillas (*Sylvia* spp.) y los lagartos (*G. galloti*) en las diferentes fases del reclutamiento del Balo, analizando

su efectividad en sus componentes cuantitativos y cualitativos.

A continuación se exponen algunos aspectos básicos de la historia natural de las especies implicadas en este estudio, los métodos utilizados y los resultados obtenidos en cada Sección. Por último, en un apartado final se desarrolla una discusión general, integrando la información recopilada en cada Sección, atendiendo al enfoque ecológico utilizado en esta parte de la memoria.

El área de estudio es la misma utilizada en el estudio sobre la variabilidad temporal de la importancia de los frutos en la dieta de *G. galloti* (Bco. Las Cuevas, Teno Bajo, Tenerife), por lo que una descripción detallada de la misma se encuentra en la primera parte de la presente memoria.

## HISTORIA NATURAL DEL SISTEMA

El género *Plocama* Aiton (Rubiaceae) es monoespecífico y está considerado como un taxón antiguo (basal) dentro de esta familia monofilética (BREMER 1996). Incluye una especie arbustiva endémica de Canarias (*Plocama pendula*, Aiton) (BRAMWELL & BRAMWELL 1990, MABBERLEY 1997), la cual es considerada como un ejemplo más de paleoendemismo de la flora canaria (MARRERO 1992).

La distribución actual abarca todas las islas del archipiélago canario (HANSEN & SUNDING 1993), siendo particularmente abundante en el matorral xerofítico de las zonas bajas (principalmente en los cauces de los barrancos) de las islas de Gran Canaria, Tenerife y La Gomera. En La Palma y El Hierro es una especie rara, y prácticamente inexistente en Lanzarote y Fuerteventura (CEBALLOS & ORTUÑO 1976, KUNKEL 1977, SANTOS 1983, BARQUÍN & VOGGENREITER 1988, BRAMWELL & BRAMWELL 1990). En Fuerteventura, sólo se conoce un ejemplar de gran porte (Barranco de Amanay), no existiendo registros que indiquen una presencia más numerosa en esta isla en el pasado (O. RODRÍGUEZ, *comunicación personal*).

En el caso concreto de Tenerife, es una especie que se distribuye ampliamente por las zonas de Piso Basal (especialmente en las vertientes Sur y Oeste) (BARQUÍN & VOGGENREITER 1988). El rango altitudinal que ocupa el Balo (denominación local de origen pehispanico; CÁCERES & SALAS 1995) en Tenerife alcanza hasta los 500 m s.n.m., estando este hábitat caracterizado por una temperatura media anual de 20 °C (Rango = 18,6-21,1) y una precipitación media anual de 224 mm (Rango = 124-325) (FERNÁNDEZ-PALACIOS 1992).

Este arbusto, de hasta 4 m de altura, presenta un tronco que suele ser corto. Las ramas se desarrollan casi desde la base adquiriendo una forma arqueada (pendula), y llega incluso a tocar el suelo en algunos casos. Presenta flores pequeñas hermafroditas de color blanco que se observan durante la primavera y son visitadas por un amplio número de taxones de himenópteros (hasta 53; HOHMANN *et al.* 1993). El período de fructificación abarca desde el mes de julio hasta principios de octubre. No obstante, pueden observarse frutos maduros anteriores y posteriores a esta fechas (véase la Figura I.2 en la primera parte de la memoria). El fruto es una baya esférica (diámetro medio = 4,3 mm; d.t.= 0,33; n= 2.800) de color translúcido al madurar (aunque existen frutos con tonalidades rosadas en algunas plantas; véase Resultados) que presentan entre 1 y 5 semillas ( $\bar{x}$ = 2,2; d.t.= 0,34; n= 2.800).

Los frutos (con un 79,5% de contenido medio en agua en la pulpa) son consumidos de

forma intensiva por las diferentes especies de lagartos que habitan en las islas Canarias (*Gallotia* spp.), además de la Curruca Cabecinegra (*Sylvia melanocephala*), la Curruca Tomillera (*S. conspicillata*) y el Canario (*Serinus canarius*). En menor medida, y en determinadas situaciones, estos frutos son también utilizados por el Herrerillo Común (*Parus caeruleus*), el Mirlo Común (*Turdus merula*), el Gorrión Moruno (*Passer hispaniolensis*), el Cuervo (*Corvus corax*), y el Conejo (*Oryctolagus cuniculus*) (BARQUÍN & WILDPRET 1975, MOLINA-BORJA 1986, NOGALES & HERNÁNDEZ 1994, VALIDO & NOGALES 1994, NOGALES *et al.* 1995, NOGALES *et al.* 1999 y *observación personal*). Ejemplos de dispersión indirecta de estas semillas (al depredar sobre lagartos) han sido detectados en el caso de gatos asilvestrados (*Felis catus*) (NOGALES *et al.* 1996) y el Cernícalo Común (*Falco tinnunculus*) (*observación personal*).

Las aves frugívoras que interaccionan de forma más intensa con los balos (las currucas Cabecinegra y Tomillera), se encuentran ampliamente distribuidas por todas las islas del archipiélago, mientras que el Canario sólo habita las islas centrales y occidentales (EMMERSON *et al.* 1994), aunque recientemente se ha confirmado su presencia en Fuerteventura (J.A. LORENZO, *comunicación personal*). A niveles intrainsulares, el Canario ocupa una mayor amplitud de hábitats (desde zonas de matorral xérico hasta áreas de laurisilva) al compararlos con ambas currucas (MARTÍN 1987, VALIDO & DELGADO 1996). Estas últimas, están más relacionadas con zonas que presentan un cierto grado de cobertura arbustiva, y aunque presentan un gran solapamiento en las características del hábitat que seleccionan, se detecta una mayor preferencia de la Curruca Cabecinegra (*Sylvia melanocephala*) por zonas de mayor cobertura arbustiva. Estos patrones diferenciales en sus preferencias por el tipo de hábitat, podrían ayudar a explicar su distribución insular (MARTÍN 1987, TRUJILLO 1992).

Aunque no se conocen de forma precisa los componentes más importantes en la dieta de estas especies en las islas, basándonos en los datos observacionales tomados en varios hábitats, se pueden realizar ciertas aproximaciones. En el caso de las currucas, éstas presentan una alimentación omnívora principalmente insectívora, aunque el componente vegetal (frutos) es comparativamente más importante en la Curruca Cabecinegra que en la Tomillera (CRAMP 1992). Algunas especies de frutos que son consumidos por las currucas (principalmente la Cabecinegra) son: *Ficus carica*, *Rubia fruticosa*, *Withania aristata*, *Myrica faya*, *Asparagus* spp., *Rubus ulmifolius*, *Plocama pendula*, *Opuntia dillenii*, *Daphne gnidium*, *Bosea yervamora*, etc. (TRUJILLO 1992, VALIDO & DELGADO 1996 y *observación personal*). En el

caso del Canario, es una especie granívora que aprovecha un gran número de especies vegetales para su alimentación (*Lavandula* spp., *Plocama pendula*, *Bosea yervamora*, *Chamaecytisus proliferus*, *Teline* spp., *Ferula linkii*, etc.) (observación personal).

El Lagarto Tizón (*Gallotia galloti*) es una especie endémica de las islas de Tenerife y La Palma, que presenta varias subespecies: *G. galloti eisentrauti* (en la vertiente norte de Tenerife), *G. galloti galloti* (principalmente en la vertiente sur y partes altas de Tenerife), *G. galloti insulanagae* (en el Roque de Fuera en Anaga, Tenerife) y *G. galloti palmae* en La Palma (véase la Tabla III.1 en la tercera parte de la memoria para datos biométricos de cada subespecie). En nuestra área de estudio habita la subespecie *G. g. galloti*, que presenta densidades de hasta 150 individuos/ha (véase Resultados). En los meses estivales, los frutos del Balo representan un componente mayoritario en su dieta (> 40% en frecuencia de aparición), siendo consumidos tanto por individuos juveniles como adultos. Para un desarrollo más completo de diversos aspectos de la biología y evolución del género *Gallotia* en el archipiélago véase la primera parte, así como el apartado de Historia Natural del Sistema, en la tercera parte de la presente memoria.

**Sección II.1**  
**Variabilidad en las tasas de visita de aves y lagartos\***

**\* Resultados parciales de esta parte de la memoria han sido presentados en el *II Symposium Fauna and Flora of the Atlantic Islands*, realizado en febrero de 1996 en Las Palmas de Gran Canaria, los cuales se encuentran aceptados para su publicación en la revista *Écoscience*.**

## MÉTODOS

### *Observaciones de aves*

Para cuantificar el número de visitas por aves y sus respectivas tasas de consumo de frutos, se realizaron un total de 480 horas de observación (8 horas por planta y año) en 20 balos, seleccionados arbitrariamente de forma que abarcasen la variabilidad natural en tamaños de plantas y tipo de microhábitats, que fueron seguidos durante los veranos de 1993, 1994 y 1995. Las observaciones fueron realizadas en las primeras cuatro horas desde el amanecer en días claros y calurosos, sin aparentes variaciones climatológicas (p.ej. viento) que podrían inducir sesgos en la obtención de los datos. Además, estas 8 h/planta/año fueron suficientes para estabilizar el número medio de visitas que recibía cada arbusto en una hora, siendo por tanto, una muestra representativa de la tasa de visita característica de cada arbusto.

La asignación de cada observador ( $n=4$ ) y el período horario ( $\approx 7.30-11.30h$ ), fue diseñado de tal forma que cada arbusto fue seguido en las diferentes franjas horarias y por los diferentes observadores. Éste se situaba a  $\approx 7-10$  m de distancia del arbusto durante una hora y evitando variar el patrón de visitas de las aves.

Para cada secuencia de alimentación observada se anotó la especie, la duración de la visita, el lugar de alimentación (altura y posición relativa dentro del arbusto), el tipo de tratamiento de los frutos (si eran tragados enteros o simplemente una parte de ellos, ya sea pulpa o semillas), número de frutos manejados y el número de movimientos (saltos) que realizaba dentro del arbusto (como una estima relativa del costo energético realizado a la hora de seleccionar frutos dentro de un arbusto dado). Además se anotaron interacciones entre aves en el mismo arbusto, así como comportamientos anti-depredatorios que surgieron con la presencia cercana de ejemplares de Cernícalo Vulgar (*Falco tinnunculus*), y en menor frecuencia por gavilanes (*Accipiter nisus*) y halcones de Berbería (*Falco pelegrinoides*); todos ellos depredadores potenciales de estas aves en el hábitat estudiado.

Únicamente aquellas visitas en las que al menos se consumió un fruto fueron incluidas en los análisis. Las tasas de consumo (número de frutos/minuto) o tasas de movimientos (número de saltos/minuto) se indican únicamente para aquellas observaciones en las que fue posible hacer un seguimiento continuo del ave por un período mayor de 30 segundos. En los análisis de los datos fueron separados las observaciones en función del tipo de manejo de los

frutos: depredadores de semillas (*Serinus canarius*), consumidores de pulpa (*Parus caeruleus*) y dispersores legítimos de semillas (*Sylvia melanocephala* y *S. conspiciolata*). Del Herrerillo Común se obtuvo un número muy bajo de observaciones (n= 16), por lo que no se pudieron incluir en muchos de los análisis realizados. En algunos casos, los datos obtenidos de las dos especies de sílvidos fueron analizados conjuntamente debido a su semejanza en el tratamiento de los frutos, tasas de consumo y comportamiento.

### *Observaciones de lagartos*

Durante el mes de agosto de 1995 se procedió a analizar el patrón de visitas desarrollado por los lagartos en cada una de las 20 plantas que habían sido seleccionadas previamente y en 2 plantas "Control" (C1 y C2) que no presentaban frutos. Este período corresponde al de mayor disponibilidad de frutos carnosos (véase Figura I.2 en la primera parte de la memoria). El método empleado consistió en realizar dos transectos/día, de tal manera que se abarcasen todos los balos elegidos; en ellos se anotó el número de lagartos que se encontraban en un momento dado subidos al arbusto y en el suelo (justo bajo el área que ocupaba la cobertura del Balo). El número de censos realizados por arbusto fue de 16, el cual resultó suficiente para recoger la variabilidad mostrada en las tasas de visita de los lagartos a cada arbusto (estabilización del valor de la media al representar gráficamente el esfuerzo de muestreo y el número medio de lagartos por planta). Para algunos de los lagartos que se observaron subidos a los balos se pudo anotar la altura a la que se encontraban alimentándose.

Para evitar los posibles sesgos ocasionados por el uso de este método, el acercamiento realizado a cada Balo se realizó de forma cautelosa a fin de contabilizar el mayor número de lagartos, evitando en lo posible su huida antes de ser detectados por el observador. Se incluyen en los análisis únicamente datos que no presentaban aparentes pérdidas previas. El patrón de huidas de los lagartos en grupo delataba si habían detectado la presencia del observador; además, aunque fue realizado en unas pocas plantas, se pudo constatar la idoneidad de este método al comparar con la información registrada por un segundo observador, ubicado a mayor distancia, a medida que el primero se acercaba a la planta focal.

Teniendo en cuenta que la actividad de los lagartos está directamente influida por la temperatura ambiental, los censos fueron realizados en una determinada franja horaria (≈12h-14h) que correspondió con una temperatura que osciló entre 26° y 27°C. Estos valores

correspondieron al rango de temperaturas que mayor actividad de lagartos registraba (véase datos de censos de lagartos en función de la temperatura en los Resultados de la Sección II.2).

Durante 1994, pero con resultados no satisfactorios, se intentó medir las tasas de visitas y las tasas de consumo de lagartos con el mismo método empleado para las aves. No obstante, aunque estos datos no fueron incluidos en los análisis, estas observaciones previas fueron útiles para confirmar que todos los lagartos subidos a los balos lo hacían para comer frutos y que todos aquéllos que se encontraban en el suelo, justo debajo de la planta, terminaban por ascender a la planta a consumir frutos o desde el propio suelo (aprovechando las ramas más cercanas al sustrato). Estos datos, junto al hecho de que en las plantas "Control" (C1 y C2) no se detectara ningún lagarto en los 16 censos realizados, confirmándose que ambos conjuntos de resultados (lagartos subidos a los arbustos y aquéllos situados en el suelo bajo su cobertura) deben unirse a la hora de conocer los patrones exhibidos por los lagartos al visitar los balos.

#### *Características de los frutos*

Con objeto de conocer las características de los frutos de una determinada planta, se analizó un total de 40-50 frutos maduros por planta y año. Esto constituye un total de 2.800 frutos que fueron seleccionados en diferentes partes del arbusto para poder abarcar la mayor variabilidad posible dentro de una planta. Para cada uno de ellos se midió el diámetro utilizando un calibrador digital con una aproximación de 0,1 mm. Para hallar el peso fresco total del fruto, peso fresco de semillas y peso seco de la pulpa se utilizó una balanza de precisión. Los pesos secos se obtuvieron después de introducir los frutos en una estufa durante 24-48h a una temperatura de 45-50°C. Estos valores fueron adecuados para estabilizar los valores del peso seco. Además, para completar la caracterización de los frutos, se calculó el porcentaje medio de agua en la pulpa y la relación existente entre el peso de la pulpa y las semillas (véase HERRERA 1987b para métodos similares).

El color de los frutos maduros fue estimado visualmente y de forma directa en la propia planta al seleccionar 200-250 frutos por planta y año. Se incluyeron dos categorías: frutos translúcidos y frutos con tonalidades rosadas (y no negros como indica KUNKEL 1981 y BRAMWELL & BRAMWELL 1990, entre otros). Los frutos con tonalidades rosadas presentaban pequeñas inclusiones de color rojo en el epicarpo, confiriéndoles un tono rosado al fruto.

La tasa de infección por insectos frugívoros se midió sólo durante el tercer año de muestreo (1995). Para ello se llevaron al laboratorio 200 frutos/planta y fueron diseccionados bajo una lupa binocular (10x). Para cada uno de ellos se anotó la presencia de larvas de insectos, tanto en la pulpa como en las semillas. Con estos valores se procedió a calcular el porcentaje de infección por agentes frugívoros no mutualistas (JORDANO 1987b).

### *Características de los arbustos*

Teniendo en cuenta los valores elevados con respecto al tamaño de cosechas que presentaron los balos, sólo se tuvo en cuenta una estima de la misma. Ésta consistió en contabilizar de forma directa, el número de frutos existentes en 50 ramilletes seleccionados en diferentes zonas de la planta. Estos ramilletes consistieron en grupos, lo más homogéneos posible, de follaje en los que se contabilizó, con ayuda de contadores manuales, el número de frutos verdes y maduros presentes. De estos 50 grupos se calculó el valor medio y se extrapoló a la totalidad del follaje de la planta, contando el número de ramilletes totales existentes en cada planta. Para evitar sesgos en las estimas, estos cálculos los realizaban la misma persona. En el caso de plantas con cosechas relativamente pequeñas (< 3.000 frutos), éstos fueron contabilizados directamente. Estos datos, aún no siendo conteos absolutos de las cosechas totales, son estimas que pueden ser utilizadas a la hora de ordenar las plantas en función de sus cosechas. Véase SALLABANKS (1992 y 1993) y JORDANO (1994) para aproximaciones similares.

Durante las observaciones previas realizadas en 1992, se detectó que cuando algún depredador potencial se encontraba presente en las cercanías, las aves que se estaban alimentando de frutos se escondían en el interior de la planta (aproximadamente en el centro). Por ello, y con idea de cuantificar esta capacidad de protección relativa mostrada por cada arbusto, se analizó la densidad de follaje en estas zonas de la planta. El método empleado fue ubicar una cartulina de color blanco (12 x 12 cm) en el centro de la planta, la cual fue fotografiada a una distancia fija de 1,5 m y a una altura de 1,7 m desde los 4 puntos cardinales. Posteriormente, se colocó una malla cuadrículada sobre estas fotos, y se estimó el porcentaje relativo de follaje en cada uno de los 10 cuadrados de la malla. Para evitar sesgos al calcular el porcentaje de forma visual, éstos fueron realizados por un mismo observador.

Además, como características biométricas de las plantas, se midió su altura máxima y

su cobertura (proyección horizontal).

### *Características del entorno de las plantas estudiadas*

Las diferentes plantas seleccionadas presentaron distintas condiciones del entorno próximo que podrían afectar de manera significativa a la tasas de visitas llevada a cabo por aves y lagartos en función de sus requerimientos ecológicos. Por ello, y con vistas a caracterizar este microhábitat, se calculó el porcentaje de cobertura de suelo terroso, rocas y vegetación a diferentes alturas en un radio de 5 m alrededor de la planta. El método empleado fue trazar dos líneas perpendiculares de 10 m de longitud (ordenadas según los puntos cardinales y tomando como punto de intersección la propia planta) y a intervalos de 1 m se anotó la presencia/ausencia de suelo terroso, rocas y vegetación a 25, 50, 75, 100 y 150 cm de altura. Sobre estos 20 puntos se calculó el porcentaje de presencia de cada una de estas variables en función del número de veces que se registraba cada una de las categorías propuestas. De esta manera se caracteriza de una forma sistemática y relativamente sencilla, el microhábitat que rodeaba a cada planta.

Las cosechas de balos cercanos a cada uno de los 20 arbustos (a una distancia inferior a 25 m de radio) fue tenida en cuenta. La estima de sus cosechas fue también calculada mediante el uso del mismo método empleado en los 20 balos. Estos datos fueron tomados sólo en 1995.

## ANÁLISIS DE DATOS

Teniendo en cuenta el gran número de variables descriptivas medidas en las características de los frutos ( $n= 6$ ) y del microhábitat del entorno de los balos ( $n= 8$ ), éstas fueron reducidas a diversos "factores o componentes" utilizando técnicas estadísticas multivariantes. Por ello, se empleó un Análisis Factorial de la matriz de correlación de cada grupo de variables, en la que el método de extracción de factores empleado fue el Análisis de Componentes Principales (ACP). Posteriormente se seleccionaron los dos primeros Componentes en cada caso (C1-F y C2-F para el caso de los frutos; C1-H y C2-H para las características del hábitat), que indican gradientes independientes de variación en las características de los frutos y del hábitat (microhábitat), respectivamente. Sobre éstos se aplicó una rotación "Varimax" con el fin de facilitar una mejor interpretabilidad de los resultados, minimizando el número de variables que tienen una correlación alta en un mismo Componente Principal. Las puntuaciones factoriales (*factor scores*) de cada Balo en estos Componentes (con valores propios  $>1$ ), fueron utilizados como variables independientes en los análisis posteriores, y para cada conjunto de datos, éstos explicaron un porcentaje alto de variación ( $> 77\%$ ) (para más detalles sobre esta técnica véase BISQUERRA 1989, CUADRAS 1991).

No obstante, la matriz de correlación de las variables independientes aún presentan valores altos en sus interrelaciones (multicolinealidad; Tabla II.1). Por ello, para conocer qué variables medidas explicaron mejor el patrón de visitas exhibidos por aves y lagartos, se realizó un Análisis de Regresión Múltiple por pasos (BISQUERRA 1989, PEDHAZUR 1982). Con el procedimiento por pasos sólo son tenidas en cuenta variables independientes que sean significativas en el modelo (valores de  $t$  de STUDENT  $> 1,96$ ) y que no sean multicolineales (BISQUERRA 1989).

En estos modelos se consideraron como variables dependientes, las tasas de visitas de aves dispersoras legítimas de semillas (*Sylvia* spp.), aves depredadoras de semillas (*Serinus canarius*) y lagartos (*Gallotia galloti*) por separado, y como variables independientes: el tamaño de la cosecha, el porcentaje de densidad de follaje, el color de los frutos, los diferentes Componentes obtenidos en el ACP (C1-F, C2-F, C1-H y C2-H), y sólo para los datos del último año, el porcentaje de frutos infectados por insectos frugívoros y las cosechas de balos en las cercanías ( $< 25$  m) de cada planta focal.

Para el caso de las aves, además de realizar el análisis de cada año por separado y con vistas a obtener un modelo predictivo con un mayor grado de resolución, se unieron los datos de los tres años (n= 60 plantas). No obstante, teniendo en cuenta que al considerar conjuntamente estas observaciones los datos no son estadísticamente independientes (violándose por tanto, una de los requisitos para realizar inferencias estadísticas: la independencia de los datos) (SOKAL & ROHLF 1979, ZAR (1984), se procedió a eliminar esta variación interanual. Para ello, se utilizaron como variables independientes los residuos obtenidos al realizar un ANOVA I de cada variable independiente, tomando el año como efecto principal. Los residuos obtenidos fueron incluidos como nuevas variables en el análisis de regresión múltiple por pasos. Para la realización de estos modelos, todas las variables fueron transformadas logarítmicamente, a excepción de aquéllas que estaban expresadas en porcentajes (color, cobertura de follaje e infección por insectos), en las que se utilizó la transformación angular.

El patrón temporal en la variación de las características de los arbustos, frutos y tasas de visitas en los tres años fue analizado usando un ANOVA para medidas repetidas (las 20 plantas replicadas entre años). Para ello, se tuvo en cuenta si los datos cumplen el requisito de la esfericidad utilizando el criterio de MAUCHLY (VON ENDE 1993).

El resto de los análisis llevados a cabo (análisis univariable y bivariable) siguieron los protocolos expuestos en SOKAL & ROHLF (1979) y ZAR (1984). En aquellos casos en los que no se cumplieron los requerimientos paramétricos de normalidad y homocedasticidad, aún después de probar con diferentes transformaciones de los datos, se emplearon procedimientos de Análisis no paramétricos (SIEGEL 1990). El tipo de prueba estadística y la transformación (si procede) utilizado en cada análisis se expone en cada caso. Al igual que en el resto de la memoria, los valores medios se expresan con su desviación típica ( $\pm 1$  d.t.) tanto en el texto como en las tablas, mientras que en las gráficas se utilizó el error estándar de la media ( $\pm 1$  e.e.), como medida de la variabilidad en los datos. Todos los análisis estadísticos expuestos en esta parte de la memoria fueron realizados utilizando el programa informático SPSS (NORUSIS 1992).

Tabla II.1.- Matrices de correlación de PEARSON de las variables independientes utilizadas en el análisis de las tasas de visitas de aves a los balos (los tres años conjuntamente). C1-F, C2-F, C1-H y C2-H corresponden a los componentes obtenidos en el análisis de Componentes Principales de las características de los frutos (F) y del hábitat (H) de cada balo. Cob.= Cobertura. Infecc.= tasa de infección de frutos por insectos frugívoros. Alt. = altura. Cos 1 = tamaños de las cosechas de los balos. Cos 2 = tamaños de las cosechas de los balos del entorno próximo. \*  $p < 0,05$ , \*\*  $p < 0,01$ , \*\*\* $p < 0,001$ .

	Color	Follaje	Alt	Cob	Cos 1	C1-F	C2-F	C1-H	C2-H	Infecc
Color										
Follaje	-0,24									
Alt	-0,05	0,08								
Cob	0,02	0,44***	0,43							
Cos 1	-0,20	0,40**	0,11	0,21						
C1-F	-0,32*	0,16	0,11	-0,06	0,21					
C2-F	-0,16	0,19	-0,15	-0,07	0,19	-0,13				
C1-H	0,01	0,27*	0,37**	0,52*	0,05	0,24	-0,004			
C2-H	-0,32*	-0,04	0,09	-0,04	-0,09	0,14	-0,13	-0,004		
Infecc	0,24	-0,02	-0,21	0,04	-0,65**	-0,25	-0,33	0,20	0,10	
Cos 2	0,04	0,37	-0,49*	-0,34	-0,07	-0,16	0,49*	-0,27	-0,13	0,06

## RESULTADOS

*Tasas de visita de aves*

Durante los tres años de estudio (1993-1995), los 20 balos seleccionados en el Barranco de Las Cuevas recibieron un total de 925 visitas de aves repartidas en las 480 horas de observación realizadas. Según esto, los balos reciben por término medio, casi 2 visitas por hora ( $\bar{x}= 1,93$ ), repartidas entre tan sólo 4 especies (Tabla II.2).

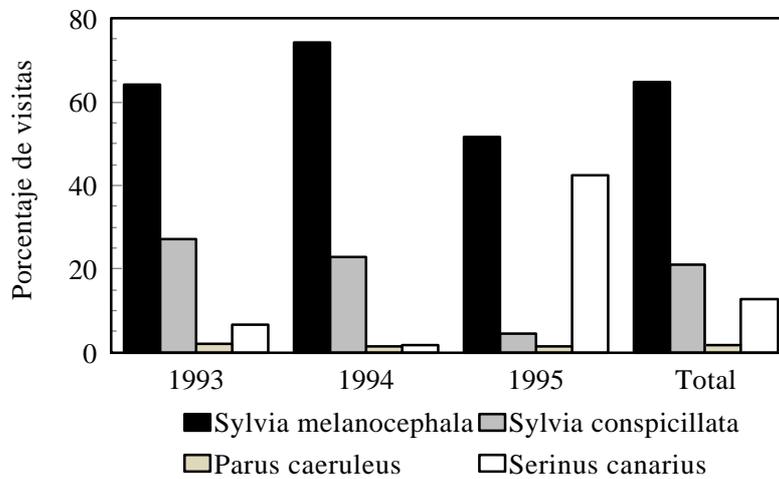
Una gran parte de estas visitas fueron realizadas por dispersores legítimos de semillas (85,6%), de las cuales el 64,8% correspondieron a la Curruca Cabecinegra (*Sylvia melanocephala*) y un 20,9% a la Curruca Tomillera (*Sylvia conspicillata*). Las otras dos especies registradas acumularon un 14,4% de las observaciones. Estas fueron el Canario (*Serinus canarius*) (12,7%) y el Herrerillo Común (*Parus caeruleus*) (1,7%), como depredadores de semillas y pulpa, respectivamente (Figura II.1).

Tabla II.2.- Valores descriptivos de las tasas de visitas de las aves y lagartos frugívoros a los 20 balos (*Plocama pendula*) seguidos en los tres años de estudio. En aves dispersoras legítimas de semillas se incluyen los datos conjuntos de *Sylvia melanocephala* y *S. conspicillata*. Para los depredadores de frutos se incluyen los datos de *Parus caeruleus* (consumidor de pulpa) y *Serinus canarius* (depredador de semillas). n= número total de visitas registradas en cada año. La tasa de visita indica el número medio ( $\pm 1$  d.t.) de visitas por hora (n= 8 períodos de observación/planta/año) en el caso de las aves y para cada censo (n= 16 censos/planta) en el caso de los lagartos (véase métodos para detalles).

Especie	1993		1994		1995	
	n	Aves/h	n	Aves/h	n	Aves/h
<i>Sylvia melanocephala</i>	270	1,60 $\pm$ 1,41	227	1,38 $\pm$ 1,81	102	0,66 $\pm$ 0,94
<i>Sylvia conspicillata</i>	114	0,69 $\pm$ 1,49	70	0,42 $\pm$ 0,71	9	0,06 $\pm$ 0,12

Aves dispersoras legítimas	384	2,29 ± 2,38	297	1,85 ± 2,25	111	0,72 ± 0,97
<i>Parus caeruleus</i>	9	0,05 ± 0,08	4	0,03 ± 0,11	3	0,02 ± 0,07
<i>Serinus canarius</i>	28	0,17 ± 0,30	5	0,03 ± 0,10	84	0,55 ± 0,81
Aves depredadoras de frutos	37	0,22 ± 0,33	9	0,06 ± 0,14	87	0,57 ± 0,83
<b>TOTAL AVES</b>	421	2,51 ± 2,63	306	1,91 ± 2,33	198	1,29 ± 1,54
<i>Gallotia galloti</i>	-	-	-	-	450	1,41 ± 0,98

Figura II.1.- Distribución porcentual del número de visitas totales de la Curruca Cabecinegra (*Sylvia melanocephala*), la Curruca Tomillera (*Sylvia conspicillata*), el Canario (*Serinus canarius*) y el Herrerillo Común (*Parus caeruleus*) a los balos en cada uno de los años de estudio (1993-1995) y en los tres años conjuntamente (Total). El número de horas de observación en cada año fue de 160 repartidas en 20 balos (480 horas de observación total).



En otros balos del barranco, se observó de forma esporádica (sólo una vez para cada caso) el consumo de frutos de balos por parte de un pequeño grupo de gorriones morunos (*Passer hispaniolensis*) y un Mirlo Común (*Turdus merula*). No obstante, estas observaciones no son habituales y se corresponden con aves que provenían de un pequeño núcleo antrópico cercano.

El número máximo de visitas observadas en un determinado Balo durante un censo (una hora de observación) fue de 15 en 1993 (3 *S. melanocephala*, 7 *S. conspicillata*, 2 *P. caeruleus* y 3 *S. canarius*), 19 en 1994 (12 *S. melanocephala* y 7 *S. conspicillata*) y 16 en los censos realizados en 1995 (14 *S. canarius* y 2 *P. caeruleus*). Los arbustos que acumularon estos máximos fueron diferentes en cada año.

Al analizar la contribución de cada especie en las tasas de visitas, la Curruca Cabecinegra es la que presentó valores significativamente superiores al resto de las aves, ya

sea teniendo en cuenta los tres años conjuntamente (transformación logarítmica; ANOVA;  $F=17,61$ ; g.l.= 2, 177;  $p \ll 0,001$ ), como cada año por separado (1993:  $F=9,92$ ; g.l.= 2, 57;  $p < 0,001$ ; 1994:  $F=10,29$ ; g.l.= 2, 57;  $p < 0,001$ ), a excepción de 1995, en el cual no se detectaron diferencias entre las tasas de visitas de canarios y currucas cabecinegras ( $F=4,35$ ; g.l.= 2, 57;  $p=0,017$ ; prueba de SCHEFFÉ;  $p > 0,05$ ) (Tabla II.2 y Figura II.1).

El número de visitas/hora realizado por los frugívoros legítimos (currucas), disminuyó desde 1993 (2,29 aves/h) hasta 1995 (0,72 aves/h) (transformación logarítmica; ANOVA para datos repetidos; *S. melanocephala*:  $F=7,84$ ; g.l.= 2, 38;  $p=0,001$ . *S. conspicillata*:  $F=3,95$ ; g.l.= 2, 38;  $p=0,028$ ). Una tendencia contraria fue observada en el caso del Canario, presentando la tasa de visitas más altas en el último año (0,55 aves/h) (ANOVA para datos repetidos;  $F=7,46$ ; g.l.= 2, 38;  $p=0,002$ ). En el caso del Herrerillo Común (consumidor de pulpa), los valores en la tasa de visitas fueron similares en los tres años (ANOVA para datos repetidos; *P. caeruleus*:  $F=0,82$ ; g.l.= 2, 38;  $p=0,449$ ) (Tabla II.2).

El porcentaje de balos visitados por las aves cada año (que registrasen al menos una visita) varió en función de la especie tratada. La Curruca Cabecinegra se mostró como el ave que mayor número de balos visitó en todos los años (85%, 90% y 55% de los balos fueron visitados en los años 1993, 1994 y 1995 respectivamente). Le sigue la Curruca Tomillera, la cual visitó el 45%, el 55% y el 25% de los balos en cada año. El Canario exhibió un mayor grado de preferencia, al seleccionar un menor número de balos para alimentarse (30%, 10% y 50%). Por último, el Herrerillo Común visitó alguna vez el 30% de los balos en 1993, mientras que en los dos siguientes años este porcentaje bajó considerablemente (5% y 2% en 1994 y 1995 respectivamente).

A excepción de una planta (la etiquetada con el código #22), todos los balos recibieron alguna visita en estos tres años de seguimiento. No obstante, el número de balos que no recibieron visita de aves fue de 3 en 1993, 2 en 1994 y hasta 9 en 1995.

#### *Tasas de visita de lagartos*

Durante los 352 censos realizados (16 x 22 plantas) durante 8 días consecutivos en agosto de 1995, se registraron un total de 450 lagartos (101 subidos a los balos y 349 en el suelo, bajo su cobertura). A excepción de los dos balos "Control" sin frutos (C1 y C2), todos los arbustos recibieron alguna visita. El número medio de lagartos detectados por censo y

planta osciló entre 0,06 y 2,56 ( $\bar{x}$ = 1,4) (Tabla II.2). Según esto, se observa un reparto desigual en el número de lagartos que visitan las plantas para consumir sus frutos. Esta variabilidad se manifiesta al comprobar que tan sólo 6 plantas monopolizan prácticamente la mitad de las visitas de los lagartos (49,76%).

Si se comparan los datos de los lagartos con lo obtenido en las aves, se comprueba que aquéllos visitaron un porcentaje mayor de balos (100%) que lo observado en *Sylvia* spp. (59,2%) y *S. canarius* (30%), por lo que, en principio, los lagartos son menos selectivos a la hora de elegir los balos para alimentarse de sus frutos. Durante el transcurso de estos seguimientos, se llegaron a contabilizar hasta 4 lagartos subidos en el mismo arbusto simultáneamente, y hasta 6 si se tiene en cuenta los observados en el suelo en ese instante.

La altura media a la que se detectaron los lagartos fue de 0,69 m (d.t.= 0,73; n= 66), y aunque no fue posible medir el tamaño de los lagartos que consumían los frutos, sí se pudo constatar la presencia tanto de individuos juveniles como adultos de ambos sexos. Los análisis del contenido estomacal de individuos de diferentes edades y sexos confirman el uso frecuente de estos frutos en sus dietas durante los meses estivales (véase la primera Parte de la presente memoria). De igual manera, tampoco se pudo precisar el número de frutos que consumían en un momento dado, ya que una vez que estaban en las cercanías de los frutos, los lagartos mordían un ramillete de frutos a la vez que agitaban la cabeza para ayudar a desprenderlos. Esta pauta de alimentación generaba que muchos frutos eran tragados simultáneamente en cada intento, sin poder precisar en ningún momento su número y por tanto, su tasa de consumo para su comparación con las aves.

Aunque con los métodos empleados durante 1995 no se puede estimar la duración de estas visitas, observaciones realizadas durante 1994 indican que algunos lagartos podían permanecer más de 1 hora subidos a los balos. Esto parece indicar que posiblemente el número de frutos consumidos por visita de los lagartos podría ser superior al mostrado por las aves, que junto a sus elevados valores de frecuencia de visitas, generaría un desigual consumo de frutos para cada grupo de frugívoro (véase análisis comparativos de los niveles de remoción en la Sección II.2).

### *Características de las plantas*

En la Tabla II.3 se indican los valores descriptivos de las variables intrínsecas de los

balos seleccionados para este estudio. Según se desprende de esta información, la altura media de estos arbustos fue de 2,2 m, oscilando entre 1,4 a 4 m. Arbustos mayores en altura son raros tanto en nuestra área de estudio como en otros barrancos de las islas. Los individuos de menor talla son, generalmente no reproductivos, por lo que la muestra es representativa de los diferentes tamaños de plantas reproductivas en el Barranco de Las Cuevas. La cobertura de éstos (aproximada al área de un círculo) también fue variable, oscilando entre 1,33 m<sup>2</sup> a 22,5 m<sup>2</sup> ( $\bar{x}$ = 9,8 m<sup>2</sup>), y aunque existe una relación positiva con la altura, sólo es marginalmente (correlación de PEARSON;  $r_p$ = 0,43;  $p$ = 0,06;  $n$ = 20), por lo que arbustos más altos no necesariamente ocupan un área mayor.

La cobertura de follaje que presentan los balos (medida en el centro del arbusto) en los diferentes años varió de forma significativa al realizar un análisis de medidas repetidas (variabilidad de las plantas entre años; ANOVA para medidas repetidas;  $p$ = 0,005; Tabla II.3). Por término medio, los balos presentan un valor del 63,4% de cobertura de follaje en los tres años seguidos, siendo 1993, el año que presentaban un valor más elevado (70%). Únicamente para el primer año, se observó una relación significativa entre la cobertura de follaje y la cobertura del arbusto (correlación de PEARSON;  $r_p$ = 0,69;  $p$ = 0,001;  $n$ = 20).

Con respecto a los valores que toman las estimas del tamaño de las cosechas, éste varió de forma significativa entre años (ANOVA para medidas repetidas;  $p$ = 0,008), siendo superiores los valores alcanzados en el primer año ( $\bar{x}$ = 56.591 frutos; Tabla II.3). En 1993, los balos presentaron cosechas que oscilaron desde 14.250 hasta 275.900 frutos (C.V.= 105,8%). Para los dos siguientes años estos valores fueron inferiores, desde 2.118 hasta 193.116 frutos en 1994 (C.V.= 124,3%) y desde 111 hasta 175.283 frutos en 1995 (C.V.= 117,8). El coeficiente de variación interanual en el tamaño de las cosechas ( $n$ = 3 años) fue del 116,9%.

Tabla II.3.- Valores descriptivos ( $\bar{x} \pm 1$  d.t.) de las características intrínsecas de *Plocama pendula* en cada año de estudio ( $n$ = 20 plantas/año). Los valores estadísticos están dados como resultado del análisis de varianza para medidas repetidas (ANOVA de plantas repetidas entre años). Las variables

lineales fueron transformadas logarítmicamente mientras que las dadas en porcentajes lo fueron utilizando la transformación angular. Los valores de significación (p) están corregidos siguiendo el criterio de esfericidad de MAUCHLY.

Variables	1993	1994	1995	ANOVA	
				F	p
Altura balos (m)		2,22 ± 0,69		-	-
Anchura balos (m)		3,37 ± 1,41		-	-
Longitud balos (m)		3,35 ± 1,23		-	-
Cobertura balos (m <sup>2</sup> )		9,84 ± 6,14		-	-
Cobertura follaje (%)	69,9 ± 21	58,2 ± 18,9	62,2 ± 14,6	6,21	0,005
Tamaño cosechas	56591 ± 59467	34212 ± 42518	33001 ± 38864	5,43	0,008
Diámetro frutos (mm)	4,3 ± 0,3	4,1 ± 0,3	4,4 ± 0,3	8,21	0,001
Color frutos (%) <sup>1</sup>	73,8 ± 28,3	71,4 ± 26,4	67,8 ± 30,6	0,57	0,572
Peso fresco frutos (g)	0,05 ± 0,01	0,04 ± 0,01	0,05 ± 0,01	4,35	0,020
% agua en la pulpa	80,1 ± 2,5	79,3 ± 0,6	79,1 ± 2,5	2,28	0,116
Nº semillas/fruto	2,2 ± 0,3	2,3 ± 0,3	2,2 ± 0,4	1,37	0,266
% frutos infectados	-	-	1,9 ± 2,5	-	-

<sup>1</sup> Porcentaje de frutos translúcidos en relación al total examinado para cada planta (200-250 frutos/planta/año)

El tamaño de la cosecha sólo estuvo relacionado positivamente con la cobertura arbustiva y cobertura de follaje en 1993 (correlación de PEARSON;  $r_p = 0,51$ ;  $p = 0,021$  y  $r_p = 0,74$ ;  $p \ll 0,001$ ;  $n = 20$ , respectivamente). Para el resto de los años, no se observó ninguna relación significativa con estas variables, ni aún al combinar los datos de los tres años ( $n = 60$ ) (Tabla II.1).

De las cinco características principales medidas en los frutos (diámetro, color, peso fresco, % agua en la pulpa y número de semillas/fruto), sólo varió de forma significativa entre años, el diámetro y el peso fresco (Tabla II.3).

Con respecto al diámetro de los frutos, en 1994 su valor fue inferior ( $\bar{x} = 4,1$  mm) al compararlo con los otros dos años (Tabla II.3). El valor que tomó este variable no estuvo relacionado con ningún otro rasgo intrínseco de los balos, a excepción de algunas características propias de los frutos, como son el peso fresco (correlación de PEARSON;  $r_p = 0,84$ ;  $p \ll 0,01$ ;  $n = 60$ ), su contenido en agua ( $r_p = 0,27$ ;  $p = 0,04$ ;  $n = 60$ ) y de forma negativa con el color de éstos ( $r_p = -0,29$ ;  $p = 0,025$ ;  $n = 60$ ). Al analizar los años por separado, únicamente el peso fresco de los frutos se manifestó altamente relacionado con el tamaño de éstos en los tres años ( $p \ll 0,001$ ). El porcentaje de agua incrementó su valor al aumentar el tamaño de los frutos únicamente para los datos de 1994 ( $r_p = 0,91$ ;  $p \ll 0,001$ ;  $n = 20$ ).

El porcentaje de frutos translúcidos que presentaba un determinado arbusto no varió significativamente entre años ( $p = 0,57$ ; Tabla II.3). Por término medio, valores cercanos al 70% de los frutos de un determinado arbusto presentaban este tipo de frutos (translúcidos). En

1993, sólo tres plantas presentaban frutos translúcidos en un porcentaje inferior al 50% de su cosecha. Para 1994, este valor fue alcanzado por cuatro plantas y cinco para 1995. Tres de estas plantas coincidieron en los tres años, mientras que dos lo hicieron en dos años.

El color de los frutos estuvo relacionado negativamente con el diámetro medio de éstos ( $r_p = -0,29$ ;  $p = 0,025$ ;  $n = 60$  plantas) y con el peso fresco medio ( $r_p = -0,42$ ;  $p = 0,001$ ;  $n = 60$ ). Al analizar esta característica para cada año, para los datos de 1993 se observó una relación significativa con el número de semillas/fruto ( $r_p = 0,55$ ;  $p = 0,012$ ;  $n = 20$ ), mientras que para 1995, se detectó una relación significativa con su peso fresco ( $r_p = -0,49$ ;  $p = 0,03$ ;  $n = 20$ ).

Al existir una relación directa entre tamaño y peso fresco, también se detectó una variabilidad interanual en el peso fresco de los frutos, al igual que lo observado con el diámetro (Tabla II.3).

El porcentaje de agua en la pulpa no varió significativamente entre estas 20 plantas entre años ( $p = 0,12$ ), observándose un margen de variación reducido para cada año ( $\approx 10\%$  entre el valor medio tomado para cada planta). Los valores obtenidos en 1993 oscilaron entre un 74,2% y 84,1%. Para 1994, entre un 78,1 y 80,3% y en 1995: 71,9-83,3% (valores medios máximos y mínimos para cada planta).

El número medio de semillas/fruto que presentaban los frutos de un arbusto tampoco mostró una variabilidad significativa entre años ( $p = 0,27$ ) (Tabla II.3). El número de semillas/fruto osciló entre 1 y 5 semillas, siendo 2,2 el valor medio ( $n = 2.800$  frutos). No obstante hubo plantas que presentaban, como valor medio, 1,4 semillas/fruto en 1993 y 1,6 para 1994 y 1995 (valores todos de la misma planta), mientras que otras presentaban el valor máximo de la población 2,8 en estos tres años (datos tomados también de la misma planta). No se detectó ninguna relación significativa entre esta variable y el resto medidas en cada uno de los balos, a excepción de lo observado entre el color y el número medio de semillas (ya expuesto en los párrafos anteriores).

A medida que disminuye el número de semillas en un fruto, el peso de cada semilla aumenta. Para aquellas semillas que sólo presentaban una semilla, su peso seco fue de 0,88 mg, mientras que para aquellos frutos que presentaron 5 semillas, su peso fue de 0,6 mg. Valores intermedios se obtuvieron para semillas de frutos con 2, 3 y 4 semillas.

Aunque sólo se tuvo en cuenta en 1995, la tasa de infección por insectos frugívoros se mostró baja ( $<2\%$ ). El valor más alto lo presentaba una planta con el 9,5% de frutos infectados, mientras que la mitad de las plantas ( $n = 10$ ) presentaron una tasa de infección

inferior al 1%. Para este año se detectó una relación significativa negativa con el tamaño de las cosechas ( $r_p = -0,65$ ;  $p = 0,002$ ;  $n = 20$ ), o sea, plantas con mayores cosechas presentaron tasas de infección menores.

Teniendo en cuenta los altos valores de correlación obtenidos entre las características medidas en los frutos (Tabla II.4), y con ánimo de reducir el número de variables descriptivas, dos Componentes fueron obtenidos al realizar un análisis de Componentes Principales con los datos conjuntos de los tres años (Tabla II.5). Este análisis revela que con tan sólo dos factores independientes (con valores propios  $>1$ ) se recoge el 80,5% de la variabilidad total exhibida por estos rasgos de los frutos.

El Componente 1 (C1-F en adelante) está relacionado con el tamaño de los frutos (diámetro y peso) y la cantidad de pulpa (peso y su relación con el peso en semillas). Este Componente, define por tanto, un gradiente de tamaño y de variación en la recompensa (contenido de pulpa por fruto) para especies que utilizan la pulpa como alimento. En cambio, el Componente 2 (C2-F en adelante), resume aquellas variables relacionadas con las semillas (peso de semillas y, negativamente, con la relación peso pulpa/semillas). Este Componente, define un gradiente relacionado con la carga de semillas presentes en cada fruto que muestra el grado de recompensa para especies depredadoras de semillas (Tabla II.5).

Tabla II.4.- Matriz de correlación de PEARSON entre las variables medidas en los frutos de *Plocama pendula* en los tres años de estudio. \*  $p < 0,05$ , \*\*  $p < 0,01$ , \*\*\*  $p < 0,001$ . Las variables fueron previamente transformadas logarítmicamente.

VARIABLES	% agua en pulpa	Diámetro fruto	Peso fresco fruto	Peso en semillas	Peso seco pulpa
Diámetro fruto	0,27*				
Peso fresco fruto	0,29*	0,84***			
Peso en semillas	0,01	0,16	0,14		
Peso seco pulpa	0,29*	0,84***	0,99***	0,118	
Relación peso pulpa/semillas	0,29**	0,62***	0,67***	-0,51***	0,69***

Tabla II.5. Análisis de Componentes Principales de la matriz de correlación de las variables medidas en los frutos de *Plocama pendula* (transformadas logarítmicamente) y del entorno próximo (microhábitat) (transformadas angularmente) en las 20 plantas estudiadas. Aquellas variables con valores superiores a 0,5 en cada Componente se indican en negritas.

CARACTERÍSTICAS	Componentes	
	C1	C2
<b>FRUTOS</b>		
Porcentaje de agua	0,414	- 0,089
Diámetro del fruto	<b>0,913</b>	0,075
Peso fresco	<b>0,973</b>	0,046
Peso semillas	- 0,115	<b>0,979</b>
Peso seco pulpa	<b>0,973</b>	0,011
Relación peso pulpa/semillas	<b>0,730</b>	- <b>0,640</b>
Valor propio	3,47	1,35
Porcentaje de varianza	58,0	22,5
Porcentaje acumulado	58,0	80,5
<b>ENTORNO PRÓXIMO</b>		
Escarpes	- 0,491	0,161
Cobertura rocas	0,031	- <b>0,994</b>
Cobertura suelo terroso	0,225	<b>0,886</b>
Cobertura vegetación (< 25 cm)	<b>0,794</b>	0,431

“	”	(26-50 cm)	<b>0,906</b>	0,225
“	”	(51-75 cm)	<b>0,961</b>	0,073
“	”	(76-100 cm)	<b>0,941</b>	0,151
“	”	(101-150 cm)	<b>0,651</b>	0,432
Valor propio			4,54	1,69
Porcentaje de varianza			56,8	21,1
Porcentaje acumulado			56,8	77,9

### *Características del entorno próximo de las plantas*

Entre las 8 variables que definen las características del hábitat de cada Balo, se observa una alta correlación. Por ello, se procedió a reducir la información de éstas en unos pocos componentes sin que produjera una pérdida significativa de información (Tablas II.5 y II.6).

El análisis de Componentes Principales reveló que con tan sólo 2 Componentes se puede explicar el 77,9% de esta variabilidad (Tabla II.5). Un tercer Componente (no incluido en los análisis), aunque incrementa un 12,3% de variabilidad, presentó un valor propio inferior a 1.

El Componente 1 (C1-H en adelante) está relacionado positivamente con la cobertura de vegetación existente en los alrededores (en un radio < 10 m ) del Balo. Este Componente muestra un gradiente en la que cada planta se ubicará en función de su puntuación factorial (*factor scores*) y que vendrá dado por la cobertura arbustiva de su entorno. En cambio, el Componente 2 (C2-H en adelante) define un gradiente en función del tipo de sustrato presente en el entorno inmediato a la planta (cobertura de suelo terroso o de rocas).

El tamaño de las cosechas de las plantas del entorno (tenido en cuenta sólo en 1995) osciló entre 0 frutos (plantas que en un radio de 25 m a su alrededor no presentaban balos o si existían no produjeron frutos) y 256.808 frutos ( $\bar{x}$ = 34.411; d.t.= 67.502; n= 20).

Tabla II.6.- Matriz de correlación de PEARSON de las características del hábitat de las 20 plantas seguidas durante los tres años de estudio. Todas las variables fueron medidas como porcentajes de su presencia en los 20 puntos de muestreo por planta. Las variables fueron transformadas usando la transformación angular. Los valores de altura de vegetación están señalados en centímetros. \*  $p < 0,05$ , \*\*  $p < 0,01$ , \*\*\*  $p < 0,001$ . Cob. veg = cobertura vegetación.

VARIABLES	Cob. rocas	Cob. suelo terroso	Cob. veg. <25 cm	Cob. veg. 26-50	Cob. veg. 51-75	Cob. veg. 76-100	Cob. veg. 101-150
Cob. suelo terroso	-0,89***						
Cob. veg. (< 25 cm)	-0,33	0,44*					
Cob. veg. (26-50 cm)	-0,17	0,29	0,85***				
Cob. veg. (51-75 cm)	-0,02	0,19	0,77***	0,88***			
Cob. veg. (76-100 cm)	-0,07	0,25	0,73***	0,83***	0,88***		
Cob. veg. (101-150 cm)	-0,39	0,38**	0,41	0,52*	0,52*	0,62***	
Escarpes	-0,21	-0,24	-0,17	-0,23	-0,32	-0,37	0,04

*Tasa de consumo de frutos por las aves*

Los canarios presentan una tasa de consumo de frutos por visita significativamente mayor ( $\bar{x} \pm d.t. = 18,9 \pm 24,4$  frutos/visita;  $n = 37$ ) que lo observado en las currucas cabecinegras ( $3,4 \pm 2,9$  frutos/visita;  $n = 230$ ), currucas tomilleras ( $3,2 \pm 1,9$  frutos/visita;  $n = 84$ ) y herrerillos comunes ( $2,2 \pm 1,3$ ;  $n = 5$ ) (transformación logarítmica; ANOVA;  $F = 71,99$ ; g.l. = 2, 350;  $p < 0,001$ ), no observándose diferencias entre las dos especies de currucas (prueba de SCHEFFÉ;  $p > 0,05$ ). En el análisis estadístico realizado no se incluyeron los datos del Herrerillo Común debido a su reducido tamaño muestral ( $n = 5$ ).

Esta diferencia puede deberse a que los canarios presentan un mayor tiempo de estancia en los arbustos ( $5,4 \pm 5,2$  min) al compararlos la Curruca Cabecinegra ( $1,7 \pm 2,4$  min) y Curruca Tomillera ( $1,7 \pm 2,1$  min). No obstante, al comparar la tasa de consumo en función del tiempo (número de frutos consumidos/minuto), este patrón de diferencias se mantienen constante, siendo los canarios los que consumen una mayor cantidad de frutos por unidad de

tiempo, seguido de la Curruca Cabecinegra y por último la Curruca Tomillera (transformación logarítmica; ANOVA;  $F= 7,76$ ; g.l.= 2, 344;  $p= 0,0035$ ) (Figura II.2A). Se detectaron diferencias significativas entre todas las especies (prueba de SCHEFFÉ;  $p < 0,05$ ).

El número de saltos/minuto que realizaban las aves al visitar las plantas se mostró significativamente diferente entre cada una de las especies. La Curruca Cabecinegra realizaba un mayor número de saltos/min que la Curruca Tomillera y el Canario (transformación logarítmica; ANOVA;  $F= 49,1$ ; g.l.= 2, 344;  $p < 0,001$ ). Se detectaron diferencias significativas entre todas las especies (prueba de SCHEFFÉ;  $p < 0,05$ ) (Figura II.2B).

Se observaron diferencias entre las tasas de consumo de frutos (número de frutos/min) entre años para todas las especies: *S. melanocephala* (1993:  $5,5 \pm 3,7$ ;  $n= 67$ ; 1994:  $4,9 \pm 3,1$ ;  $n= 108$ ; 1995:  $6,7 \pm 4$ ;  $n= 52$ ), *S. conspicillata* (1993:  $4,7 \pm 2,8$ ;  $n= 42$ ; 1994:  $4,1 \pm 2,5$ ;  $n= 37$ ; 1995:  $3,5 \pm 1,7$ ;  $n= 5$ ), y *S. canarius* (1993:  $5,1 \pm 2,6$ ;  $n= 12$ ; 1994:  $2,1 \pm 1,5$ ;  $n= 3$ ; 1995:  $7,5 \pm 2,7$ ;  $n= 19$ ) (ANOVA; interacción "especie x año";  $p= 0,04$ ) (Tabla II.7).

Figura II.2.- Valores medios ( $\pm 1$  e.e.) de las tasas de consumo de frutos (A) y tasas de saltos (B) por minuto realizados por las aves que consumen frutos de *P. pendula*. Los números indican el número de observaciones totales de cada especie en los tres años de seguimiento (1993-1995).

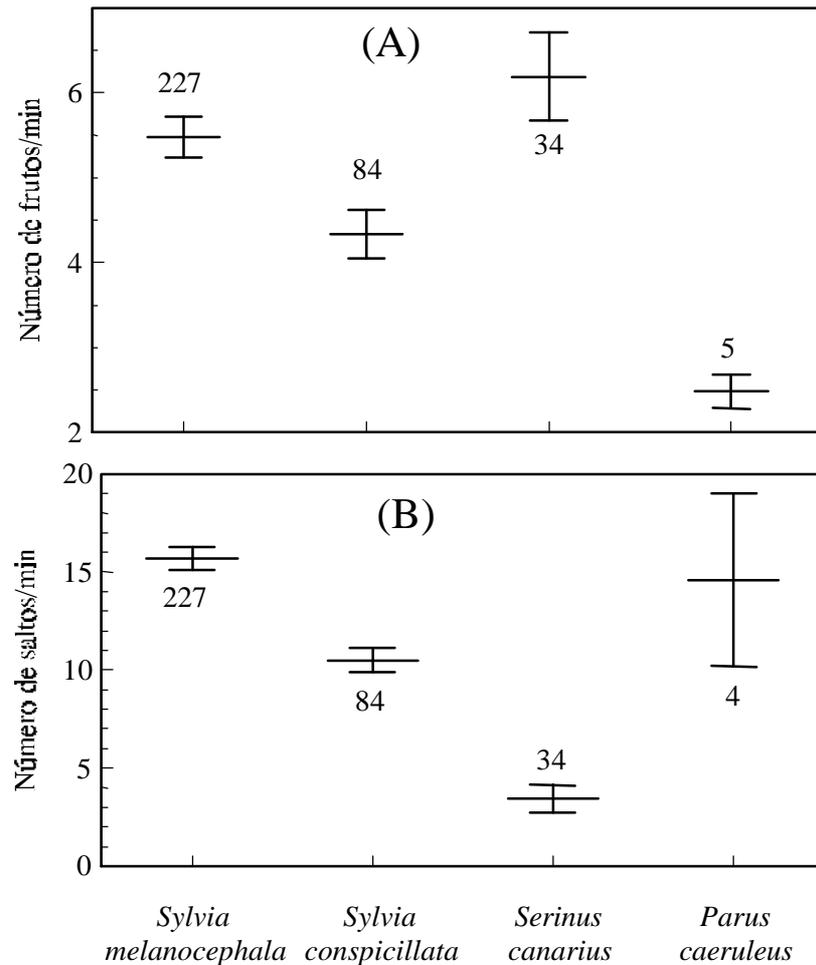


Tabla II.7.- Resultado del ANOVA de las tasas de consumo (número de frutos/minuto) de diferentes especies de aves (*S. melanocephala*, *S. conspicillata* y *S. canarius*) y años (1993-1995). Los datos fueron transformados logarítmicamente. Para el modelo total:  $F= 4,81$ ;  $p< 0,001$ . \*\*\*  $p<< 0,001$ .

Tratamiento	g.l.	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	p
Entre especies	2	0,37	0,19	4,47	0,012
Entre años	2	0,45	0,23	5,42	0,005
Especie x año	4	0,43	0,11	2,58	0,037
Error	336	14,06	0,04		

El número de frutos consumidos por minuto en diferentes plantas sólo estuvo, marginalmente relacionado (y de forma negativa) con el número medio de semillas/fruto en el

caso de la Curruca Tomillera (correlación de SPEARMAN;  $r_s = -0,51$ ;  $p = 0,06$ ;  $n = 16$  plantas).

### *Características de las plantas y preferencias de las aves*

Al analizar qué características explican, en mayor grado, las preferencias exhibidas por las aves en cada año se observó que ésta variaba en función del año tratado (Tabla II.8). Únicamente las currucas mostraron preferencias por aquellos balos que mostraron una mayor cobertura arbustivo en su entorno inmediato (C1-H) en dos de los tres años estudiados (1993 y 1995).

Al unir los datos de los tres años ( $n = 60$ ), se detecta que para el caso del modelo obtenido con los datos de las dos currucas, sigue siendo la variable C1-H la que mejor explica la contribución de las tasas de visitas de estas aves ( $R^2 = 0,36$ ), y en menor grado lo son la cosecha de la planta ( $R^2 = 0,17$ ) y negativamente las cosechas de los balos del entorno ( $R^2 = 0,11$ ). Para los datos de los canarios, la cosecha de las plantas ( $R^2 = 0,31$ ) y el peso de semillas/fruto ( $R^2 = 0,2$ ), son las variables seleccionadas de forma significativa en el modelo (Tabla II.8). Los modelos finales obtenidos para cada grupo de aves son los siguientes:

$$\text{Tasas de visita (currucas)} = -0,07 + 0,19 (\text{C1-H}) + 0,0009 (\text{Cosecha}) - 0,44 (\text{Cosecha entorno})$$

$$\text{Tasas de visita (canarios)} = 0,085 (\text{Cosecha}) + 7,11 (\text{C2-F})$$

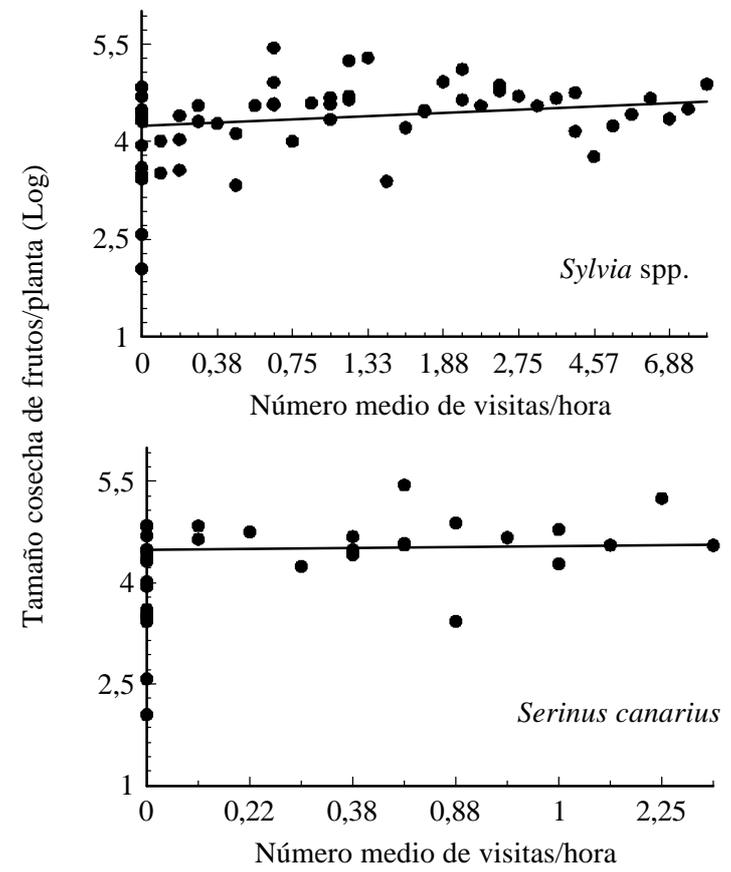
Al realizar los análisis de regresión múltiple por pasos con los datos de cada especie de curruca por separado, se obtiene que para la Curruca Cabecinegra, las variables que explican significativamente el patrón de preferencias por determinados balos e incluidas en el modelo son (en este orden): C1-H, el tamaño de la cosecha y las cosechas de las plantas del entorno. En cambio para la Curruca Tomillera, no se detectó ninguna variable que cumpliera los requisitos mínimos del análisis.

Tabla II.8.- Resultados de los análisis de regresión múltiple por pasos de las tasas de visita

de los diferentes grupos de frugívoros: dispersores legítimos de semillas (*Sylvia* spp. y *G. galloti*) y depredadores de semillas (*S. canarius*). Se indican los resultados obtenidos para cada año por separado y de forma conjunta para el caso de las aves. C1-F, C2-F, C1-H y C2-H corresponden a los Componentes obtenidos en el análisis de Componentes Principales de las características de los frutos y del hábitat de cada Balo. Cosecha 2 = tamaños de las cosechas de los balos del entorno. Los modelos finales obtenidos se indican en el apartado de resultados. \*\*\*  $p < 0,001$ .

Año	Pasos	Variable	R <sup>2</sup>	r múltiple	F parcial	p
1993	<i>S. canaria</i> 1	C2-H	0,402	0,634	12,08	0,0027
	<i>Sylvia</i> spp. 1	C1-H	0,332	0,576	8,96	0,0078
1994	<i>Sylvia</i> spp. 1	C2-F	0,217	0,466	4,99	0,0385
	2	C2-H	0,442	0,665	6,73	0,0070
	3	C1-F	0,714	0,845	13,34	0,0001
	4	Cobertura	0,797	0,893	14,72	***
	<i>S. canaria</i> 1	Follaje	0,418	0,647	12,96	0,0020
	2	Altura	0,532	0,729	9,68	0,0016
	3	Cosecha 2	0,647	0,804	9,79	0,0007
	4	Cosecha	0,748	0,865	11,12	0,0002
1995	<i>Sylvia</i> spp. 1	C1-H	0,339	0,582	9,23	0,0071
	2	Cosecha	0,566	0,752	11,08	0,0008
	3	Altura	0,673	0,820	10,97	0,0004
	<i>G. galloti</i> 1	C1-F	0,351	0,592	9,73	0,0059
	2	Cosecha	0,519	0,721	9,18	0,0020
	3	Altura	0,657	0,811	10,22	0,0005
	<i>S. canaria</i> 1	Cosecha	0,31	0,55	0,55	0,0106
	2	C2-F	0,51	0,71	0,71	0,0023
1993-1995	<i>Sylvia</i> spp. 1	C1-H	0,36	0,60	10,18	0,0051
	2	Cosecha	0,53	0,72	9,69	0,0016
	3	Cosecha 2	0,64	0,80	9,68	0,0007

Figura II.3.- Relación entre el tamaño de la cosecha de los balos y el número medio de currucas (*Sylvia* spp.) y canarios (*S. canarius*) que visitan cada bala en una hora. Se incluyen los datos de los tres años de seguimiento. Correlación de PEARSON;  $r_p= 0,31$ ;  $p= 0,014$  para el caso de las currucas y  $r_p= 0,25$ ;  $p= 0,05$  para los canarios. El tamaño muestral en ambos casos es de 60 (20 plantas x 3 años).



En la Figura II.3, se presenta la relación existente entre las cosechas de los balos (variable común en los dos modelos) y la contribución de cada grupo de aves a las tasas de visitas. Para *S. canarius*, esta relación es marginalmente significativa (Correlación de PEARSON;  $r_p= 0,25$ ;  $p= 0,05$ ), mientras que para las currucas, la correlación entre estas dos variables fue significativa ( $r_p= 0,31$ ;  $p= 0,014$ ).

#### *Variables seleccionados por lagartos y aves. Análisis comparativo*

El Análisis de Regresión Múltiple por pasos mostró que diferentes variables explicaban, de forma significativa, las tasas de visitas registradas durante 1995 de lagartos,

currucas y canarios (Tabla II.8).

En el caso de los lagartos, sus preferencias se manifiestan significativas en tres variables intrínsecas (y bajo control de la propia planta) a la hora de decidir a qué arbusto van a alimentarse. Estas son las características de los frutos resumidas en el Componente I (C1-F, relacionado con su tamaño y contenido en pulpa) y que explica el 35% de la variabilidad observada, el tamaño de la cosecha (17%) y, de forma negativa, la altura del arbusto (14%). La combinación de todas las variables conjuntamente explican un porcentaje significativo de la varianza en la variable dependiente (ANOVA;  $F= 10,22$ ; g.l.= 3, 16;  $p= 0,0005$ ;  $R^2= 0,66$ ) (Tabla II.8).

Para las aves (en 1995), se observa que los modelos lineales obtenidos explican un alto porcentaje de la varianza ( $R^2= 0,67$  y  $0,42$  para *Sylvia* spp. y *S. canarius*, respectivamente) y las contribuciones de cada variable por separado difieren en función del grupo tratado. Para las currucas, se detectó que visitaron en mayor medida aquellos balos que presentasen una alta cobertura de arbustos en sus alrededores (C1-H) (34%), altos tamaños de cosechas (23%) y alturas bajas (11%) ( $F= 10,97$ ; g.l.= 3, 16;  $p= 0,0004$ ; Tabla II.8), mientras que para los canarios (*S. canarius*), la única variable que cumplió los requisitos exigidos para incluirla en el modelo fue la cobertura de follaje (42%).

Al igual que lo detectado en lagartos, ninguna de las variables excluidas en el modelo aportarían, de forma significativa, información importante al modelo obtenido con la tasa de visitas de las currucas ( $p > 0,17$ ; prueba de la  $t$  de STUDENT). En cambio, para *Serinus canarius*, otras dos variables añadirían un incremento de información (marginalmente significativa) en base a los valores que toman su grados de significación ( $p < 0,06$ ), así como sus altos valores de Tolerancia ( $> 0,97$ ). Estas variables son el tamaño las cosechas y la altura de los balos. Atendiendo a estos valores, estos rasgos deben tenerse en cuenta a la hora de interpretar los modelos obtenidos, ya que si se relaja el criterio de selección de variables a  $p < 0,06$ , éstos formarían parte del modelo en el caso de los canarios (ANOVA;  $F= 11,12$ ; g.l.= 4, 15;  $p < < 0,001$ ;  $R^2= 0,75$ ) a la vez que sería útil para comparar los modelos obtenidos en los tres grupos de frugívoros. Este hecho no genera ningún cambio en los modelos obtenidos para  $p < 0,05$  en los lagartos y currucas. Por ello, se indican los resultados obtenidos para  $p < 0,06$  en cada caso (nótese que al relajar el criterio de significación en el modelo de la tasa de visitas de los canarios, además se muestra relevante el tamaño de cosecha de los balos próximos):

$$\text{Tasas de visita (lagartos)} = 1,04 + 0,25 (\text{C1-F}) + 0,08 (\text{Cosecha}) - 0,39 (\text{Altura})$$

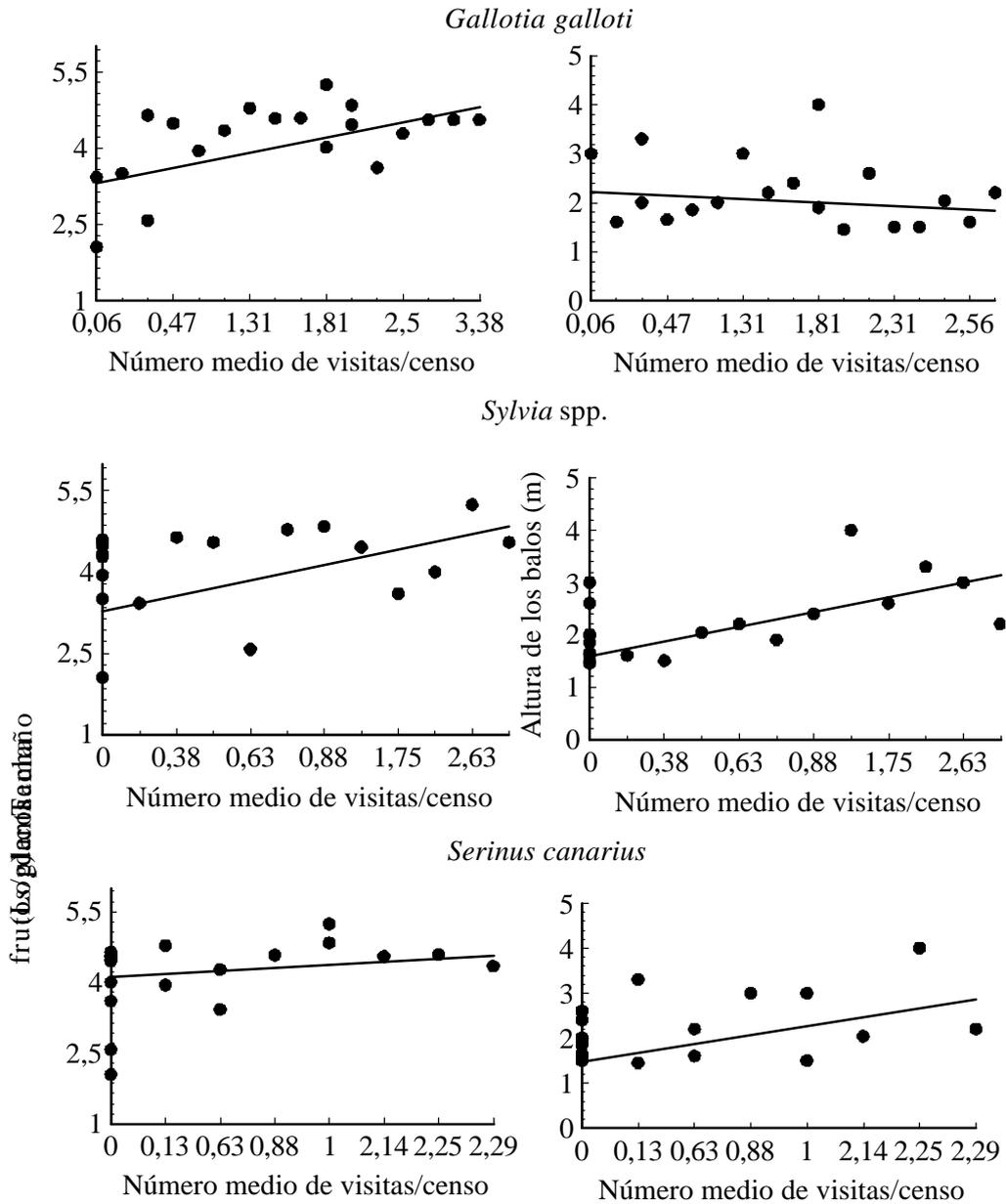
$$\text{Tasas de visita (currucas)} = - 0,86 + 0,22(\text{C1-H}) + 0,08 (\text{Cosecha}) + 0,38 (\text{Altura})$$

$$\begin{aligned} \text{Tasas de visita (canarios)} = & -1,43 + 0,32 (\text{Follaje}) + 0,51 (\text{Altura}) + 0,5 (\text{Cosecha}) \\ & + 0,036 (\text{Cosecha balos del entorno}) \end{aligned}$$

En la Tabla II.8 se indican los parámetros obtenidos en estos modelos para los datos de 1995, y en la Figura II.4 se exponen las relaciones existentes entre las tasas de visita de cada grupo de frugívoros y las variables independientes comunes en los tres modelos: tamaño de la cosecha y altura de los balos.

Según lo expuesto en estas gráficas se puede observar que, a excepción de la altura de los balos, los tres grupos de frugívoros mostraron un incremento en la tasa de visitas a medida que se incrementa los valores de éstas. Esta relación fue significativa para el caso del tamaño de las cosechas de frutos en las currucas (Correlación de PEARSON;  $r_p = 0,51$ ;  $p = 0,02$ ) y los lagartos ( $r_p = 0,59$ ;  $p = 0,007$ ). Para los canarios, esta relación sólo fue marginalmente significativa ( $r_p = 0,43$ ;  $p = 0,059$ ). Para la altura de los arbustos, sólo se observó una relación significativa en el caso de las currucas, incrementándose sus tasas de visitas a medida que aumenta el tamaño de los balos ( $r_p = 0,57$ ;  $p = 0,009$ ). Una tendencia positiva se detecta en el caso de los canarios, pero sin llegar a ser significativa ( $r_p = 0,34$ ;  $p = 0,14$ ). Y por último, una tendencia contraria a lo observado en currucas y canarios (aunque no significativa) se detecta con los lagartos, incrementándose su tasas de visitas a medida que disminuye la altura de éstos ( $r_p = -0,25$ ;  $p = 0,28$ ). Todas las variables fueron previamente transformadas logarítmicamente.

Figura II.4.- Relación existente entre el tamaño de la cosecha y la altura de los balos respecto al número medio de lagartos (*G. galloti*) por censo, y el de curruacas (*Sylvia* spp.) y canarios (*S. canarius*) que visitan cada balo en una hora. Sólo se incluyen los datos de 1995.



**Sección II.2**  
**Análisis comparativo del papel de aves y lagartos**  
**en las diferentes fases del reclutamiento del**  
**Balo**

## MÉTODOS

### *Cuantificación del consumo de frutos*

Durante los veranos de 1993 y 1994 se llevaron a cabo experiencias de campo con el fin de estimar, tanto el número de frutos como el porcentaje de la cosecha inicial, que eran consumidos por las aves o los lagartos en un determinado arbusto. Para ello se seleccionaron 24 balos en 1993 y 28 en 1994 que eran asignados, de forma aleatoria, a cada uno de los cuatro tratamientos experimentales siguientes: 1) "exclusión de aves", 2) "exclusión de lagartos", 3) "Control" abierto a la visita de aves y lagartos y 4) "exclusión total". Se incluyeron entre 6 y 7 arbustos por tratamiento y año.

Para los datos de 1994 se pudo analizar el efecto "localidad" en las tasas de remoción al dividir el área de estudio en dos zonas ("Bco. arriba" y "Bco. abajo"). En la primera se encontraban 3 plantas por tratamiento, mientras que en la parte baja del barranco fueron distribuidos 4 arbustos por cada tratamiento. Estas dos zonas difieren en la densidad de balos por unidad de superficie, teniendo el "Bco. abajo" una densidad comparativamente mayor de balos ( $14,7 \pm 2,4$  plantas/0,2 ha;  $n= 7$ ) que el "Bco. arriba" ( $10 \pm 4,5$  plantas/0,2 ha;  $n= 6$ ). No obstante, sólo fueron detectadas diferencias marginalmente significativas entre localidades (MANN-WITHNEY;  $W= 28,5$ ;  $p= 0,051$ ).

En el tratamiento de exclusión de las aves, los balos fueron cubiertos completamente por una malla plástica de color verde (de 2 mm de luz) hasta aproximadamente 5 cm del suelo. Este pequeño hueco dejado en la base de cada arbusto era suficiente para que los lagartos pudieran acceder libremente a los balos a consumir sus frutos, sin que las aves pudieran utilizarlos como recurso alimentario. Las mallas fueron sujetadas con cuerdas y rocas para evitar que el viento pudiera desprenderlas. En algunos casos se llegó a utilizar un palo o una caña como eje central para ayudar a sujetar la malla plástica.

La malla plástica utilizada no afectó negativamente a la parte vegetativa de las plantas, y aunque este procedimiento evita que los lagartos puedan detectar visualmente tanto el tamaño de las cosechas como las características de los frutos (C1-F) (rasgos claves en modular las tasas de visitas; véase la Tabla II.8 en la Sección II.1), en numerosas ocasiones se detectaron lagartos subidos a estos arbustos de "exclusión de aves" consumiendo sus frutos. No obstante, hay que mencionar que aunque este método disminuye considerablemente las

visitas de las aves (posiblemente hasta un valor cercano al "0" en todas las plantas), su uso conlleva una reducción potencial en la tasas de visitas de los lagartos al no detectar los caracteres anteriormente señalados. Según esto, la exclusión de aves se realiza con un sacrificio inevitable en la tasa de visitas de los lagartos, que hay que tener en cuenta a la hora de interpretar los resultados obtenidos.

En aquellos balos asignados al tratamiento de exclusión de los lagartos, cada uno de éstos eran rodeados por un plástico transparente de aproximadamente 40 cm de altura desde el suelo que impedía el acceso a las plantas. El plástico era enterrado unos centímetros en el suelo y fijado con rocas, cañas y cuerdas para que permaneciese vertical durante todo el tiempo que duró la experiencia. Antes de la colocación se revisó el interior de perímetro para evitar que algún lagarto quedara dentro del área excluida a éstos. Además, se tuvo especial cuidado en que los lagartos no pudieran acceder a estas plantas experimentales trepando, ya sea por rocas o arbustos cercanos. Para ello, se alejaron todas las ramas cercanas y se colocaron plásticos en aquellas zonas que pudieran significar entradas potenciales para los lagartos.

Este método de exclusión de lagartos es empleado (con éxito) por numerosos agricultores en las islas para evitar que puedan acceder a sus cultivos. En contra, las aves si utilizaban de forma periódica estos balos para consumir frutos, no siendo los plásticos un impedimento para que esto ocurriera. A diferencia de lo observado en el otro tipo de exclusiones, las aves sí pueden detectar los caracteres que modulan sus tasas de visitas (principalmente el tamaño de la cosecha, caracteres de los frutos y peculiaridades del hábitat; Tabla II.8).

En los balos utilizados como "exclusión total" se evitó el consumo de frutos de los dos grupos de vertebrados (aves y lagartos). Para ello, estos arbustos fueron rodeados completamente por la malla plástica y sujeta en el suelo con piedras para evitar la entrada de lagartos. Estos balos fueron tenidos en cuenta para estimar el grado de error que se podía cometer al calcular tanto el número como el porcentaje de frutos consumidos en los otros ejemplares experimentales. A los balos utilizados como "Control" podían acceder tanto los lagartos como las aves a consumir sus frutos.

Como ya ha sido puesto de manifiesto en la Sección anterior, las tasas de visitas de aves y lagartos varían en función de diversas características en las plantas (Tabla II.8). Por ello, la selección de las plantas experimentales se hizo de tal manera que fuesen lo más

homogéneas posible en cuanto a su tamaño, seleccionándose para ello arbustos de porte mediano ( $\approx 1,5$  m de altura) para cada tratamiento y año. En 1993, la altura media ( $\pm 1$  d.t.) de las plantas "Control" fue de  $1,4 \pm 0,4$  m frente a  $1,7 \pm 0,7$  para las plantas "exclusión de lagartos" y  $1,6 \pm 0,3$  para las "exclusión de aves". En 1994, la altura osciló entre  $1,5 \pm 0,3$  para las plantas usadas como "exclusión de lagartos" hasta  $1,9 \pm 0,6$  para aquéllas utilizadas como "Control". No obstante, aún seleccionándose plantas más o menos homogéneas en su tamaño, el tamaño de la cosecha (factor de suma importancia en modular la tasa de visitas de aves y lagartos) mostró una enorme variación entre los tratamientos. Esta variable osciló desde  $21.953 \pm 16.205$  frutos (valor medio en las plantas "Control") hasta  $50.200 \pm 36.638$  ("exclusión de aves") en 1993 y desde  $19.608 \pm 11.284$  ("exclusión de aves") hasta  $53.329 \pm 32.731$  ("Control") en 1994. Para corregir dicho efecto, se procedió a utilizar un análisis de covarianza (ANCOVA; véase Análisis de datos para detalles).

En las experiencias de 1993, las exclusiones se iniciaron a finales de julio y se extendieron hasta mediados de septiembre. Esto hace que cada planta fue expuesta a los experimentos durante un total de 49 días. En cambio para 1994, los días transcurridos fueron 60, desde mediados de julio hasta finales de septiembre. La fecha de inicio y fin de la experiencia para cada planta fue seleccionada según que éstas fueran seguidas durante un mismo período de tiempo para cada año y en función de la fenología de fructificación de los balos (véase Figura I.2 en la primera parte de la memoria).

Durante el tiempo que duraron los experimentos de campo, se realizó un seguimiento casi diario de los métodos de exclusión empleados, revisando y solventando cualquier inconveniente detectado, confirmándose además, la idoneidad del método empleado en cada experimento. Únicamente durante 1993 se detectaron dos currucas (*S. melanocephala*) consumiendo frutos en un balo de "exclusión de aves" y varios lagartos en algunos balos de "exclusión de lagartos". Estos arbustos no fueron incluidos en los análisis. No obstante, aún siendo hechos puntuales, los experimentos de exclusión no suponen, a ciencia cierta, un porcentaje de exclusión del 100% para cada tratamiento, aunque sí una reducción considerable de las tasas de visitas del frugívoro que se pretendía evitar en cada tratamiento.

Para conocer la importancia cuantitativa de las aves y lagartos en la dispersión de semillas, se calcularon dos tipos de índices utilizados en estudios de frugívoros y plantas (HERRERA 1988b, JORDANO 1989, WILLSON & WHELAN 1993, HERRERA *et al.* 1994, JORDANO 1994 y 1995, ALCÁNTARA *et al.* 1997):

- Eficiencia en el consumo de frutos: Porcentaje del tamaño inicial de la cosecha de frutos que es consumido por cada grupo frugívoro en cada planta. Este índice estima el beneficio de la dispersión en relación al esfuerzo reproductivo de la planta.
- Número de frutos consumidos: El número absoluto de frutos consumidos en cada planta por cada frugívoro. Este índice refleja, de forma más acertada la componente de fecundidad de la eficacia biológica (*fitness*) (LANDE & ARNOLD 1983, MURRAY 1987).

Para cada arbusto se marcaron individualmente y por término medio  $27 \pm 6,9$  y  $44,1 \pm 8,9$  ( $\bar{x} \pm$  d.t.) ramilletes en 1993 y 1994, respectivamente. Estos ramilletes fueron distribuidos de forma regular por toda la planta tanto en las zonas bajas, medias y altas del arbusto. Para cada uno de ellos se contabilizó, utilizando contadores manuales, el número de frutos maduros y verdes (al inicio de la experiencia) y de frutos maduros y pasados o secos (al final de la misma). Los frutos secos o pasados presentes en estos ramilletes en la fecha inicial de la experiencia fueron eliminados para facilitar los cálculos que más adelante se detallan. El número medio ( $\pm 1$  d.t.) de frutos por ramillete fue de  $41,9 \pm 13,8$  en las plantas de 1993 y de  $35,8 \pm 11,3$  para los arbustos seguidos durante 1994.

Durante 1993 se etiquetaron un total de 27.480 frutos, lo que supone por término medio, 1.112 frutos/planta (d.t.= 521) correspondiendo esta cifra al 6,1% de la cosecha individual (d.t.= 4,45). En 1994, el número de frutos marcados fue de 48.847 frutos, 1.628 frutos/planta (d.t.= 541), correspondiendo a un porcentaje medio del 10,02% de las cosechas individuales (d.t.= 6,5). Sólo datos de ramilletes etiquetados con datos iniciales y finales son incluidos en los análisis.

Bajo la cobertura de cada uno de los arbustos se situaron entre 2 y 4 bandejas de aluminio (18 x 13 cm) ( $3 \pm 1$  en 1993 y  $3,7 \pm 0,5$  para 1994). El número de éstas estaba en función de la proyección horizontal de la copa de cada uno de los balos y su función era la de recoger los frutos que caían al suelo, ya fueran maduros, verdes o pasados. Cada una de estas bandejas tenía una malla plástica, que evitaba que estos frutos fueran consumidos

posteriormente en el interior de las bandejas. El número total de bandejas colocadas en 1993 fue de 72, mientras que en 1994 ascendió hasta 107.

Estas bandejas cubrían por término medio, el  $3,7 \pm 2,5$  % de la superficie de los balos en 1993 y hasta el  $4,5 \pm 3,5$  % de los balos seguidos en 1994. Los frutos depositados en estas bandejas fueron contabilizados en nueve ocasiones (a intervalos de 5-7 días) a lo largo del tiempo que duró la experiencia, utilizándose en los análisis el total acumulado en cada bandeja durante este período (49 días para las experiencias de 1993 y 60 para 1994).

Para poder extrapolar los resultados a la cosecha total de la planta, el tamaño de éstas se estimó utilizando la misma técnica empleada en el estudio de las tasas de visitas de aves y lagartos y ya expuesta en la Sección II.1.

Los niveles de remoción de frutos fueron calculados teniendo en cuenta que las bandejas de aluminio recogen los siguientes tipos de frutos:

1. Frutos maduros, pasados y verdes, no usados por vertebrados frugívoros, que caen al suelo por acción, p.ej., del viento.
2. Frutos consumidos por aves depredadoras de semillas o consumidoras de pulpa (*Serinus canarius* y *Parus caeruleus*, respectivamente) que los dejan caer al suelo una vez han cogido sus semillas o fragmentos de pulpa (véase la Sección II.1).
3. Frutos que se han caído del pico tanto de las aves frugívoras dispersoras de semillas (*Sylvia* spp.), depredadoras de semillas (*S. canarius*), depredadoras de pulpa (*P. caeruleus*) o de la boca de los lagartos (*G. galloti*) durante sus pautas de alimentación.
4. Semillas dispersadas y regurgitadas.

Conociendo el tamaño de la cosecha de la planta se puede conocer qué porcentaje de ésta es recogido en las bandejas y extrapolar a la cosecha parcial que fue etiquetada en el inicio de la experiencia:

$$\text{FBE} = \text{CEI} \times (\text{FB1} + \text{FB2} + \text{FB3}) / \text{Cosecha individual inicial}$$

Siendo FBE: los frutos recogidos en las bandejas de los ramilletes etiquetados.

CEI: la cosecha parcial de la planta y etiquetada al inicio de la experiencia. FB1,

FB2 y FB3: el sumatorio de los frutos recogidos en las bandejas de las

categorías 1, 2 y 3 durante las 9 inspecciones realizadas.

Por ello, la eficiencia en el consumo de frutos (%) ( $EFC_e$ ) sería el siguiente:

$$EFC_e = (CEI - FBE - CEF) \times 100/CEI$$

siendo CEI = el tamaño la cosecha parcial de la planta y etiquetada al inicio de la experiencia.

FBE = frutos recogidos en las bandejas que corresponde a los ramilletes etiquetados.

CEF = número de frutos remanentes en los ramilletes etiquetados al final de la experiencia.

Si se considera en valores absolutos, se obtendrá el número de frutos consumidos por cada grupo frugívoro del total de frutos etiquetados en cada planta.

Para cada tipo de exclusión, los valores de consumo corresponderán únicamente a lo consumido por lagartos (en las plantas experimentales de "exclusión de aves") y dentro de las plantas excluidas a los lagartos, los datos reflejarán sólo los consumos realizados por las dos currucas presentes en nuestra área de estudio (*Sylvia melanocephala* y, en menor medida, *S. conspicillata*), ya que como ha sido señalado anteriormente, el consumo por los canarios (*S. canarius*) y herrerillos (*P. caeruleus*) es contabilizado en las bandejas de aluminio, junto con lo que se cae del arbusto.

Otros vertebrados que podrían estar incidiendo sobre los niveles de consumo de frutos en las plantas experimentales son las cabras y los conejos. No obstante, los primeros fueron poco frecuentes en el área de estudio y cuando lo hacían en ningún momento se les vió consumiendo follaje o frutos de los balos. Con respecto a los conejos, aunque ha sido señalado su papel en el consumo de estos frutos (NOGALES *et al.* 1995) en la misma área de estudio, las barreras presentes en las plantas "exclusión de lagartos y de aves", impedían indirectamente el acceso a estas plantas. En todo caso, sólo pudieron consumir frutos en las plantas usadas como "Control". Sin embargo, en los resultados obtenidos queda excluido su efecto, ya que únicamente fueron considerados aquellos ramilletes con datos iniciales y finales, eliminándose aquellos ramilletes que presentasen huellas de haber sido consumidos, total o parcialmente, por los conejos.

### *Tratamiento digestivo*

Se realizó un experimento de germinación desde mediados de agosto de 1993 para conocer el efecto del tratamiento digestivo de las currucas y lagartos sobre la capacidad de germinación de las semillas del Balo. Para ello se colectó un total de 108 semillas de cada tratamiento (aves, lagartos y "Control") en el área de estudio y se sembraron de forma independiente en 6 bandejas plásticas de germinación (2 por tratamiento). Estas bandejas contenían un sustrato compuesto por una mezcla de tierra de monte, turba y piroclastos volcánicos, cuyas proporciones fueron 2:1:1. Las bandejas se revisaron diariamente y se regaron cada 2-3 días, anotándose la fecha de aparición de las plántulas para contabilizar los días transcurridos desde su plantación y de esta manera conocer, tanto la tasa de germinación como el porcentaje de germinación al final de la experiencia en cada tratamiento.

Las semillas "Control" fueron seleccionadas a partir de frutos escogidos de forma aleatoria de varios arbustos (1-2 semillas por fruto y no más de 5 frutos por arbusto). Las semillas que habían pasado por el tracto digestivo de los lagartos fueron colectadas de excrementos frescos en diferentes zonas del barranco para evitar que éstas procediesen de los mismos individuos. En ningún caso se escogieron más de 5 semillas por excreta. Para el tratamiento "aves", las semillas fueron colectadas de excrementos de currucas bajo los propios arbustos utilizando plásticos. En ningún momento se pudo discriminar a que tipo de curruca pertenecen, aunque si se tiene en cuenta las tasas de visitas de ambas currucas (véase Resultados en la Sección II.1) y sus abundancias relativas (véase Resultados de censos en esta Sección), un porcentaje mayoritario de las mismas puede ser atribuido a la Curruca Cabecinegra (*Sylvia melanocephala*).

Esta experiencia de germinación fue seguida durante un período de dos meses y medio (75 días), el cual se mostró más que suficiente para recoger toda la variabilidad asociada a cada tratamiento, ya que ninguna de las 324 semillas sembradas germinó después de 42 días desde el inicio de la experiencia (véase Resultados).

### *Abundancias relativas de aves y lagartos*

Para conocer la abundancia relativa de cada grupo dispersor de semillas (currucas y

lagartos) en el área de estudio, se realizaron diversos censos en los dos años de seguimiento de las experiencias. Dada las diferentes peculiaridades biológicas de ambos grupos, se aplican diferentes métodos a cada grupo.

En el caso de las aves, los censos fueron realizados en 2 ocasiones durante 1993 (6 de agosto y 7 de septiembre) y 3 en 1994 (29 de agosto, 14 y 21 de septiembre), utilizando el método del taxiado con una banda de 25 m a ambos lados del observador (0,5 ha) (TELLERÍA 1986). En esta área se anotó el número de aves vistas y oídas dentro de la banda a lo largo de los recorridos realizados durante las dos primeras horas desde la salida del sol y en condiciones climatológicas adecuadas (días despejados y sin viento). Para 1993, el número de unidades de muestreo fue de 6 en cada fecha, mientras que durante el verano de 1994 este número se incrementó hasta 8. La distribución de estos transectos, dentro del área cubierta por las plantas usadas en las exclusiones experimentales, limitan el tamaño muestral dada la necesidad de que los transectos sean independientes. Para las comparaciones entre años o entre localidades (sólo para 1994) se utilizó el valor medio obtenido de las diferentes fechas.

En el caso de los lagartos, éstos fueron contabilizados utilizando transectos lineales de 100 m de longitud con una banda de 5 m a ambos lados del observador (0,1 ha) (DÍAZ & CARRASCAL 1990). Estos transectos se recorrieron (aproximadamente a las 12h) de forma sigilosa y anotando el número de lagartos vistos dentro de la banda de muestreo, independiente de que fuesen adultos o juveniles de diferente sexo, ya que todos consumen los frutos de los balos (véase Resultados de la tasa de visitas en la Sección II.1 y los datos de contenido estomacal en la primera parte de esta memoria). El número de transectos realizados en 1993 fue de 7, mientras que en 1994 su número ascendió a 18. Además, y teniendo en cuenta que la actividad de los lagartos está directamente relacionada con la temperatura ambiental (véase p.ej. DÍAZ 1994 para el caso concreto de *G. galloti*), los 18 transectos realizado en 1994 fueron repetidos el mismo día a diferentes temperaturas con el fin de estimar el intervalo de temperaturas que mayor número de lagartos registra. El rango de temperatura analizado (a intervalos de 2°C) abarca desde los 20 °C (obtenido aproximadamente a las 11h de la mañana) hasta los 28°C (alcanzado aproximadamente a las 14h de la tarde). Esta serie de transectos se repitió en dos días consecutivos con condiciones meteorológicas similares, utilizando en los análisis el valor medio por transecto y rango de temperaturas de los dos días.

#### *Uso del espacio*

En 1994 y con ánimo de analizar el patrón de distribución espacial mostrado por los dos grupos de dispersores de semillas, se realizaron una serie de transectos en los cuales se anotó el tipo de microhábitat utilizado por cada uno de ellos. La sectorización de los microhábitats se realizó a partir de observaciones preliminares con el fin de recoger la mayor variabilidad posible, tanto de aquellos microhábitats más frecuentemente utilizados por los lagartos (sustratos rocosos) como por las currucas (sustratos arbustivos). Para ello, los sustratos rocosos fueron divididos según el tamaño de las rocas presentes, mientras que el sustrato arbustivo se realizó en función de la especie vegetal. Los tipos de microhábitats seleccionados fueron:

- Suelo terroso (con rocas de diámetro máximo inferiores a 4 cm)
- Sustrato rocoso Tipo I (cubierto con rocas de longitud máxima inferior a 20 cm)
- Sustrato rocoso Tipo II (con la presencia de rocas de hasta 50 cm de longitud máxima)
- Sustrato rocoso Tipo III (con rocas de más de 50 cm de longitud máxima)
- *Plocama pendula*
- *Rubia fruticosa*
- *Opuntia dillenii*
- *Euphorbia canariensis*
- *Euphorbia obtusifolia*
- Otras: *Lavandula buchii*, *Withania aristata*, *Convolvulus floridus*, *Nicotiana glauca*, etc.

En el caso de los lagartos, se realizó una serie de transectos en el área de estudio, anotando el tipo de microhábitat en el cual era detectado cada ejemplar. Estos transectos fueron llevados a cabo durante el período horario con mayor actividad de lagartos (12h-14h) y para cada contacto sólo fue tenido en cuenta un registro en los análisis. Únicamente fueron tenidas en cuenta observaciones de lagartos sin aparente cambio de su actividad por la presencia del observador. Aunque las 408 observaciones detectadas fueron realizadas en 2 fechas diferentes, el recorrido seguido fue distinto. Por ello, estos datos deben ser considerados independientes de cara a los análisis estadísticos.

En el caso de las currucas (*Sylvia* spp.) se siguió un protocolo diferente. Por cada

ejemplar detectado en los transectos, se anotó la especie vegetal utilizada a intervalos de 30 segundos y no más de 3 registros por individuo. Este método permite tratar los datos de forma independiente (CARRASCAL 1984). Aunque en un principio se distinguió entre las dos especies de currucas, en los análisis se combinaron las observaciones de ambas. No obstante, el 90,13% de las observaciones correspondieron a la Curruca Cabecinegra (*Sylvia melanocephala*).

### *Distribución de las semillas tras la dispersión*

El patrón espacial y temporal en la distribución de las semillas dispersadas por lagartos y currucas fue analizado teniendo en cuenta los tipos de microhábitats más frecuentemente usados por estos frugívoros en los dos años de estudio. Para ello, se usaron un total de 350 bandejas de aluminio (con una superficie de 234 cm<sup>2</sup>) durante el verano de 1993 y de 450 en 1994, con el fin de recoger las semillas de *P. pendula* y excrementos de las currucas. Éstas fueron repartidas homogéneamente en los siguientes microhábitats: suelo terroso, sustrato rocoso, bajo *P. pendula*, bajo *R. fruticosa*, bajo *O. dillenii*, bajo *E. canariensis* y bajo *E. obtusifolia*. En 1994, el sustrato rocoso fue dividido en diferentes categorías en función del tamaño de las rocas: Tipo I, Tipo II y Tipo III (véase apartado anterior). Para cada tipo de microhábitat, se colocaron 50 bandejas (2 en cada estación), para medir de forma comparativa la lluvia de semillas entre microhábitats.

En el caso de los lagartos, la unidad de muestreo fue una superficie equivalente a las bandejas situada en las cercanías de las bandejas de aluminio ( $\approx$  a 20 cm de distancia) en la cual se recogían los excrementos de éstos. Por ello, tanto la superficie analizada como el tamaño muestral es equivalente al usado para las currucas, permitiendo un análisis comparativo entre ambos grupos de frugívoros. El número de semillas aparecidas en excrementos de currucas recogidos en las bandejas era contabilizado simultáneamente a la revisión de las bandejas, mientras que los excrementos de lagartos fueron guardados y etiquetados para su posterior revisión en el laboratorio.

La distribución de las estaciones de muestreo se realizó mediante el uso de transectos que recorrían diferentes zonas del área de estudio, colocando un par de bandejas o de áreas similares (para el caso de los lagartos) cada 10 m (en el caso de los sustratos terrosos, rocosos y bajo *Rubia fruticosa*) y, debido a su distribución heterogénea dentro del área de estudio, bajo 25 ejemplares de *P. pendula*, *O. dillenii*, *E. canariensis* y *E. obtusifolia*, seleccionados

de forma aleatoria.

En 1993 las bandejas estuvieron operativas desde el 12 de agosto hasta el 15 de septiembre (34 días), siendo revisados en 5 ocasiones (21 y 25 de agosto, 2, 8 y 15 de septiembre). En 1994, el período de muestreo abarcó desde el 8 de agosto hasta el 22 de octubre (75 días), contabilizándose las semillas en las bandejas o áreas en 6 fechas (18 y 29 de agosto, 8 y 27 de septiembre y 8 y 22 de octubre). En los análisis se utilizó el número total de semillas recogidos en todas las fechas. En 1994, las estaciones de muestreo fueron repartidas de forma homogénea entre las dos localidades: "Bco. arriba" y "Bco. abajo", permitiendo analizar comparativamente esta fuente de variación (25 bandejas o superficies por tipo de dispersor de semillas, localidad y tipo de microhábitat).

Aunque las currucas consumen los frutos enteros y expulsan las semillas junto con sus excrementos, en numerosas ocasiones las semillas se encontraban individualizadas al encontrarse los excrementos disgregados dentro de las bandejas. Por ello, fue necesario contabilizar el número de semillas sueltas dentro de las bandejas. Sin embargo, este procedimiento genera que en aquellas bandejas situadas bajo *P. pendula*, además se estén considerando semillas procedentes del manejo de frutos efectuados por las aves depredadoras de semillas (*S. canarius*) y, en menor medida, de consumidores de pulpa (*P. caeruleus*). Según esto, los valores obtenidos bajo *P. pendula* deben ser tomados con cautela, ya que no correspondieron únicamente a la acción de las currucas.

Al final de 1993 (16 y 17 de septiembre) se realizó un ensayo para comparar el número de semillas que llegaban a los microhábitats suelo, y rocas Tipo I, II y III. Para ello, en 20 estaciones de muestreo seleccionadas de forma aleatoria a lo largo del barranco, se recogieron todos los excrementos de lagartos en una superficie de 1 m<sup>2</sup>. Aunque estos valores no pueden ser comparados con lo obtenido en las bandejas (o áreas), sí son útiles para confirmar la constancia temporal en el patrón de deposición de semillas en estos 4 microhábitats rocosos entre años.

#### *Germinación y establecimiento de plántulas en diferentes microhábitats*

En aquellos microhábitats donde la deposición de semillas (ya sea por aves o lagartos) fue mayoritaria, se realizó un experimento de germinación a partir de mediados de septiembre de 1993. Para ello, se sembraron 750 semillas repartidas en 5 réplicas en cada uno de los

microhábitats siguientes: bajo *P. pendula*, en suelo terroso y en los sustratos rocosos Tipo I, II y III. En cada una de las réplicas se sembraron 30 semillas (colectadas en plantas) utilizando una rejilla metálica de 10 x 10 cm que era fijada al suelo. Cada semilla quedaba individualizada y separada  $\approx$  1 cm de la más próxima (1 semilla por celdilla ubicada en la zona central de la rejilla metálica). Antes de proceder al sembrado, se aseguraba que no existiesen semillas o excrementos en las cercanías de la rejilla.

Para evitar efectos microclimáticos sobre el patrón de germinación que pudieran inducir sesgos en la interpretación de los resultados, todas las rejillas fueron ubicadas en un determinado sector de la localidad "Bco. abajo". En esta zona quedaban representados todos los microhábitats utilizados, quedando las rejillas de un determinado tratamiento separadas no más de 10 m, siendo 20 m la distancia máxima de separación entre tratamientos (entre las rejillas situadas bajo *P. pendula* y aquéllas ubicadas en el sustrato rocoso Tipo IV). Además, en el caso de los sustratos rocosos Tipos III y IV, todas las rejillas fueron ubicadas en la misma orientación de la piedra (lado Norte), para evitar la variabilidad sujeta al efecto de la humedad edáfica a ambos lados de la roca.

Las semillas fueron sembradas el 14 de septiembre de 1993 haciéndose un seguimiento periódico (cada 4-7 días en el primer mes y aproximadamente cada 11 días en los siguientes) hasta el 13 de abril de 1994, para conocer tanto la tasa de geminación como la probabilidad de supervivencia de las plántulas en los diferentes microhábitats. Las fechas de estos seguimientos fueron el 16, 17 de septiembre, 9, 10 y 22 de octubre, 5, 20 y 16 de noviembre; 2 y 21 de diciembre; 3, 15 y 29 de enero; 17 y 26 de febrero; y más separado en el tiempo, el 12 de marzo y ya por último el 13 de abril de 1994. El número total de días transcurridos fue de 227, y aunque un porcentaje mayoritario de las germinaciones ocurrieron con fecha anterior a los 70 días (véase Resultados), el seguimiento posterior posibilita calcular los días de supervivencia de las plántulas entre microhábitats.

En 1995 se intentó repetir el experimento de germinación, añadiendo el efecto de la orientación de la rejillas en las rocas así como el efecto del número de semillas (simulando excrementos de lagartos y aves), pero éstas quedaron destruidas por la acción de las lluvias torrenciales ocurridas al poco tiempo del inicio de la experiencia (119,2 mm/m<sup>2</sup> en los días 12, 13 y 14 de diciembre). No obstante, este evento morfogenético torrencial fue útil para conocer la probabilidad de supervivencia de las plantas adultas en los diferentes microhábitats (véase apartado siguiente).

*Patrón en la distribución de plantas adultas en el hábitat*

El estudio del patrón de distribución de las plantas adultas en el hábitat aporta información de cuánto es ésta reflejo de los eventos ocurridos en las diferentes fases de la dispersión llevada a cabo por los dispersores de semillas, así como de la probabilidad de supervivencia de las plantas en cada microhábitat (REID 1989, SCHUPP 1993, LOISELLE & BLAKE 1999). La presencia de una mayor proporción de plantas adultas en un determinado microhábitat indicaría una mayor facilidad para su establecimiento, ya sea por una menor presión de herbivoría, menor grado de desecación o mejor protección frente a eventos abióticos como pueden ser las crecidas propias de estos medios bajo un régimen torrencial en las precipitaciones. Estos acontecimientos son característicos de estos hábitats insulares y, aunque en la actualidad ocurren de forma más o menos impredecible, son los causantes de la génesis de los barrancos a la vez que importantes moduladores del paisaje natural de éstos (p.ej. AROZENA 1991, CRIADO 1991 y 1993).

Para analizar este aspecto, se marcaron una serie de transectos por el cauce del barranco en los que se anotaba el tipo de microhábitat en el cual se encontraban todas las plantas adultas (> 70 cm de altura) incluidas en una banda de muestreo de 10 m a ambos lados del observador. Las categorías incluidas son las mismas indicadas en los apartados de uso del espacio, deposición de semillas y germinación, con la adición de la categoría "Borde". En esta se incluían a todas aquellas plantas, que aún entrando en la banda de muestreo, se encontraban en las paredes del barranco y lejos del área de influencia de la escorrentía. También fue tenido en cuenta el tipo de microhábitat de las plantas adultas que habían desaparecido por efecto de la escorrentía superficial. La información obtenida sobre la localización espacial de las plantas desde 1992 posibilita reconocer en qué tipo de puntos ha desaparecido alguna de ellas por este efecto (ocurrido en diciembre de 1995).

En los microhábitats de Roca "Tipo II y III", además se anotó si la planta estaba en el lado de la roca que mejor protección le aportaba, teniendo en cuenta el sentido de la escorrentía superficial (la cara Norte en nuestro caso). Al igual que en el resto de los apartados, los datos fueron segregados en función de la localidad ("Bco. arriba" y "Bco. abajo"). Para las plantas situadas en los microhábitats Suelo y Rocas "Tipo I", además se midió la distancia al punto más cercano que le podía servir de protección frente a la escorrentía, ya sean rocas de

gran tamaño o cardones (*Euphorbia canariensis*).

Para conocer la frecuencia de estos eventos climatológicos en el área de estudio, se utilizaron los datos de precipitación diarios obtenido en diciembre de 1995. El factor que ocasionó la escorrentía superficial ocurrida en esta fecha fue la precipitación de 119,2 mm/m<sup>2</sup> en tan sólo tres días, de los cuales en uno de ellos se concentró el 48% (70 mm/m<sup>2</sup>) del total mensual (146,7 mm/m<sup>2</sup>). Con esta información inicial se rastreó la base de datos disponibles de las estaciones meteorológicas de las estaciones de Buenavista-Punta de Teno (período 1986-1993; situada a  $\approx$  2 km de distancia en línea recta del área de estudio), Buenavista (1986-1996;  $\approx$  6 km) y Los Silos (1975-1998;  $\approx$  9 km) y se anotó el número de veces que la precipitación diaria fue igual o superior a lo ocurrido en diciembre de 1995. El uso de la información de las estaciones de Buenavista y Los Silos se hizo necesaria por la falta de registros en la estación más cercana a nuestra área de estudio (Buenavista-Punta de Teno) a partir de julio de 1993 y en el período comprendido entre 1957 y 1985. No obstante, aunque los niveles de precipitación en la isla está condicionados por la orografía y altitud de la zona (MARZOL-JAÉN 1988), el uso de estaciones meteorológicas relativamente alejadas de nuestra área de estudio se justifica por el hecho de que estaban situadas en un rango altitudinal similar (75-125 m s.n.m.) y que el carácter tormentoso de estos eventos climatológicos presentan un espectro de actuación geográfico relativamente amplio. Además, los valores altos de correlación obtenidos al comparar las precipitaciones mensuales (transformadas logarítmicamente) entre las estaciones Buenavista-Punta de Teno y Los Silos (correlación de PEARSON;  $r_p= 0,87$ ;  $p \ll 0,001$ ;  $n= 101$  meses), Buenavista-Punta de Teno y Buenavista ( $r_p= 0,77$ ;  $p \ll 0,001$ ;  $n= 55$ ) y Buenavista con Los Silos ( $r_p= 0,77$ ;  $p \ll 0,001$ ;  $n= 55$ ), justifica el uso de estos datos. Las estaciones meteorológicas utilizadas corresponden a la red del Instituto Nacional de Meteorología de las Canarias Occidentales (Centro Meteorológico de St<sup>a</sup> Cruz de Tenerife).

## ANÁLISIS DE DATOS

En la comparación de las tasas de consumo de frutos en los balos experimentales se realizaron análisis de la covarianza controlando estadísticamente el efecto del tamaño de las cosechas de cada planta experimental (incluida como covariante en el ANCOVA). Como ya se ha señalado anteriormente, esta variable condiciona en gran medida las tasas de visitas de los frugívoros dispersores de semillas, por lo que debe ser controlada para evitar sesgos en los resultados de los análisis (véase Resultados Sección II.1).

El efecto del año de seguimiento y el tipo de experimento fue analizado simultáneamente utilizando un diseño factorial mixto del ANCOVA (procedimiento GLM), siendo el tipo de experimento el efecto fijo, mientras que el año fue incluido en el modelo como efecto aleatorio. El tipo III de la suma de cuadrados fue utilizado dada la naturaleza "no equilibrada" de los datos (SHAW & MITCHELL-OLDS 1993). Teniendo en cuenta que para cada año el seguimiento de los experimentos se desarrolló sobre un número diferentes de días (49 y 60), se utilizó el valor de los índices de consumo calculados diariamente para cada planta como variable dependiente en los modelos del ANCOVA. De igual manera, para comprobar el efecto de la localidad sobre estos índices de consumo (en los 60 días), un diseño factorial mixto del ANCOVA fue realizado igualmente para los datos de 1994, siendo en este caso la localidad el efecto aleatorio en el modelo. El Tipo III de la suma de cuadrados fue tenido en cuenta, ya que el número de plantas de cada tratamiento no estaba homogéneamente distribuida en las dos localidades: "Bco. arriba" (3 plantas por tratamiento) y "Bco. abajo" (4 por tratamiento). Los índices utilizados para medir el consumo de frutos fueron transformados angularmente (eficiencia en el consumo) y logarítmicamente (número de frutos consumidos) para cumplir los requisitos de normalidad y homocedasticidad.

El patrón espacial y temporal en la deposición de semillas entre currucas y lagartos fue comparado simultáneamente utilizando un diseño factorial mixto del ANOVA (procedimiento GLM), siendo el tratamiento (aves o lagartos) el efecto fijo, mientras que el tipo de microhábitat y el año fueron considerados como efectos aleatorios. Este análisis factorial permite contrastar los niveles de un factor con todos los niveles de otros factores (término interacción). En la elaboración de este modelo, del conjunto de datos iniciales tomados en 1994, se seleccionaron de forma aleatoria 50 valores de los microhábitats "Tipo I, II y III" para su comparación con el microhábitat "Rocas" tomado en 1993 (n= 50). Para los datos de 1994 se pudo realizar otro

ANOVA, incluyéndose en este caso la localidad como efecto aleatorio. En ambos casos, se utilizó el número total de semillas/bandeja (transformado logarítmicamente) acumulado al final del seguimiento.

El seguimiento de las tasas de germinación en cada microhábitat fue analizado utilizando un análisis de la varianza para datos repetidos (ANOVA), siendo el "tiempo" el factor intrasujeto. El criterio de circularidad en la matriz varianza-covarianza fue evaluado utilizando el criterio de esfericidad de MAUCHLY, y como los datos violaban este requisito (transformación logarítmica;  $\chi^2 = 156,69$ ; g.l.= 44;  $p \ll 0,001$ ), se ajustaron los grados de libertad del estadístico "F" utilizando el valor de  $\epsilon$  de GREENHOUSE-GEISSER (VON ENDE 1993). Sólo aquellas fechas (variables en nuestro modelo) con datos de germinaciones fueron incluidas en estos análisis (n= 10 fechas para cada una de la 5 rejillas en los 5 tratamientos experimentales).

Todos los análisis estadísticos expuestos en esta parte de la memoria (paramétricos y no paramétricos) fueron realizados utilizando el programa informático SPSS (NORUSIS 1992), siguiendo los protocolos expuestos por SOKAL & ROHLF (1979), ZAR (1984) y SIEGEL (1990) para la realización de las pruebas más comunes (pruebas de contraste de medias, de bondad de ajustes, análisis de la varianza, etc.). El tipo de análisis y las transformaciones utilizadas (si proceden) se indican en cada caso. Al igual que en el resto de la memoria, los valores medios se expresan con su desviación típica ( $\pm 1$  d.t.), tanto en el texto como en las tablas, mientras que en las gráficas se utilizó el error estándar de la media ( $\pm 1$  e.e.), como una medida de la variabilidad de los datos.

## RESULTADOS

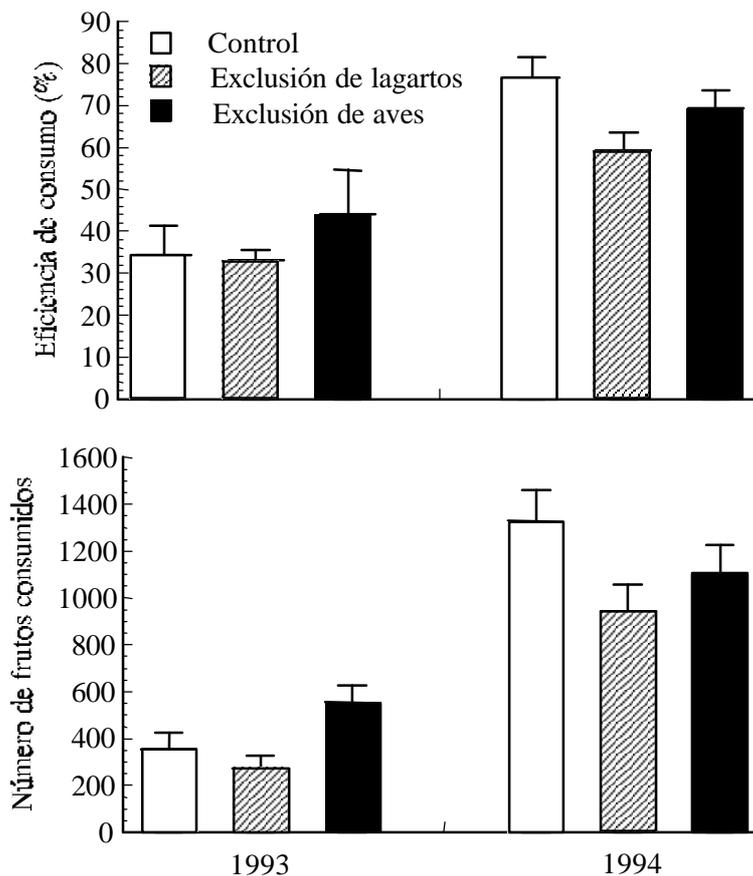
### *Niveles de remoción de frutos*

Como ya ha sido puesto de manifiesto en la Sección anterior, las principales especies de vertebrados frugívoros que consumieron frutos en las plantas experimentales de *Plocama pendula* fueron 4 aves passeriformes y un lacértido. De éstas, sólo las dos currucas (*Sylvia melanocephala* y *Sylvia conspicillata*) y el lagarto (*Gallotia galloti*) son eficientes dispersores de semillas al tragar el fruto completo y expulsar las semillas sin daño externo aparente. A partir del diseño experimental desarrollado es posible estimar, de forma comparativa, los valores del consumo de frutos que corresponden a cada grupo dispersor de semillas (aves y lagartos) independientemente. Esta consideración se ve apoyada por el seguimiento al que fueron expuestas las plantas experimentales, y por el hecho de que los restos de los frutos manejados por los herrerillos y canarios quedaran recogidos en las bandejas de las propias plantas y contabilizados conjuntamente con los frutos caídos de los balos (véase Sección II.1).

De los resultados expuestos en la Figura II.5 se observa que el consumo de frutos presentó siempre valores superiores en aquellos arbustos visitados únicamente por lagartos ("exclusión de aves"), independiente del índice empleado (eficiencia de consumo o número de frutos consumidos). No obstante, se observan algunas diferencias en cuanto a la significación estadística de cada uno, relacionadas en gran medida por la alta variabilidad interindividual en las tasas de visitas de los dispersores de semillas, bajo tamaño muestral por tratamiento (6 en 1993 y 7 en 1994) y posiblemente a una valoración más conservativa en las estimas de consumo en los experimentos "exclusión de aves" frente a las de "exclusión de lagartos".

Para 1993, las diferencias entre tratamientos fueron solamente marginalmente significativas en el caso del número de frutos consumidos (transformación logarítmica;  $F= 3,2$ ; g.l.= 2, 15;  $p= 0,056$ ; ANCOVA utilizando el tamaño de la cosecha como covariante; Figura II.5). En cambio, los valores obtenidos en la eficiencia de consumo no generaron diferencias significativas entre tratamientos (transformación angular; ANCOVA;  $F= 0,84$ ; g.l.= 2, 15;  $p= 0,49$ ). No obstante, véase la Tabla II.9 para un desarrollo comparativo y simultáneo de estos dos tratamientos experimentales en los dos años de estudio.

Figura II.5.- Niveles de remoción (eficiencia de consumo y número de frutos consumidos) de frutos ( $\bar{x} + 1$  e.e.) obtenidos en los experimentos de exclusión de *Plocama pendula* realizado en 1993 y 1994. El número de plantas para cada tratamiento fue de 6 en 1993 y de 7 en 1994. Los experimentos se llevaron a cabo durante 49 días en 1993 y 60 en 1994.



Para 1994, el patrón de diferencias muestra algunas desigualdades con respecto a lo observado en 1993, aunque se mantiene que los arbustos excluidos a las aves presentan unos valores mayores de consumo que lo observado en aquellos arbustos excluidos a los lagartos (Figura II.5). Los dos índices calculados presentaron diferencias significativas entre tratamientos (Eficiencia de consumo: transformación angular; ANCOVA;  $F= 3,81$ ; g.l.= 2, 18;  $p= 0,03$ . Número de frutos consumidos: transformación logarítmica; ANCOVA;  $F= 7,22$ ; g.l.= 2,18;  $p= 0,002$ ).

En la Tabla II.9A, se presentan los resultados obtenidos al analizar de forma simultánea el tipo de experimento (sólo arbustos de "exclusión de aves y "exclusión de lagartos") y el año de seguimiento (1993 y 1994) a la vez que se controla el tamaño de las cosechas (diseño

factorial mixto en un ANCOVA). Según estos resultados, el tipo de tratamiento experimental (independiente del año) no repercutió de forma significativa en la eficiencia de consumo ni en el número de frutos consumidos. El término de interacción "año x tratamiento" no fue significativo (eficiencia de consumo), indicando la constancia en el patrón de diferencias entre tratamientos experimentales y años. En cambio este término de interacción se mostró variable al tener en cuenta el número de frutos consumidos ( $p=0,019$ ).

Tabla II.9.- A) Resultado del ANCOVA (controlando el tamaño de la cosecha) de los dos índices utilizados para conocer los niveles de remoción de frutos (eficiencia y número de frutos consumidos) teniendo en cuenta simultáneamente el año (1993 y 1994) como efecto aleatorio y los tratamientos experimentales (exclusiones de aves y de lagartos) como efectos fijos. Las tasas de consumo utilizadas se refieren a su valor diario, ya que los experimentos fueron seguidos durante distinto número de días en ambos años (49 en 1993 y 60 en 1994). En el apartado B) se muestran los resultados del ANCOVA (controlando el tamaño de la cosecha) utilizando la localidad ("Bco. arriba" y "Bco. abajo") como efecto aleatorio y los tratamientos experimentales (exclusiones de aves y de lagartos) como efectos fijos en los índices de consumo obtenidos en 1994. La suma de cuadrados corresponde a diseños no equilibrados (Tipo III). La eficiencia de consumo está transformada angularmente y para el número de frutos consumidos se utilizó la transformación logarítmica. Loc = Localidad.

Fuente de variación	g. l.	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	p
<b>(A)</b>					
<u>Eficiencia consumo</u>					
Año	1	0,0012	0,0012	1,61	0,424
Tratamiento	1	0,00002	0,00002	0,02	0,901
Año x Tratamiento	1	0,0008	0,0008	3,81	0,065
Residuo	22	0,0046	0,0002		
<u>Nº frutos consumidos</u>					
Año	1	0,959	0,959	4,87	0,270
Tratamiento	1	0,091	0,091	0,45	0,625
Año x Tratamiento	1	0,198	0,198	6,47	0,019
Residuo	22	0,567	0,037		
<b>(B)</b>					
<u>Eficiencia consumo</u>					
Localidad	1	0,003	0,003	2,30	0,196
Tratamiento	1	0,041	0,041	4,53	0,283
Loc x Tratamiento	1	0,009	0,009	0,55	0,479
Residuo	9	0,155	0,017		

<u>N° frutos consumidos</u>					
Localidad	1	0,011	0,011	2,41	0,158
Tratamiento	1	0,008	0,008	4,64	0,285
Loc x Tratamiento	1	0,002	0,002	0,23	0,640
Residuo	9	0,073	0,008		

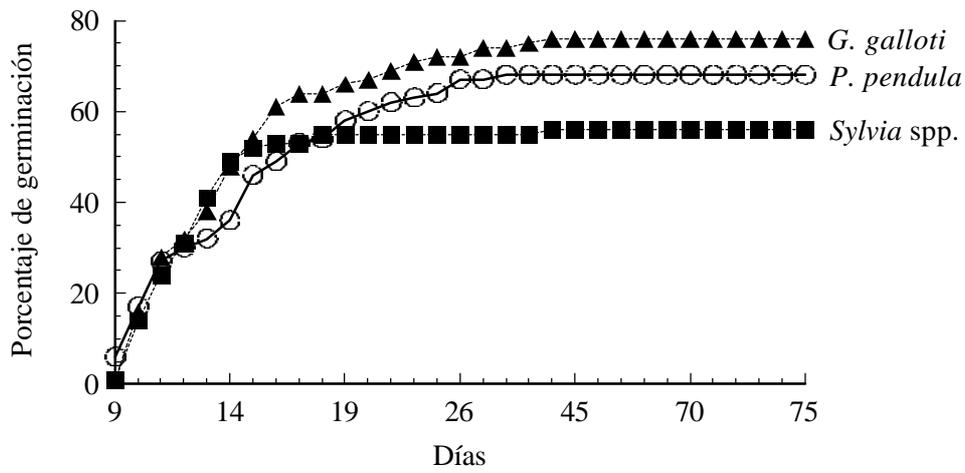
Para los datos de 1994, el término de interacción entre la localidad ("Bco. arriba" o "Bco. abajo") y el tipo de experimento ("exclusión de aves" y "exclusión de lagartos") en el ANCOVA (diseño factorial mixto utilizando el Tipo III en la suma de cuadrados) no presentó diferencias significativas en ninguno de los dos parámetros utilizados ( $p > 0,47$  para los dos índices), indicándonos que la localidad no produce efecto sobre la otra variable independiente (tipo de exclusión experimental) (Tabla II.9B).

Aunque para el enfoque comparativo de este estudio la aproximación experimental utilizada es correcta, los valores absolutos de las tasas de consumo varían si se tiene en cuenta el factor de corrección calculado con los balos usados como "exclusión total". En estos arbustos experimentales, aún sin llegar a permitirse la entrada de aves o lagartos, se calcularon aquellos niveles de pérdida de frutos que no podían ser asignados al consumo por parte de algún frugívoro, sino a un error al estimar estos índices dado los valores elevados de las cosechas, un porcentaje bajo de frutos etiquetados o por la pequeña proporción de la cobertura de los arbustos cubierta por las bandejas de aluminio. Sustrayendo estos valores a las medias observadas en los otros arbustos experimentales para cada año, se obtiene que para 1993, los lagartos consumieron por término medio el 22,3% de la cosecha inicial frente al 11,3% de las currucas. En cambio para 1994, los lagartos consumieron el 32% de la cosecha inicial, mientras que las aves utilizaron el 21,9%.

#### *Tratamiento digestivo*

Las semillas que habían pasado previamente por el tracto digestivo de *G. galloti* germinaron en mayor número ( $n = 76$  de 108 semillas sembradas) que las colectadas directamente de las plantas ( $n = 68$ ) y que aquellas seleccionadas de los excrementos de *Sylvia* spp. ( $n = 56$ ) al final de la experiencia (75 días). Existen diferencias significativas entre estos tres tratamientos ( $\chi^2_2 = 7,94$ ;  $p = 0,018$ ). No obstante, al realizar las comparaciones dos a dos, se constató que estas diferencias eran reflejo en la desigualdad de los valores detectados entre los dos grupos de frugívoros ( $\chi^2_1 = 7,04$ ;  $p = 0,008$ ), no observándose diferencias entre aves y plantas ( $\chi^2_1 = 2,29$ ;  $p = 0,13$ ), ni entre lagartos y plantas ( $\chi^2_1 = 0,83$ ;  $p = 0,36$ ).

Figura II.6.- Porcentaje acumulado de la tasa de germinación de las semillas de *P. pendula* recogidos en excrementos de lagartos (*G. galloti*), excrementos de currucas (*Sylvia* spp.) y recolectadas de las plantas (*P. pendula*). El número de semillas incluidas en cada tratamiento fue de 108 semillas.



Aunque el número medio de días que tarda una semilla en germinar fue similar en los tres tratamientos ( $\bar{x} \pm \text{d.t.}$ ; *Gallotia* =  $14,62 \pm 5,65$ ; "Control" =  $14,59 \pm 4,99$ ; *Sylvia* spp. =  $12,54 \pm 3,12$ ), las semillas colectadas en excrementos de *G. galloti* germinaron significativamente antes que las que pasan por el tracto digestivo de las currucas (KOLMOGOROV-SMIRNOV;  $Z= 1,56$ ;  $p= 0,015$ ). Sólo fueron observadas diferencias significativas con las semillas "Control" en la comparación con las semillas del tratamiento aves ( $Z= 1,7$ ;  $p= 0,006$ ) (Figura II.6).

#### *Abundancia relativa de aves y lagartos*

Un total de 7 especies de aves fueron detectadas en los transectos realizados en las 5 ocasiones (2 en 1993 y 3 en 1994), no observándose variaciones en la composición de especies entre años (Tabla II.10), ya sea por aporte de especies residentes procedentes de otros hábitats o por especies migratorias.

Únicamente se observaron dos especies adicionales en una ocasión, un ejemplar de Mirlo Común (*Turdus merula*) y de un pequeño grupo ( $\approx 5$  individuos) de Gorrión Moruno (*Passer hispaniolensis*) procedentes de un núcleo antrópico cercano. La aparición de estas aves en el área de estudio se registró en fechas diferentes a la realización de los censos, y en ambos casos no duraron más de 5 minutos. Además, estas observaciones no se repitieron durante el período de campo invertido en estos dos años ( $\approx 120$  días), ni aún en las prospecciones realizadas durante los veranos de 1992 y 1995. Por ello, las especies de aves frugívoras dispersoras legítimas de semillas de Balo presentes en los dos años de estudio, son únicamente las dos currucas (*Sylvia* spp.) (véase además Resultados de las tasas de visitas en la Sección II.1).

La Curruca Cabecinegra (*S. melanocephala*) fue la especie que registró una mayor abundancia relativa en ambos años, y al igual que lo observado en prácticamente todas las especies, se detectó una disminución del número de efectivos entre años. Aún presentando densidades similares (1993) e incluso inferiores (1994) al Herrerillo Común (*P. caeruleus*), los valores registrados de la abundancia relativa del Canario (*S. canarius*) hay que tomarlos con cautela ya que el método empleado no es el más adecuado dado su marcado comportamiento gregario en esta época del año (véase las implicaciones metodológicas en TELLERÍA 1986).

Tabla II.10.- Número medio de individuos ( $\pm 1$  d.t.) detectados por unidad de censo (0,5 ha para las aves y 0,1 ha para los lagartos) en cada año de estudio. Las dos currucas (*Sylvia* spp.) son aves frugívoras dispersoras legítimas de semillas. *P. caeruleus* es un consumidor de pulpa y *S. canarius* es un depredador de semillas, mientras que *M. cinerea* y *A. berthelotii* son aves insectívoras y *A. barbara* es una especie básicamente granívora. El signo + indica presencia fuera de la banda de muestreo. Los tamaños muestrales fueron de 6 (1993) y 8 (1994) en los censos de las aves y de 7 (1993) y 18 (1994) para el caso de los lagartos.

Especie	Año	
	1993	1994
<i>Sylvia melanocephala</i>	2,85 $\pm$ 1,77	1,69 $\pm$ 0,95
<i>Sylvia conspicillata</i>	1,14 $\pm$ 1,46	0,13 $\pm$ 0,34
<i>Serinus canarius</i>	1,43 $\pm$ 1,81	0,69 $\pm$ 1,01

<i>Parus caeruleus</i>	1,43 ± 0,97	0,94 ± 1,24
<i>Motacilla cinerea</i>	+	0,06 ± 0,25
<i>Anthus berthelotii</i>	+	0,06 ± 0,25
<i>Alectoris barbara</i>	+	+
<i>Gallotia galloti</i>	20,31 ± 10,98	14,98 ± 5,05

De interés en el presente contexto es la comparación de las densidades relativas entre las currucas y los lagartos. Aún presentándose los datos en diferentes unidades de superficie (0,5 ha para las aves y 0,1 ha en lagartos), se observa que los lagartos son comparativamente más abundantes que las currucas tanto en los dos años (Tabla II.10) como en las dos localidades analizadas (Figura II.7). Aunque el método seguido en los censos, junto al bajo tamaño muestral, limita la realización de una comparación estadística adecuada entre estos dos grupos de frugívoros, por término medio los lagartos son aproximadamente 30 veces más abundantes que las currucas en nuestra área de estudio (valores medios de los dos años y extrapolando a una misma superficie censada), por lo que se hace innecesario la realización de alguna inferencia estadística.

La abundancia relativa de currucas y lagartos en las dos localidades señaladas en 1994, presentó ligeras variaciones pero sin llegar a ser significativas ( $\chi^2_{1} = 0,113$ ;  $p > 0,05$  para *Sylvia* spp.;  $\chi^2_{1} = 0,084$ ;  $p > 0,05$  para el caso de *G. galloti*) (Figura II.7). En la comparación de los datos de los lagartos se utilizaron los valores registrados a 26°C, el cual presentó el máximo valor medio por transecto ( $\bar{x} = 15,06$ ; d.t. = 4,96; n = 18; Figura II.8).

El número de lagartos por transecto fue significativamente diferente en función de la temperatura ambiental (ANOVA de los 18 transectos repetidos en los cinco intervalos de temperatura; transformación logarítmica;  $F = 79,20$ ; g.l. = 4;  $p \ll 0,001$ ; prueba de esfericidad de MAUCHLY;  $W = 0,544$ ;  $p = 0,403$ ).

Figura II.7.- Variabilidad existente en las densidades relativas de lagartos (*G. galloti*) y currucas (*Sylvia* spp.) en las dos localidades estudiadas en 1994: "Bco. arriba" (barras negras) y "Bco. abajo" (barras blancas). Se indica el valor medio (+1 e.e.) de 9 unidades de 0,1 ha por localidad en el caso de los lagartos (valores medios de dos fechas consecutivas a 26°C) y de 4 unidades de 0,5 ha por localidad para el caso de las currucas, realizado en 4 ocasiones.

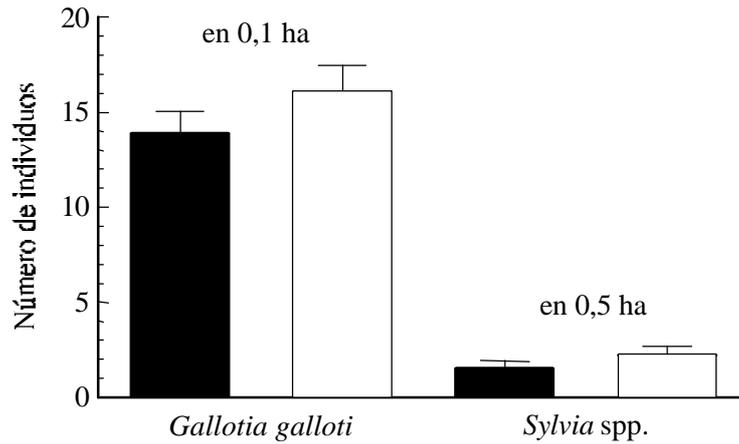
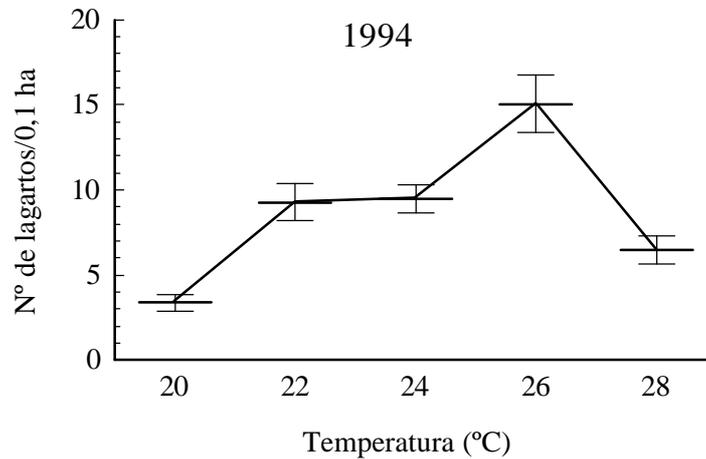


Figura II.8.- Valores medios ( $\pm 1$  e.e.) de la densidad relativa de lagartos (*G. galloti*) en función de la temperatura ambiental de 18 unidades de muestreo de 0,1 ha. Los censos se realizaron en dos días consecutivos durante 1994.

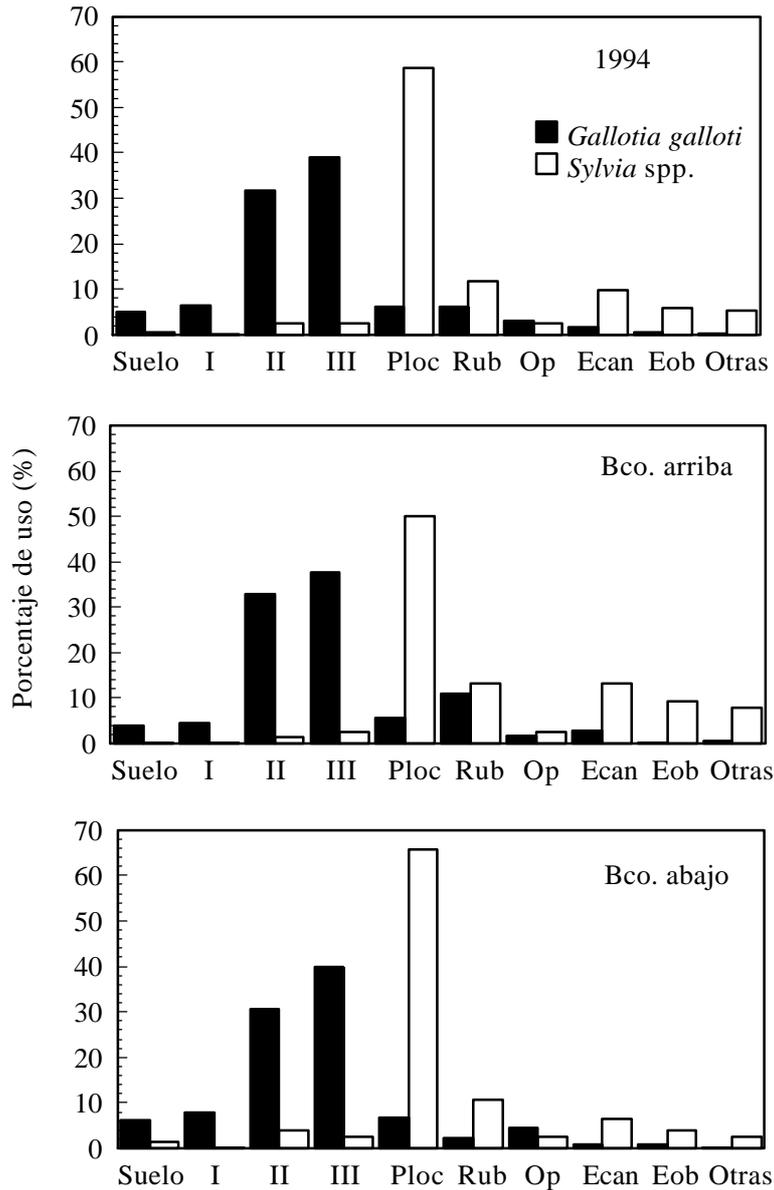


### Uso del espacio

La Figura II.9 muestra los resultados obtenidos sobre el uso diferencial de sustratos llevado a cabo por lagartos y currucas de forma conjunta y segregados por localidad ("Bco. arriba" y "Bco. abajo"). Los sustratos rocosos "Tipo II y III" son los empleados de forma mayoritaria por los lagartos, acumulando 129 y 159 de las 408 observaciones totales realizadas en las dos localidades, respectivamente. Tanto la frecuencia de uso por lagartos de los cuatro tipos de sustrato, como de las seis categorías de arbustos señalados presentaron diferencias significativas ( $\chi^2_3 = 180,54$ ;  $p < 0,001$  y  $\chi^2_5 = 48,75$ ;  $p < 0,001$  respectivamente). La frecuencia de uso de los lagartos por los sustratos rocosos Tipo II y III se mostró homogénea ( $\chi^2_1 = 3,12$ ;

p= 0,077). En los análisis se incluyen las observaciones totales en las dos localidades, uniendo las 183 observaciones realizadas en la parte alta del barranco y las 225 de la parte baja.

Figura II.9.- Distribución de la frecuencia de uso del espacio de los 408 registros de lagartos (*G. galloti*) y 152 de las currucas (*Sylvia* spp., aunque el 90,3% correspondieron a *S. melanocephala*) obtenido en 1994 en función del microhábitat. En las dos gráficas inferiores se indican los resultados por localidad: "Bco. arriba" (183 registros de lagartos y 76 de currucas) y "Bco. abajo" (225 observaciones de lagartos y 76 de currucas). I, II y III se refieren a los tipos de microhábitats distinguidos en función del tamaño de las rocas presentes (véase métodos). Ploc: *P. pendula*, Rub: *R. fruticosa*, Op: *O. dillenii*, Ecan: *E. canariensis*, Eob: *E. obtusifolia*.



En el caso de las currucas, los datos expuestos en la Figura II.9 muestran cómo fueron los balos el sustrato más usado (80 de las 152 observaciones realizadas), seguido por el Tasaigo (*Rubia fruticosa*) (17 observaciones) y los cardones (*Euphorbia canariensis*) (12 registros). Se detecta una marcada diferencia significativa al comparar el régimen de usos de las currucas entre los diferentes sustratos arbustivos ( $\chi^2_5 = 227,26$ ;  $p < 0,001$ ). Al acumular las observaciones de aves y lagartos en función de dos tipos de microhábitats (sustratos rocosos y sustratos arbustivos), se detectaron igualmente diferencias significativas entre currucas y lagartos ( $\chi^2_1 = 246,17$ ;  $p < 0,001$ ). Al igual que lo realizado con los lagartos, los análisis arrojan un mismo resultado si se segregan las observaciones por localidades (76 registros para cada

sitio).

*Patrón espacial y temporal en la deposición de las semillas dispersadas*

En los dos años de seguimiento se colectaron un total de 12.147 semillas (durante 34 días en 1993 y 75 en 1994), de las cuales el 97,5% (11.842) correspondieron a *P. pendula*. El resto (305 semillas), pertenecían a semillas encontradas en excrementos de lagartos, siendo *R. fruticosa* y *O. dillenii* las especies más frecuentes de este grupo. No obstante, sus valores son insignificantes (1,1% y 0,7%, respectivamente) si se compara con la frecuencia de aparición de semillas de balos. En la Tabla II.11 se indica la distribución de estas 305 semillas en relación con el tipo de microhábitat analizado.

En cuanto a las semillas de *P. pendula*, un porcentaje significativamente mayoritario de éstas (62,8%) fueron recolectadas de excrementos de lagartos ( $\chi^2_1= 661,2$ ;  $p \ll 0,001$ ). Al considerar los datos por años se observa que este patrón de diferencias se mantiene (1993:  $\chi^2_1= 10,7$ ;  $p \ll 0,01$ ; 1994:  $\chi^2_1= 782,6$ ;  $p \ll 0,001$ ), siendo los lagartos los que contribuyeron en un mayor número de semillas dispersadas al total en cada año (52,9% en 1993 y 64,9% en 1994).

Tabla II.11.- Número total de semillas de *R. fruticosa*, *W. aristata*, *N. pulverulenta*, *O. dillenii* y *A. semibaccata* depositadas por *G. galloti* en los diferentes tipos de microhábitats durante 1993 (entre el 12 de agosto y 15 de septiembre) y 1994 (entre el 8 de agosto y 22 de octubre). Los valores calculados corresponden al sumatorio de las 50 unidades de muestreo (234 cm<sup>2</sup>) por cada tipo de microhábitat y fecha (5 en 1993 y 6 en 1994). Para 1994 se han unido los datos de las dos localidades: "Bco. arriba" y "Bco. abajo".

---

Número total de semillas

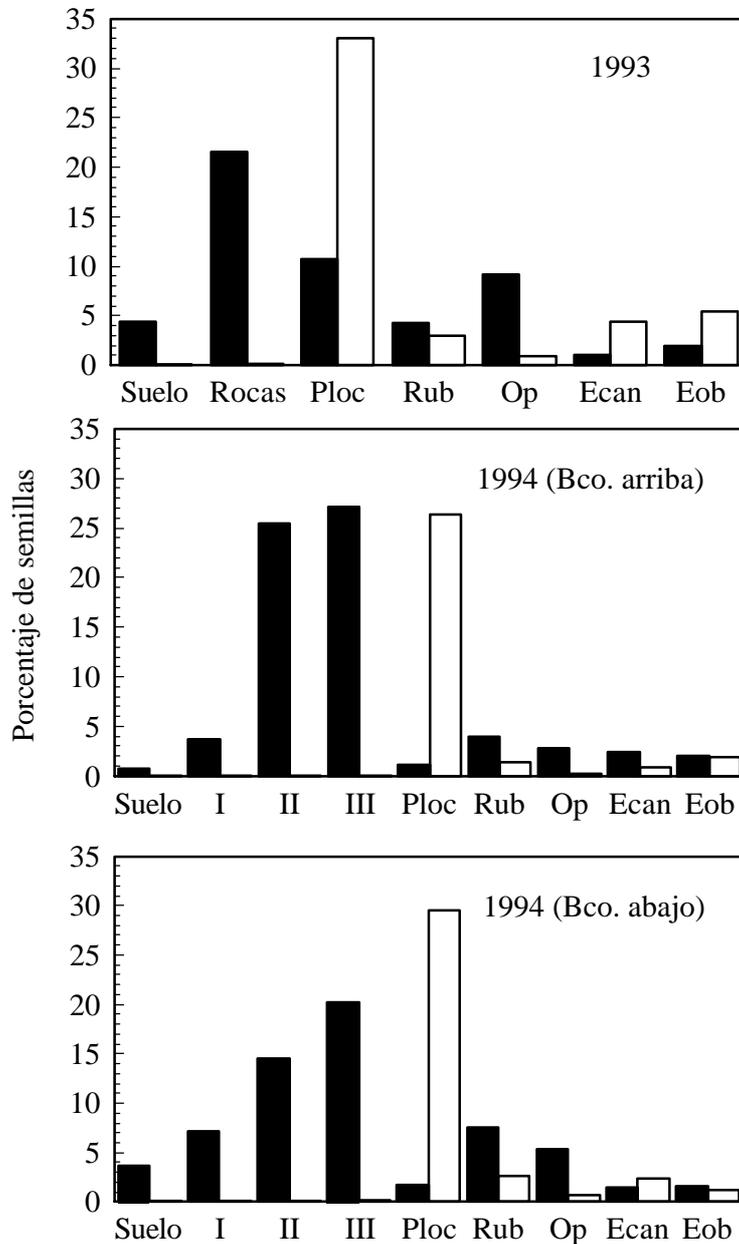
---

MICROHÁBITATS	<i>Rubia fruticosa</i>	<i>Withania aristata</i>	<i>Neochamaelea pulverulenta</i>	<i>Opuntia dillenii</i>	<i>Atriplex semibaccata</i>
<b>1993</b>					
Suelo terroso	8	4	1	1	0
Rocas	41	2	3	9	0
Bajo <i>Euphorbia obtusifolia</i>	2	0	0	7	0
Bajo <i>Euphorbia canariensis</i>	4	3	0	1	0
Bajo <i>Rubia fruticosa</i>	19	12	1	2	0
Bajo <i>Opuntia dillenii</i>	9	0	1	5	15
Bajo <i>Plocama pendula</i>	10	0	4	3	2
<b>1994</b>					
Suelo terroso	0	0	0	11	0
Rocas Tipo I	1	0	4	1	0
Rocas Tipo II	3	1	5	9	0
Rocas Tipo III	14	13	6	32	9
Bajo <i>Euphorbia obtusifolia</i>	0	0	0	1	0
Bajo <i>Euphorbia canariensis</i>	14	0	0	0	0
Bajo <i>Rubia fruticosa</i>	1	1	0	2	0
Bajo <i>Opuntia dillenii</i>	3	1	0	3	0
Bajo <i>Plocama pendula</i>	1	0	0	0	0

El patrón de distribución de las semillas en los diferentes microhábitats mostró una clara tendencia que consistió en que el sustrato pedregoso ("Rocas" en 1993 y Rocas "Tipo II y III" en 1994) y *P. pendula* fuesen los microhábitats que mayor porcentaje de semillas colectasen del total acumulado en todas las bandejas o áreas. Los vectores que mayor contribución presentaron a la llegada de estas semillas a cada uno de estos microhábitats fueron los lagartos (a los sustratos rocosos) y aves (a los balos) (véase el porcentaje del total en la Figura II.10).

Figura II.10.- Distribución del porcentaje de semillas de *P. pendula* depositadas por lagartos (barras negras; ■) y aves (barras blancas; □) en cada uno de los microhábitats definidos. Los valores están calculados en relación al total colectado en cada año y localidad. En 1993 las bandejas estuvieron expuestas a la deposición de semillas durante 34 días (12 de agosto - 15 de septiembre), mientras que en

1994 fue de 75 días (8 de agosto - 22 de octubre). En el año 1994 el hábitat "Rocas" fue dividido en 3 tipos diferentes en función del tamaño de las rocas (Tipos I, II y III; ver metodología). Ploc: *P. pendula*. Rub: *R. fruticosa*. Op: *O. dillenii*. Ecan: *E. canariensis*. Eob: *E. obtusifolia*.



Además, el 40,7% (1993) y el 60,7% (1994) de las semillas colectadas en los excrementos de lagartos fueron encontrados en estos microhábitats, a la vez que del total de semillas transportadas por aves, el 70,2% y 81,9 (1993 y 1994, respectivamente) fueron

recogidas en bandejas situadas bajo *P. pendula* (véase además los valores medios por unidad de muestreo en la Tabla II.12).

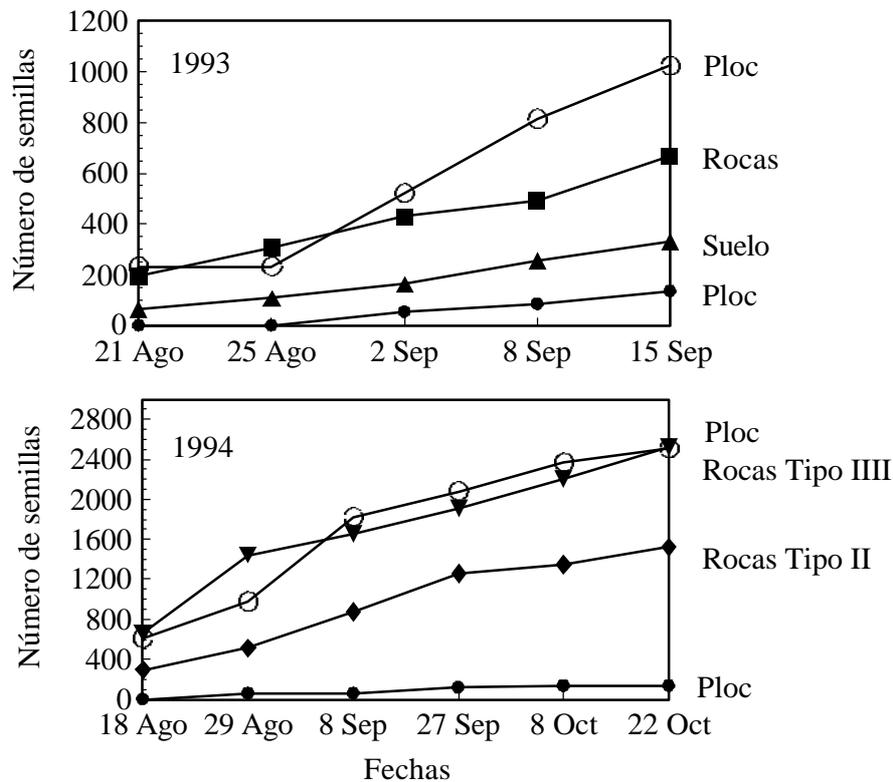
Los valores más elevados en las tasas de recogida de semillas se alcanzaron en el período comprendido entre finales de agosto y principio de octubre (Figura II.11), y aunque no se tomaron datos posteriores a esta fecha, debe ocurrir una tendencia estabilizadora a partir de esta fecha, si además se tiene en cuenta los datos de la fenología de fructificación de esta especie (véase la Figura I.2 en la primera parte de la memoria).

Tabla II.12.- Número medio de semillas de *Plocama pendula* recogidos en excrementos de *G. galloti* y *Sylvia* spp. en diferentes microhábitats durante 1993 y 1994. Se indica la media y la desviación típica ( $\bar{x} \pm 1$  d.t.) obtenida de las 50 unidades de muestreo por cada tipo de microhábitats. En 1994 las 50 unidades muestrales están repartidas homogéneamente en las dos localidades: "Bco arriba" y "Bco. abajo".

Tipo de microhábitats	Número de semillas de <i>Plocama pendula</i> / 234 cm <sup>2</sup>			
	<i>Gallotia galloti</i>		<i>Sylvia</i> spp.	
<b>1993</b>				
Suelo	2,70 ± 8,04		0,04 ± 0,28	
Rocas	13,34 ± 26,28		0,08 ± 0,57	
Bajo <i>Euphorbia obtusifolia</i>	1,20 ± 2,72		3,34 ± 6,12	
Bajo <i>Euphorbia canariensis</i>	0,62 ± 2,28		2,76 ± 7,37	
Bajo <i>Rubia fruticosa</i>	2,66 ± 8,00		1,88 ± 4,16	
Bajo <i>Opuntia dillenii</i>	5,66 ± 22,52		0,58 ± 1,95	
Bajo <i>Plocama pendula</i>	6,62 ± 25,15		20,48 ± 25,93	
<b>1994</b>				
	<i>Gallotia galloti</i>		<i>Sylvia</i> spp.	
	Bco. arriba	Bco. abajo	Bco. arriba	Bco. abajo
Suelo	0,64 ± 3,20	9,84 ± 21,07	0	0
Rocas Tipo I	3,44 ± 13,11	18,64 ± 45,45	0	0
Rocas Tipo II	23,40 ± 49,18	37,48 ± 61,47	0	0
Rocas Tipo III	24,92 ± 64,95	52,16 ± 90,48	0	0,36 ± 1,25
Bajo <i>Euphorbia obtusifolia</i>	1,84 ± 5,75	4,20 ± 16,12	1,68 ± 3,76	3,08 ± 2,98
Bajo <i>Euphorbia canariensis</i>	2,24 ± 7,73	3,92 ± 12,60	0,80 ± 1,63	6,16 ± 9,32
Bajo <i>Rubia fruticosa</i>	3,60 ± 14,85	19,56 ± 58,91	1,24 ± 2,18	6,80 ± 8,90
Bajo <i>Opuntia dillenii</i>	2,56 ± 8,87	13,68 ± 37,61	0,24 ± 0,60	1,80 ± 3,14
Bajo <i>Plocama pendula</i>	1,08 ± 4,32	4,36 ± 15,18	24,16 ± 31,76	76,24 ± 94,88

Figura II.11.- Patrón temporal en la deposición de semillas de *P. pendula* dispersadas por aves (círculos blancos) y lagartos (círculos negros) en los microhábitats que presentaron una mayor contribución al total recogido en

1993 y 1994 (véase Figura II.9). Se indican los valores acumulados de las 50 unidades de muestreo por microhábitat y fecha. Ploc: *P. pendula*.



Utilizando un método diferente (número de semillas/m<sup>2</sup>), y al igual que lo observado en 1994 (Figura II.10), los sustratos rocosos Tipo II y III recogieron los mayores porcentajes de semillas (26,2% y 30,9%, respectivamente) (transformación logarítmica; ANOVA; F= 0,154; g.l.= 3, 76; p<< 0,001).

Al analizar de forma simultánea el efecto que ejerce cada dispersor de semillas sobre el total de semillas que van a parar a cada microhábitat, e independientemente del año (término dispersor x microhábitat en la Tabla II.13A), se aprecian diferencias significativas en la densidad de semillas aportadas por aves y lagartos dependiendo del tipo de microhábitat (p= 0,012). Además, el efecto año no repercutió en este patrón de deposición de semillas al no observarse efectos significativos en los términos de la interacción "dispersor x año" (p= 0,58) y "microhábitat x año" (p= 0,63). El papel de los lagartos y las aves se manifestó significativamente diferente en los dos años de estudio (término de la interacción triple entre las diferentes fuentes de variación: tipo de dispersor, tipo de microhábitat y año), constatándose por tanto, un papel marcadamente diferente de ambos grupos de dispersores de semillas en la distribución post-dispersiva de las semillas de *P. pendula* durante los dos años

de seguimiento realizados.

Para 1994, este patrón de deposición de las semillas fue similar entre diferentes localidades. Aún manteniéndose un papel marcadamente diferente de cada dispersor de semillas en cada microhábitat ("dispersor x microhábitat";  $p= 0,001$ ) (Tabla II.13B), no se detectaron diferencias significativas del dispersor de semillas entre localidades (término interacción "dispersor x localidad";  $p= 0,98$ ).

Tabla II.13.- A) Resultados del ANOVA (procedimiento GLM) del número de semillas de *P. pendula* capturado en las 50 bandejas o áreas de recogida (234 cm<sup>2</sup>) teniendo en cuenta de forma simultánea el año (1993 y 1994) y el tipo de microhábitat (suelo, rocas, *E. obtusifolia*, *E. canariensis*, *R. fruticosa*, *O. dillenii* y *P. pendula*) como efectos aleatorios y el tipo de dispersión (aves o lagartos), como efecto fijo. Para poder realizar la comparación entre años, sólo se tuvo en cuenta una categoría para el sustrato de rocas. En B) se muestran los resultados obtenidos en 1994, incluyendo el efecto localidad y todos los tipos de microhábitats, incluyendo los sustratos rocosos Tipos I, II y III, como efectos aleatorios y el tipo de dispersión como efecto fijo. \*\*\*  $p << 0,001$ . Los valores fueron transformados logarítmicamente

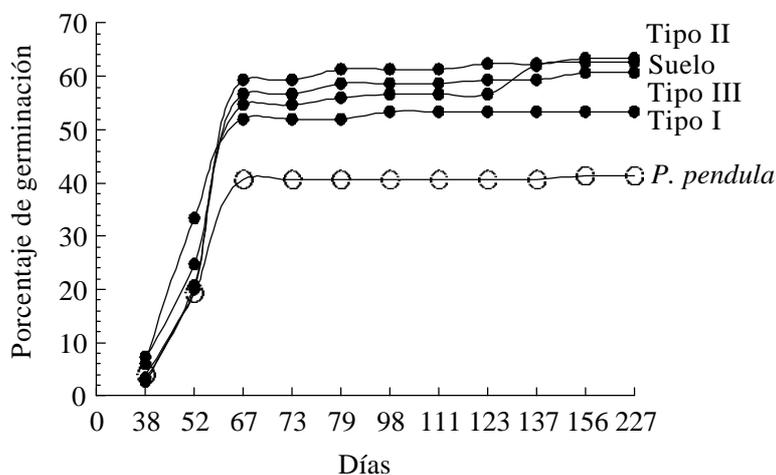
Fuente de variación	g. l.	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	p
<b>(A)</b>					
Modelo	1	131,823	131,823	18,200	0,005
Tipo de dispersor	1	0,334	0,334	0,021	0,890
Tipo de microhábitat	6	43,459	7,243	0,465	0,812
Año	1	6,269	6,269	4,043	0,091
Dispersor x microhábitat	6	96,628	16,105	7,755	0,012
Dispersor x año	1	0,712	0,712	0,343	0,580
Microhábitat x año	6	9,303	1,550	0,747	0,634
Dispersor x microhábitat x año	6	12,621	2,104	9,624	***
Error	1372	301,261	0,220		
<b>(B)</b>					
Modelo	1	82,069	82,069	6,481	0,153
Tipo de dispersor	1	0,203	0,203	0,030	0,868
Localidad	1	9,854	-	-	-
Tipo de microhábitat	8	23,999	3,0	0,431	0,870
Dispersor x localidad	1	0,0003	0,0003	0,001	0,980
Dispersor x microhábitat	8	58,385	7,298	13,877	0,001
Localidad x microhábitat	8	1,531	0,191	0,364	0,913
Dispersor x localidad x microhábitat	8	4,207	0,526	2,056	0,038
Error	864	221,040	0,256		

*Germinación y establecimiento de plántulas en diferentes microhábitats*

El 56,3% de las semillas sembradas ( $n= 422$ ) en las rejillas experimentales germinaron, quedando este valor bastante estabilizado a partir de aproximadamente 70 días de experiencia (Figura II.12).

Aunque por término medio los sustratos rocosos presentaron un mayor porcentaje de germinación que bajo *P. pendula* ( $\bar{x} \pm d.t.$ ; Suelo terroso = 62,7%  $\pm$  19,8; Rocas "Tipo I" = 53,3%  $\pm$  19,72; Rocas "Tipo II" = 63,3%  $\pm$  13,3; Rocas "Tipo III" = 60,7%  $\pm$  14,8; bajo *P. pendula* = 41,3%  $\pm$  14,1), al analizar estos resultados por tratamiento no se detectan diferencias significativas entre ellas (transformación logarítmica; ANOVA;  $F= 1,72$ ; g.l.= 4, 20;  $p= 0,185$ ). No obstante, al contrastar los sustratos rocosos (incluido suelo) (valor medio de germinación de los 4 tratamientos = 60%) frente a bajo *P. pendula* (41,3%), se aprecian diferencias significativas entre ellos (transformación logarítmica; ANOVA;  $F= 7,29$ ; g.l.= 1, 23;  $p= 0,013$ ). Según esto, el porcentaje de germinación bajo *P. pendula* fue significativamente menor que en el resto de los sustratos utilizados.

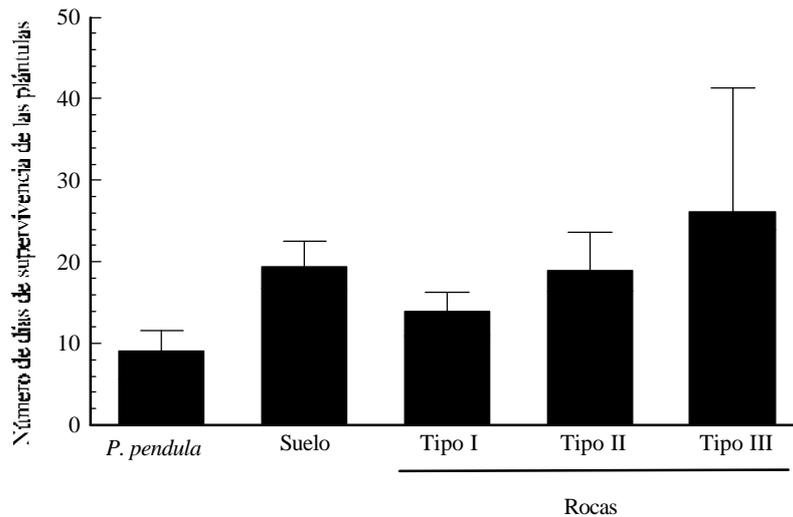
Figura II.12.- Tasas de germinación de las semillas de *P. pendula* sembradas en 5 microhábitats, el 14 de septiembre de 1993. Los datos corresponden a los valores medios calculados en las 5 réplicas realizadas por microhábitat (se omiten las barras del error estándar para que se puedan diferenciar los diferentes tratamientos). El número de semillas sembradas por réplica fue de 30 (150 por tratamiento).



La tasa de germinación (en función del tiempo) no mostró diferencias significativas ni entre tratamientos (tipo de microhábitat) ni entre los términos de interacción (tiempo x microhábitat) (transformación logarítmica; ANOVA para datos repetidos;  $p > 0,05$  en todos los casos utilizando el ajuste de GREENHOUSE-GEISSER), siendo por tanto la velocidad de germinación homogénea entre los tratamientos (Figura II.12).

Durante los 227 días de seguimiento de las rejillas experimentales de germinación, se pudieron seguir un total de 397 plántulas repartidas en las 25 rejillas (5 por tratamiento). El número total por tratamiento fue de 62 en el microhábitat de *P. pendula*, 94 en Suelo, 80 en Rocas "Tipo I", 95 en Rocas "Tipo II" y 91 en Rocas "Tipo III". El número de días que las plántulas sobrevivieron en cada microhábitat presentó diferencias significativas (transformación logarítmica; ANOVA;  $F= 7,316$ ;  $p < 0,001$ ), siendo las Rocas "Tipo III" el microhábitat en donde las plántulas presentaron una esperanza de vida significativamente mayor (prueba de SCHEFFÉ;  $p < 0,05$ ) ( $\bar{x} \pm$  d.e de las 5 réplicas; Suelo terroso:  $16,8 \pm 6,5$  días; Rocas "Tipo I":  $11 \pm 5,9$  días; Rocas "Tipo II":  $16,4 \pm 7,9$  días; Rocas "Tipo III":  $24 \pm 19,7$  días; bajo *P. pendula*:  $5,6 \pm 6,9$  días) (Figura II.13).

Figura II.13.- Número medio de días de supervivencia de las plántulas en cada microhábitat usado para hacer las pruebas de germinación (ver Figura II.11). Los valores corresponden a la media aritmética (+1 e.e.) calculados de las 5 réplicas realizadas por tratamiento. El número total de plántulas seguido por tratamiento fue de 62 (bajo *P. pendula*), 94 (en Suelo), 80 (en Rocas Tipo I), 95 (en Rocas Tipo II) y 91 (en Rocas Tipo III).



Al final de la experiencia, la totalidad de las plántulas seguidas ( $n= 397$ ) habían muerto, y aunque la causa de mortalidad no fue tomada en cuenta de forma sistemática para su posterior análisis, la herbivoría por invertebrados fue el factor principal de mortalidad en las plántulas situadas bajo *P. pendula* y las Rocas "Tipo I", mientras que la desecación fue la causa predominante de mortandad de plántulas en el resto de los sustratos.

#### *Patrón en la distribución de plantas adultas en el hábitat*

En los diferentes transectos realizados en las dos localidades del barranco, se anotó el tipo de microhábitat en el cual se asentaban un total de 168 balos adultos (70 en "Bco. arriba" y 98 en "Bco. abajo"). En ambas localidades, la mayoría de las plantas estaban situadas en los microhábitats Borde del cauce (42,9% en "Bco. arriba" y 32,7% en "Bco. abajo") y Rocas "Tipo III" (35,7% y 36,7%, respectivamente). Si se tiene en cuenta únicamente a aquellas plantas situadas en el propio cauce del barranco y por tanto, bajo la influencia más inmediata de la escorrentía superficial, se observa que el 62,5% y el 53% de ellas se encuentran en el microhábitat Rocas "Tipo III" y el 15% y 24,4% en Rocas "Tipo II" ("Bco. arriba" y "Bco. abajo", respectivamente). Este patrón de distribución generó diferencias significativas entre el tipo de microhábitat ( $\chi^2_{4} = 90,34$ ;  $p << 0,001$ ), no observándose ningún cambio si se segrega los datos por localidades ( $p << 0,001$  en ambos casos). En estos análisis se incluyen datos de los cuatro tipos de sustratos rocosos y el microhábitat *E. canariensis*. Para el resto de las categorías de microhábitats existen impedimentos para incluirlos en los análisis, ya que el número de observaciones fue inferior a 5.

El 89,5% de las plantas situadas en los hábitats Rocas "Tipo II y III" (uniendo los datos de las dos localidades), se situaron preferentemente en el lado de la roca que le confería un mayor grado de protección frente a la escorrentía (cara Norte en nuestro caso) ( $\chi^2_1 = 47,36$ ;  $p < 0,001$ ), y 8 de las 12 plantas contabilizadas en los sustratos Suelo y Rocas "Tipo I" (con un menor grado de protección relativa a la acción del agua) presentaban alguna roca o cardón de gran tamaño a menos de 4 m de distancia (valor máximo medido en la misma dirección que el flujo de agua). Solamente 9 plantas de las muestreadas estaban asociadas a la vegetación, 8 en cardones (*E. canariensis*) y 1 en un Tasaigo (*R. fruticosa*).

De las 6 plantas adultas que desaparecieron por acción de la escorrentía superficial (ocurrida en diciembre de 1995 después de unas lluvias torrenciales: hasta 70 mm/m<sup>2</sup> recogidos en un sólo día), 4 de ellas se encontraban en el microhábitat Roca "Tipo I", mientras que las dos restantes estaban situadas en Roca "Tipo II" y Tipo III" (una en cada categoría). En este aspecto hay que señalar que la planta desaparecida en el microhábitat "Tipo III" (planta número 13 utilizada en el seguimiento de las tasas de visitas de aves y lagartos), se encontraba a poca distancia (< 10 m) de un pequeño salto de agua ocasionado por la presencia del puente en la carretera que cruza el barranco. Si no se tiene en cuenta esta planta, se puede concluir que el 80% de las plantas desaparecidas se encontraban en uno de los microhábitats con menor grado de protección relativa (Rocas "Tipo II y III").

De los datos meteorológicos revisados en un período de 24 años (1975-1998) se puede apreciar como en al menos durante otras 4 ocasiones (enero 1979, octubre 1981, noviembre 1983 y noviembre 1989) se produjeron condiciones meteorológicas similares a la ocurrida en diciembre de 1995 (precipitaciones diarias mayores o iguales a 70 mm/m<sup>2</sup>) y que desencadenaron una fuerte escorrentía superficial, ocasionando la pérdida de varias plantas adultas presentes en el cauce del barranco. Según estos datos, y a falta de información más precisa que confirmen estos eventos en nuestra área de estudio concreta, se podría afirmar que durante los últimos 24 años (hasta enero de 1999), el Barranco de Las Cuevas ha podido estar sujeto a 5 situaciones de escorrentía ocasionadas por lluvias torrenciales.

## DISCUSIÓN

El potencial de respuesta ecológica y evolutiva mostrado por las plantas a la presión selectiva ejercida por agentes mutualistas viene dado, en un principio, por el grado de eficiencia (cualitativa y cuantitativamente) exhibido por cada especie de polinizador o dispersor de semillas en el sistema en cuestión (WHEELWRIGHT & ORIANIS 1982, HERRERA 1987a, HERRERA 1989, JORDANO 1992, SCHUPP 1993). Según esto, el agente (o agentes) mutualista más efectivo tendrá la capacidad potencial de contribuir en un mayor grado, tanto a la regeneración natural de la especie vegetal (en tiempo ecológico) como en la evolución de aquellos caracteres (p.ej. tamaño y color del fruto, fenología de la fructificación, composición química, etc.) que determinan que una interacción determinada sea más idónea (en tiempo evolutivo) (véase los inconvenientes de la aproximación evolutiva en las revisiones expuestas por HERRERA [1995 y 1996] en estudios de dispersión de semillas y polinización, respectivamente).

El objetivo fundamental de esta parte de la memoria ha sido analizar de forma comparativa el primero de los aspectos (enfoque ecológico), analizando el grado de efectividad mostrado por aves y lagartos durante los diferentes estadios característicos del proceso de dispersión de semillas en el Balo. La importancia ecológica de cada dispersor de semillas estará definida por el grado de acoplamiento de las diferentes fases del reclutamiento (HERRERA *et al.* 1994, JORDANO & HERRERA 1995), postulándose enlaces más ajustados entre

los diferentes estadios en el caso de dispersores de semillas que sean eficientes tanto en su componente cuantitativo como cualitativo (SCHUPP 1993, LOISELLE & BLAKE 1999).

Los resultados expuestos en este estudio muestran que aves y lagartos difieren en su papel ecológico como dispersores de las semillas en el Balo. Estas diferencias se manifiestan tanto en el componente cuantitativo como en el cualitativo a la hora de medir, de forma comparativa, la eficacia de cada dispersor de semillas en el proceso de regeneración natural de esta especie y por tanto en la eficacia biológica o *fitness* de *P. pendula*. A pesar de lo expuesto tanto en modelos teóricos (SNOW 1971, MCKEY 1975, HOWE & STABROOK 1977) como empíricos (LARSON 1996), *G. galloti*, aún siendo un frugívoro generalista (véase los Resultados expuestos en la primera parte de la memoria), puede ser considerado como un eficiente dispersor de semillas al ser relativamente más abundante, tener una frecuencia de visitas a los balos más elevadas, consumir un mayor número y porcentaje de frutos de las cosechas individuales, incrementar el porcentaje germinativo, transportar las semillas a lugares adecuados para la germinación y establecimiento de plántulas, e incluso a última instancia, en incrementar la esperanza de vida de los ejemplares adultos frente a eventos destructivos como son las escorrentías superficiales a las que están sujetos estos hábitats de forma relativamente frecuente.

La discusión de los resultados obtenidos se realizarán bajo dos apartados principales (eficiencia cuantitativa y cualitativa), en los cuales se tratarán cada uno de los aspectos que lo definen, integrándose posteriormente en uno final que discutirá la efectividad de cada grupo de frugívoro como dispersor de semillas.

#### *Eficiencia cuantitativa*

#### *Abundancia relativa*

El patrón de abundancias relativas mostrado por las currucas (*Sylvia* spp.) y lagartos (*G. galloti*) en el área de estudio muestra una clara diferenciación en cuanto al tamaño poblacional de ambos grupos. Aunque el método usado no permite una comparación directa entre los dos conjuntos de datos, se puede concluir que los lagartos son mucho más abundantes que las currucas en nuestra área de estudio (176,4 *versus* 5,8 individuos/ha de lagartos y aves, respectivamente).

Aunque no existen datos comparativos de aves y lagartos en otras zonas similares de la isla que puedan ser utilizados para verificar estas diferencias, diversos autores señalan elevadas densidades de lagartos en las zonas bajas de la isla. MOLINA-BORJA (1991) indica la presencia de más de 20 individuos diferentes en un área de 352 m<sup>2</sup> (lo que equivale a más de 500 lagartos/ha), coincidiendo estos valores con lo expuesto por CASTANET & BÁEZ (1988). Valores marcadamente superiores son señalados por RODRÍGUEZ *et al.* (1994) en tres hábitats del Malpaís de Guímar (> 1.000 individuos/ha) y M. BÁEZ (*comunicación personal*) en la Punta del Hidalgo, utilizando el método de captura-recaptura. Registros similares a los expuestos en esta memoria son dados por DÍAZ (1994), utilizando un método similar (transectos lineales) (valor máximo extraído de la Figura 1 = 19 ind./0,15 ha; n= 5). Estos valores están además en concordancia con observaciones preliminares realizadas en otros hábitats de la isla (matorral de transición;  $\bar{x}$ = 14,6 indiv./0,1 ha, n= 12; matorral de alta montaña;  $\bar{x}$ = 11,3 ind./0,1 ha, n= 27) (*observación personal*). Densidades relativamente altas de lagartos en medios insulares han sido señalados en numerosos casos como respuesta a una menor interacción competitiva, menor riesgo de depredación, mayor amplitud trófica, etc. (p.ej. CASE 1975, ANDREWS 1979, BENETT & GORMAN 1979, EVANS & EVANS 1980, COOK 1983, CHEKE 1984, PÉREZ-MELLADO 1989, BROWN *et al.* 1992, LOSOS & SPILLER 1999).

La alta constancia detectada entre localidades, tanto en las densidades de las currucas como la de los lagartos, viene dada por la semejanza estructural del hábitat en las dos localidades. Las pequeñas variaciones detectadas están acorde con las diferencias en la densidad de balos en ambas zonas (10 y 14,7 plantas/0,2 ha en "Bco. arriba" y "Bco. abajo", respectivamente), lo cual se traducirá en una mayor densidad de frutos por unidad de superficie en el "Bco. abajo" (densidades ligeramente superiores de currucas y lagartos).

En cambio, las diferencias interanuales merecen una consideración diferente para cada grupo. En el caso de los lagartos, los mayores valores registrados durante 1993 se deben probablemente al diferente tamaño muestral utilizado en cada año (n= 7 en 1993 y n= 18 en 1994). Los 7 transectos realizados en 1993 se caracterizaron por presentar altas densidades de lagartos, mientras que en 1994 se incluyeron zonas con menor número de lagartos. De hecho, si se consideran en 1994 sólo aquellos transectos previamente realizados en 1993, los valores se asemejan en mayor grado (20,3 ± 11 lagartos en 1993 frente a 18,6 ± 6 lagartos en 1994; n= 7 transectos de 0,1 ha en ambos casos).

En el caso de las aves, además de las dos currucas (*S. melanocephala* y *S.*

*conspicillata*), también se detectó una disminución considerable del número de individuos de canarios (*S. canarius*) y herrerillos (*P. caeruleus*) en 1994 con respecto a 1993. Este hecho también quedó de manifiesto al comparar las tasas de visitas a los balos, manifestándose esta tendencia decreciente hasta 1995 (Tabla II.2). Teniendo en cuenta que en estos dos años las condiciones climatológicas en el período de estudio fueron similares y que no se produjo ningún cambio en la fisonomía de la vegetación, la explicación más plausible podría ser la disminución del tamaño de las cosechas de los balos en estos dos años (desde 56.591 como valor medio en 1993 hasta 34.212 en 1994; Tabla II.3). Se han señalado movimientos de aves en la componente vertical (entre hábitats) y horizontal (intrahábitats) como respuesta a la variación en la abundancia de recursos (LOISELLE & BLAKE 1991, STILES 1980), y aunque no se dispone de un seguimiento interanual suficiente que aporte evidencias claras de este hecho, los datos presentados en los tres años de estudio (incluyendo los resultados de las tasas de visitas), apoyan esta hipótesis. En esta línea, cambios anuales en la densidad de *Turdus* spp. (JORDANO 1993), *Sylvia atricapilla* y *Turdus philomelos* (REY 1995) y *Sylvia atricapilla* (HERRERA 1998), han sido relacionados con la densidad de frutos de *Juniperus* spp., *Olea europaea europaea* y *Phillyrea latifolia*, respectivamente.

#### *Frecuencia de visita*

Los abundantes censos realizados durante los tres años de estudio, confirman el bajo número de especies frugívoras dispersoras legítimas de semillas que visitan los balos (n= 3), hecho que contrasta con lo observado en la gran mayoría de los sistemas continentales (HERRERA & JORDANO 1981, HERRERA 1984a, SNOW & SNOW 1988, DEBUSCHE & ISENMANN 1989, FUENTES 1990, GUITIÁN *et al.* 1992, TRAVESET 1994, JORDANO 1994 y 1995, ALCÁNTARA *et al.* 1997) y que puede ser considerado como una característica general para todas las especies vegetales con frutos carnosos presentes en el archipiélago (relacionado con el menor número de especies en los hábitats insulares).

De las especies de aves, la Curruca Cabecinegra (*S. melanocephala*) fue la que mostró una mayor frecuencia de visitas durante los tres años, seguida por la Curruca Tomillera (*S. conspicillata*), el Canario (*S. canarius*) y con una contribución inferior al 1,8%, el Herrerillo Común (*P. caeruleus*). En numerosas ocasiones se ha señalado que los frutos constituyen un componente importante en la dieta de varias especies de sílvidos (*Sylvia* spp.) (HERRERA 1984a, JORDANO 1987c y 1988, DEBUSSCHE & ISENMANN 1989), siendo considerado en el caso

de la Curruca Tomillera un hecho esporádico (véase la revisión de CRAMP 1992 y las referencias allí citadas). Aunque en nuestro estudio no se presenta ningún valor que aporte información sobre la importancia de los frutos en la dieta de estas especies, el hecho de que aún mostrando densidades relativamente bajas, y que el 21% de las visitas fueron realizadas por la Curruca Tomillera, podría dar una aproximación de la importancia que presentarían los frutos en la dieta de esta especie en este medio insular.

A pesar del bajo número de especies que interactúan con el Balo, tanto el número total de visitas como sus frecuencias fueron muy variables entre años. Variaciones interanuales en la composición de especies han sido encontradas en otros sistemas (HERRERA 1988a, FOSTER 1990, WILLSON & WHELAN 1993, JORDANO 1994, HERRERA 1998) y como ya se comentó anteriormente, quizás esté relacionado con el tamaño de las cosechas exhibido por los balos en estos años.

En el caso de las aves, las currucas presentaron una frecuencia de visitas de casi 7 veces más que la segunda especie que mayor número de visitas realizó (*S. canarius*). Según estos datos, son las aves frugívoras dispersoras de semillas las que capitalizarían un mayor número de frutos de las cosechas iniciales de los balos. No obstante, una aproximación más correcta sería tener en cuenta las tasas de consumo medias calculadas en estos dos grupos de especies, así como sus frecuencias de visitas para hacer una valoración más real del número de frutos consumidos por estas aves. Atendiendo a este enfoque, se observa que las currucas consumen un mayor número de frutos ( $n= 2.614$ ) al compararlos con los canarios ( $n= 2.246$ ) a lo largo de los tres años de estudio ( $\chi^2_1= 27,86$ ;  $p \ll 0,001$ ).

Si en el análisis de las tasas de visitas se incluye a los lagartos (1,4 individuos/censo), son éstos los que presentan una mayor frecuencia de visitas al compararlos tanto con los dos sílvicos (0,72 aves/h), los canarios (0,55 aves/hora) como con el grupo aves en su totalidad (1,3 aves/hora) (sólo para observaciones realizadas en 1995). Aunque el método empleado no posibilita una comparación directa de los datos, si se aproximan las observaciones de censo de aves en la misma unidad de tiempo que el realizado por los lagartos ( $\approx 1$  minuto), las diferencias se hacen más patentes (0,012 y 0,009 currucas y canarios por minuto, respectivamente). Según esto, los lagartos mostrarían tasas de visita marcadamente superiores (hasta 63 veces) a las aves.

Hay que tener en cuenta que esta estima es bastante conservativa por dos razones: a) no se ha tenido en cuenta que las aves presentan una disminución de su actividad en las horas

de mayor insolación, y b) los lagartos, aún presentando una curva de actividad unimodal (DÍAZ 1994), presentan otro pico de actividad de menor intensidad en horas de la tarde que tampoco ha sido tenido en cuenta en los cálculos.

Una característica secundaria (pero de gran interés) de la eficacia cuantitativa, sería conocer que variables (intrínsecas o extrínsecas) de las plantas contribuyen mejor en explicar la variabilidad observada en las tasas de visitas de los frugívoros. La importancia tanto de características intrínsecas como extrínsecas (fuera de control de la planta madre) en modular las tasas de visitas ha sido señalada en numerosos estudios de aves (MOORE & WILLSON 1982, MANASSE & HOWE 1983, PIPER 1986, MALMBORG & WILLSON 1988, SALLABANKS 1992 y 1993, SALLABANKS & COURTNEY 1993).

Si se tienen en cuenta los datos de los tres años conjuntamente (sólo para aves), se observa que las currucas tienden a seleccionar aquellos balos que presentan una mayor cobertura arbustiva en su entorno inmediato, mayores tamaños de cosechas y menores tamaños de éstas en los balos del entorno.

La primera de ellas, la cobertura arbustiva, viene dada por el patrón de preferencias de microhábitats mostrado por las currucas en nuestro hábitat, aunque es generalizable a otras zonas de las islas (CODY 1985, MARTÍN 1987, MASSA 1990, TRUJILLO 1992) y a la región Paleártica (CODY & WALTER 1976, PRODON & LEBRETON 1981, CODY 1985). Además la selección de zonas con una mayor cobertura arbustiva disminuirá el riesgo de depredación, y aunque la cobertura de follaje de los balos no resultó ser significativa en los modelos, la preferencia hacia lugares más densos en vegetación ayudará a reducir este riesgo potencial. A este respecto, durante las 480 horas de observación realizadas, se detectaron 6 intentos de depredación, 4 por *Falco tinnunculus* y 2 por *Accipiter nisus*. Aunque los paseriformes no son un componente importante en la dieta de estos depredadores, y la frecuencia de estos ataques fue muy baja, la presencia continua del Cernícalo Vulgar y en menor medida del Gavilán y el Halcón Tagarote, en la zona de estudio, confirman la existencia de este riesgo potencial.

La segunda variable, el tamaño de las cosechas, ha sido mencionada como un factor clave en influenciar las tasas de visitas de las aves (HOWE & VANDE KERCKHOVE 1979, HOWE 1981, JORDANO 1982, DAVIDAR & MORTON 1986, HERRERA 1988b, FOSTER 1990, SALLABANKS 1992 y 1993, SALLABANKS & COURTNEY 1993, WILLSON & WHELAN 1993, HERRERA *et al.* 1994, ALCÁNTARA *et al.* 1997), el cual se ha mostrado evidente en los dos grupos de aves

(currucas y canarios). Las aves que visitan plantas con mayores cosechas de frutos podrían maximizar su eficiencia de alimentación al poder consumir un mayor número de frutos por unidad de tiempo y reducir el tiempo necesario entre consumos consecutivos. No obstante, la ausencia de relación entre la tasa de consumo con el tamaño de la cosecha, en las tres especies de aves, indicaría que los elevados tamaños de cosechas detectados en todos los balos exceden la posibilidad de incrementar las tasas de consumo más allá de lo permitido por el tamaño de estas aves (relacionado con la velocidad de tratamiento y digestión de los frutos). La tercera variable del modelo (tamaño de cosechas de los balos del entorno), también se ha señalado en otros estudios (MANASSE & HOWE 1983, SARGENT 1990, LARSON 1996), y según esto, a una escala espacial de aproximadamente 50 m de diámetro, las aves seleccionan aquellos arbustos que presentan un alto número de frutos.

En el caso de los lagartos (sólo datos de 1995), y a diferencia de los detectado en las currucas, fueron únicamente caracteres intrínsecos (y bajo control de la planta madre), los que explican sus tasas de visitas (rasgos de los frutos relacionados con su contenido en pulpa, el tamaño de la cosecha y la altura de los balos). Según esto, se observa que los lagartos, durante el proceso de selección de las plantas, examinan tanto la disponibilidad como la calidad de los frutos. El incremento exponencial del número de lagartos en función de la cosecha confirma esta relación (Figura II.4). Estos criterios de preferencias pueden permitir a los lagartos maximizar tanto la cantidad de pulpa ingerida, en relación al tamaño del fruto, como el número de frutos consumidos por visita. La falta de relación entre la cosecha y el tamaño de la planta, parece sugerir que la preferencia sobre plantas relativamente menores en tamaños debe estar relacionado con el grado de accesibilidad a los lagartos. Además esta consideración está acorde con la altura media a la cual los lagartos consumen frutos ( $\bar{x}= 0,7$  m).

Aunque no existen estudios sobre los factores que mejor explican las tasas de visitas de lagartos en plantas con frutos carnosos, estudios de polinización realizados con *Podarcis lilfordi* (Lacertidae) y 2 especies de *Hoplodactylus* (Gekkonidae), también han mostrado que variables intrínsecas de las plantas son las únicas que están relacionadas con sus tasas de visitas (número de flores/planta) (EIFLER 1995, TRAVESET & SÁEZ 1997). De igual manera, EIFLER (1995) muestra que la calidad nutritiva del recurso (concentración del néctar de las flores) influye en el patrón de selección de árboles a la hora de alimentarse. Estos primeros estudios y nuestros resultados apuntan a una relación más acorde con factores bajo control de la planta madre que lo observado en interacciones más actuales (planta-aves). No obstante,

son necesarios estudios futuros en otras especies vegetales canarias, así como de otras especies de lagartos para corroborar la generalidad de estos resultados en estas interacciones mutualistas más arcaicas (planta-reptil) (VAN DER PIJL, 1982).

Otra consideración que puede tenerse en cuenta, atendiendo a lo expuesto anteriormente, es que si se asume que los balos más altos corresponden a individuos más longevos, a lo largo de la vida de un balo, éstos reciben diferentes grupos de frugívoros. Balos de cosechas elevadas y tamaños grandes son visitados más frecuentemente por aves depredadoras de semillas que balos de menor tamaño y cosechas moderadas (Figura II.4). El hábito péndulo de esta especie también podría ser explicado como respuesta a disminuir la acción de depredadores de semillas, disminuyendo la frecuencia de sus visitas (véase párrafos anteriores). Sin embargo, esta variación (edad-dependiente) en la identidad de los frugívoros limitarían el potencial evolutivo de las plantas al igual que lo sugerido por HERRERA *et al.*(1994) para *Phillyrea latifolia* en diferentes situaciones de sucesión del matorral mediterráneo. En este estudio, los ejemplares localizados en la localidad más madura (desde el punto de vista sucesional) reciben un aporte mayor de depredadores de frutos (principalmente especies de Paridae) que aquellos individuos de *P. latifolia* localizados en zonas con estadios sucesionalmente menos maduro.

El carácter péndulo de las ramas del balo podría haberse generado por respuesta frente a la presión selectiva generada por los lagartos en base a sus marcadas preferencias sobre el tamaño de las plantas y no como respuesta al arrastre por el agua en escorrentía (GONZÁLEZ *et al.* 1986). Una disminución en la lignificación de las rama posibilitaría a plantas más longevas, y por tanto más altas, seguir recibiendo la visita de los lagartos al seguir disponiendo una importante fracción de su cosecha más cerca del suelo. No obstante un análisis comparativo incluyendo las relaciones filéticas serán necesarios para contrastar el estado de este carácter dentro de la familia Rubiaceae (FELSENSTEIN 1985, MILES & DUNHAM 1993, MARTINS & HANSEN 1996).

#### *Niveles de consumo de frutos*

Los resultados obtenidos en el experimento de exclusión de frugívoros dispersores de semillas muestran que los valores alcanzados en el consumo de frutos fue más elevado en aquellos arbustos que fueron excluidos a las aves frente a los de "exclusión de lagartos" en los

dos años de estudio. La obtención de diferencias marginalmente significativas ( $p= 0,056$ ) y significativas ( $p= 0,002$ ) en el número de frutos consumidos en 1993 y 1994, respectivamente, permite afirmar (con ciertas limitaciones) que los lagartos generaron un mayor beneficio a los balos en relación a la componente de fecundidad (número de frutos consumidos), y sólo para 1993, en relación al esfuerzo reproductivo invertido por éstos (tamaño de cosechas de frutos). No obstante, la ausencia de diferencias significativas entre tratamientos al tratar los dos años conjuntamente ( $p= 0,90$  para la eficiencia de consumo y  $p= 0,62$  para la eficiencia en el consumo) merecen una serie de consideraciones metodológicas, ya que pueda deberse a varios factores que deben evaluarse a la hora de hacer valoraciones de estos resultados.

Como ya se comentó en el apartado de Métodos, estas estimas en el consumo de frutos son más conservativas en el caso de los valores calculados en los balos "exclusión de aves" que el de "exclusión de lagartos", ya que los métodos empleados en estas experiencias afectan en diferente intensidad a las tasas de visitas de cada grupo de frugívoros. Las mallas plásticas utilizadas impiden a los lagartos visualizar las características de las plantas que modulan sus tasas de visitas: tamaño de cosechas, características de los frutos y en menor grado la altura de la planta, por lo que se produciría una reducción inevitable en la tasa de visitas de éstos frente a las aves (afectadas en menor grado por el uso de las exclusiones a los lagartos). Aunque no se realizaron medidas de las tasas de visitas de aves o lagartos a los arbustos, con o sin tratamiento experimental que pueda ayudar a medir este efecto, hay que destacar que en muy pocas veces se llegaron a observar más de dos lagartos en balos excluidos a las aves, lo cual contrarresta con los datos obtenidos en la Sección II.1 (véase Tasas de visitas de lagartos en Resultados), mientras que esta tasa de visitas fue aparentemente más homogénea entre las plantas experimentalmente sólo visitadas por aves y aquéllas utilizadas en la Sección II.1 (*observación personal*).

Otro aspecto que impide la existencia de un patrón significativo consistente entre los tratamientos sería el bajo número (13 por tratamiento) de plantas experimentales utilizadas en este estudio. Por ello, se esperaría un patrón de diferencias significativas más consistente en los parámetros utilizados si se incrementa el tamaño muestral por tratamiento para contrarrestar la alta variabilidad observada en las tasas de visitas de aves y lagartos (véase Resultados en la Sección II.1), y existiese un método eficaz para evitar el consumo de frutos por parte de las aves que no interfiera en los niveles de consumo de los lagartos. Por ejemplo, seleccionando localidades que se caracterizan por la ausencia de algunos de los grupos de

frugívoros.

Asumiendo que la falta de consistencia estadística en el número de frutos ingeridos pueda deberse a estos dos factores, se puede aventurar a decir que son los lagartos los vertebrados frugívoros que más contribuyen en los niveles de consumo de frutos en las plantas individuales, al compararlos con las currucas. Según esto, los lagartos incrementan tanto el beneficio de la dispersión, en relación al esfuerzo reproductivo (eficiencia en el consumo), como el *fitness* relativo de las plantas (número de frutos consumidos) al consumir un mayor número de frutos/planta al compararlo con lo realizado por las currucas. Aún a falta de apoyo estadístico que verifique este hecho, las elevadas diferencias detectadas en sus densidades relativas y frecuencias de visitas (véase párrafos anteriores) ayudaría a confirmar la existencia de diferencias en los niveles de consumo de frutos. La replicación entre años y localidades de las experiencias, aporta constancia espacial y temporal en los resultados obtenidos.

Aún considerando una sólo especie de frugívoro, los altos valores calculados de la eficiencia en la dispersión llevada a cabo por los lagartos en los balos (44% y 69% en 1993 y 1994, respectivamente), se encuentran dentro del rango dado para otras especies vegetales que son dispersadas conjuntamente por un número mayor de especies de frugívoros (HOWE & VANDE KERCKHOVE 1979, HERRERA & JORDANO 1981, JORDANO 1982, COURTNEY & MANZUR 1985, JORDANO 1987b, JORDANO 1989, WILLSON & WHELAN 1993, HERRERA *et al.* 1994, JORDANO 1994 y 1995 y ALCÁNTARA *et al.* 1997 entre otros).

Aunque la aproximación experimental seguida en esta memoria es pionera en los estudios de frugivoría, son escasas las valoraciones a nivel específico en los porcentajes de consumo que puedan utilizarse de forma comparativa en la literatura consultada. HERRERA & JORDANO (1981) exponen la alta eficiencia mostrada por *Turdus merula* (61,4%-76,8%) y *Sylvia atricapilla* (20%-33,5%) en el consumo de frutos de *Prunus mahaleb*. En otros sistema, SALLABANKS (1992) calcula que el 24% y 48% de la cosecha inicial de *Crataegus monogyna* fue consumido por *Turdus migratorius* en dos años consecutivos. Según esto, los valores calculados para *G. galloti* pueden ser considerados como característicos de un sistema altamente eficiente en la dispersión de semillas.

La ausencia de variabilidad anual en los niveles de consumo de los frutos de *P. pendula* por lagartos (término interacción "año x tratamiento" no significativo en el ANCOVA) podría indicar una mayor constancia en los resultados a diferencia de lo observado en otros

estudios realizados con aves en medios continentales (JORDANO 1987, SALLABANKS 1992, JORDANO 1994, ALCÁNTARA *et al.* 1997). Según estos estudios, la variabilidad interanual detectada está condicionada en gran medida, por las abundancias relativas de los frugívoros y el tamaño de las cosechas (saciado de los frugívoros) en cada uno de los años. Los resultados expuestos en este estudio sugieren que estos condicionantes son menos importantes en el caso de los lagartos, por lo que se podría esperar una mayor constancia anual en los resultados. En primer lugar, los lagartos están menos sujetos a cambios poblacionales interanuales en comparación con las aves en estos medios continentales. Hay que recordar que un porcentaje importante de las aves que consumen frutos en sistemas continentales son especies migratorias (*Turdus* spp., *Sylvia* spp.), variando sus densidades relativas año tras año (HERRERA 1988, JORDANO 1994, HERRERA 1998); y que el número de lagartos detectados en transectos realizados fue similar durante los meses de agosto de 1993 y 1994 e incluso 1995 (*observación personal*). Por otra parte, aún habiendo diferencias en el tamaño de las cosechas de frutos entre años, estas variaciones no llegaron a ser significativas (Tabla II.3). Según esto, y aún siendo una escala de tiempo pequeña para estudios interanuales, lo que si parece evidente, es que si existiese una variabilidad interanual en los niveles de consumo por parte de los lagartos, ésta debe ser inferior a la detectada con aves frugívoras en medios continentales. Aunque la ausencia de significación estadística en el término interacción "tratamiento x año" (ANCOVA) también incluye los datos de las currucas, las variaciones anuales en sus densidades entre 1993 y 1994 (e incluso 1995, si se consideran los registros de las tasas de visitas), indicarían la posibilidad de una mayor variabilidad interanual en sus niveles de consumo de frutos que en el caso de los lagartos. Por todo esto, los lagartos además se caracterizarían por una alta eficiencia en el consumo de frutos a escala temporal, principalmente por la existencia de una pequeña variabilidad anual en su abundancia.

Aunque la alta constancia espacial detectada entre las dos localidades señaladas en 1994 aporta igualmente una constancia espacial en la interacción, una variabilidad manifiesta en los niveles de consumo deberán detectarse en zonas caracterizadas por una menor densidad de lagartos, ya sean por razones de índole natural (p.ej. diferente estructuración del hábitat) o artificial (perturbaciones antrópicas). Véase esta última aproximación en ALCÁNTARA *et al.* (1997).

*Eficiencia cualitativa**Tratamiento digestivo*

El incremento en el porcentaje final y tasas de germinación de las semillas que han pasado por el tracto digestivo de los lagartos (*G. galloti*), frente aquellas semillas que han pasado el tracto digestivo de las currucas (*Sylvia* spp.) (18,5% de diferencia en el porcentaje final de geminación), indicaría que tanto la actividad mecánica como química del tratamiento digestivo del lagarto influye positivamente en la germinabilidad de las semillas de *P. pendula* al compararlo con las aves. Aunque no se dispone de datos concretos sobre las características químicas de los jugos gástricos en estos dos grupos de frugívoros, la gran diferencia detectada en el tiempo de tránsito por el tubo digestivo: 6,8 días como valor medio en *G. galloti* (véase primera parte de la memoria) y 33 minutos para *S. melanocephala* (HERRERA 1984c) podrían explicar las diferencias detectadas en las pruebas de germinación. El tiempo de retención de las semillas en el tracto digestivo ha sido puesto de manifiesto como uno de los factores que incide sobre la germinación (LEVEY 1986, BARNEA *et al.* 1992; NOGALES *et al.* 1998), siendo este efecto contraproducente en los casos de que éste exceda el número medio de días que tarda las semillas en germinar (JANZEN 1982). Sin embargo las semillas de balos tardan, por término medio, 15 días en germinar, lo cual supera el tiempo de permanencia en el interior de los lagartos y además el porcentaje de semillas dañadas fue muy bajo (véase la primera parte de la memoria).

Aunque no existen estudios comparativos de las tasas de germinación entre aves y reptiles en otras especies vegetales, estudios llevados a cabo entre aves-mamíferos y reptiles-mamíferos muestran resultados diferentes en función de la especie vegetal estudiada. MANDUJANO *et al.* (1994) han mostrado diferencias en los parámetros germinativos en función del grupo de vertebrado implicado, siendo el porcentaje de germinación mayor en mamíferos que en iguanas, y en éste último grupo menor respecto al tratamiento "Control" (de plantas). En otros casos, respuestas similares han sido detectadas entre aves-mamíferos (LIEBERMAN & LIEBERMAN 1986, TRAVESET & WILLSON 1997). De igual manera, se han puesto de manifiesto diferencias en función del tratamiento de la especie de ave que consume los frutos (BARNEA *et al.* 1990, IZHAKI & SAFRIEL 1990, BARNEA *et al.* 1991 y 1992; véase una revisión exhaustiva de este tema en TRAVESET 1998).

La ausencia de diferencias en el porcentaje final de germinación entre los tratamientos "Control" (*P. pendula*) y *G. galloti* parece indicar que las ventajas de que las semillas sean dispersadas por los lagartos están más relacionado con el hecho de que las semillas sean transportadas lejos de la planta madre -hacia microhábitats adecuados para su germinación y establecimiento de las plántulas- que el propio tratamiento digestivo. Sin embargo, el hecho de separar la pulpa de la semillas es ya de por sí un efecto positivo añadido del tratamiento *Gallotia*. A este respecto habría que señalar que las semillas "Control" serían equivalentes al tratamiento ejercido por *S. canarius*, que aún consumiendo una importante fracción de la cosecha de semillas producidas por la planta dejan caer un importante número de semillas al suelo sin ningún tipo de tratamiento digestivo más allá de la retirada de la pulpa. Asumiendo la equivalencia entre estos dos tratamientos ("Control" y *Serinus*), se puede apreciar que no existen diferencias entre los tratamientos *Sylvia-Serinus* y *Gallotia-Serinus* pero sí para aquellas semillas que son tratadas por los dos frugívoros legítimos (*Gallotia-Sylvia*). Según esta nueva consideración, el tratamiento digestivo de los lagartos genera ventajas más allá del simple hecho de alejar las semillas lejos de la planta madre, en donde las condiciones de germinación, establecimiento de plántulas y supervivencia de adultos son más elevadas.

Para el caso de los tratamientos aves-mamíferos, TRAVESET & WILLSON (1997) señalan la ausencia de efectos de dos especies de aves (*Turdus migratorius* y *Ixoreus naevius*) y dos de osos (*Ursus arctos* y *Ursus americanus*) sobre los patrones germinativos en seis especies vegetales, indicando que el único beneficio que las plantas pueden extraer a los dispersores de semillas es el alejamiento de las semillas hacia nuevos microhábitats. Aunque nuestros datos aves-lagartos no confirman esta relación, estos resultados deberán contrastarse con otras especies vegetales dispersadas por estos dos grupos de vertebrados con vista a la generalización de estas observaciones. La comparación del efecto del tratamiento digestivo de los lagartos sobre diversas especies de Canarias se trata en la primera parte de esta memoria.

#### *Uso del espacio y patrón en la deposición de semillas*

La elevada similitud encontrada entre el patrón de uso diferencial mostrado por las currucas y lagartos por determinados microhábitats, y la distribución no aleatoria de las semillas de *P. pendula* en nuestra área de estudio, refleja la alta consistencia entre ambos conjuntos de datos.

Los lagartos muestran una clara preferencia hacia sustratos rocosos frente a sustratos terrosos, en donde el tamaño de las rocas juega un papel importante en su utilización diferencial (Rocas "Tipo II y III" frente a Rocas "Tipo I"). Este uso diferencial de los lugares rocosos están condicionados por los hábitos de termoregulación de esta especie. Además los tamaños de rocas mayores presentan una mayor inercia térmica y un número relativamente mayor de grietas y huecos para esconderse frente a los continuos ataques de *Falco tinnunculus* y *Felis catus* a los que están sometidos en el hábitat estudiado. Los lagartos son un importante componente en la dieta de estas especies en nuestra área de estudio (MEDINA & NOGALES 1993 y *observación personal*). Por tanto, estos microhábitats ofrecerán una ventaja añadida a los requerimientos de termoregulación de esta especie (VALIDO & NOGALES 1994).

No obstante, se encuentran variaciones en la selección de microhábitats a lo largo del día, al igual que lo observado por DÍAZ (1994). En aquellos momentos de mayor insolación en el área de estudio ( $\approx 14-16h$ ), los lagartos frecuentaron zonas de mayor cobertura de vegetación, buscando un gradiente de sol/sombra necesarios para contrarrestar las altas temperaturas que alcanza el sustrato rocoso en este período. En horas anteriores ( $\approx 11-14h$ ) y posteriores a este período ( $\approx 18h$ ), los lagartos fueron observados más frecuentemente en las zonas de mayor cobertura en rocas buscando, probablemente, un aumento de su temperatura corporal. De estos tres períodos horarios, los lagartos depositan sus excrementos más frecuentemente en las primeras horas de actividad del día (a partir de las 11h aproximadamente), que además fue el tramo horario seleccionado para cuantificar la selección de microhábitats. Por todo esto, este intervalo horario reflejará en mayor medida el patrón de deposición de semillas y de hecho los resultados obtenidos así lo confirman.

La relativa elevada frecuencia de semillas de *P. pendula* encontrados en excrementos de *G. galloti* en los microhábitats arbustivos (Figura II.10), en relación al bajo uso realizado de estos microhábitats (Figura II.9), debe reflejar las variaciones diarias en el patrón de selección de microhábitats señalado anteriormente. Por ello, los excrementos de lagartos recolectados en estos microhábitats pudieron haber sido depositados durante el período horario de mayor insolación.

En el caso de las currucas, son los balos los microhábitats más usados por estas aves, que sin llegar a ser la especie más abundante en el área de estudio, es usada más frecuentemente que otras especies arbustivas. El patrón de preferencias por sustratos arbustivos ha sido señalado para estas especies a lo largo de su área de distribución en el

Paleártico Occidental (CODY & WALTER 1976, PRODON & LEBRETON 1981, CODY 1985, MASSA 1990, TRUJILLO 1992).

### *Germinación y establecimiento de plántulas en diferentes microhábitats*

Al igual que lo observado en otras especies (HARPER 1994), una de las primeras observaciones que hay que realizar es el menor porcentaje de germinación obtenido en condiciones naturales (56,3%; valor medio de todos los tratamientos) al compararlo con lo obtenido en condiciones de laboratorio, tanto en las experiencias realizadas sobre sustrato de tierra (62,9% de germinación en las semillas "Control"; véase Resultados) como lo expuesto por PITA (1988) en experiencias realizadas en placas de Petri (84-89% de germinación en función de la temperatura). No obstante, NOGALES *et al.* (1999) muestran que tan sólo un 26% de las semillas de *P. pendula* (recolectadas en La Gomera) germinaron en condiciones de laboratorio.

De mayor interés en el contexto analizado son las diferencias detectadas entre los tratamientos, siendo el porcentaje de germinación inferior en aquellas semillas sembradas bajo la cobertura de *P. pendula* al compararlo con el resto de los microhábitats. Estos resultados están acorde con lo observado en muchas especies vegetales caracterizadas con un menor porcentaje de germinación bajo la cobertura de la propia especie (FENNER 1993, HARPER 1994, HERRERA *et al.* 1994). Una de las causas señaladas para explicar estas menores tasas de germinación es la presencia de inhibidores químicos en las semillas o en la hojarasca que impiden la germinación y establecimiento de plántulas; de esta manera se evitan futuras interacciones competitivas con sus coespecíficos (véase ejemplos en FENNER 1993 y HARPER 1994). En nuestro caso particular, quizás la causa que mejor explique estos resultados son los efectos alelopáticos originados por la propia hojarasca, ya que en todos los tratamientos se utilizó la misma densidad de semillas en las experiencias (30 semillas repartidas en  $\approx 100 \text{ cm}^2$  y separadas a la misma distancia). Los mayores porcentajes de germinación obtenidos en el resto de los sustratos (Suelos y Rocas "Tipo I, II y III") y equivalentes entre ellos, mostraría la similitud de las características físico-químicas del suelo en estos tratamientos.

Los diferentes niveles de estos factores en cada uno de los tratamientos explicarían las diferencias detectadas en la supervivencia de las plántulas entre microhábitats (mayor probabilidad de supervivencia en los sustratos rocosos frente a las situadas bajo *P. pendula*).

Aunque no se realizó un seguimiento exhaustivo de las causas de mortalidad en cada microhábitat, la herbivoría fue más frecuente bajo *P. pendula* y la sequía y grado de insolación en el resto. La mayor esperanza de vida en el sustrato Tipo III, indicaría unas mejores condiciones de humedad y menor insolación relacionadas con el tamaño de las piedras. En éstas, las condiciones microclimáticas son más idóneas para el asentamiento de la vegetación, y aunque no se realizaron mediciones de humedad o insolación entre microhábitats, en los numerosos seguimientos llevados a cabo se pudieron constatar diferencias microclimáticas en función del tamaño de las rocas relacionada con la protección que ofrece la piedra a la evapotranspiración (*observación personal*). A este respecto, LIVINGSTON (1972) señala el efecto microclimático beneficioso generado por las rocas para explicar un mayor establecimiento de las plántulas de *Juniperus communis* (Cupressaceae), y VALIDO & NOGALES (1994) muestran que otras especies vegetales también dispersadas por lagartos, son encontradas más frecuentemente en este tipo de sustratos.

Otro aspecto de interés es que todas las plántulas seguidas (397) murieron, y ninguna de ellas sobrevivió más de 50 días. Esta cifra aporta información de la baja probabilidad que existe para que se produzca el reclutamiento de plántulas en este hábitat xérico. Esta valoración se hace más impactante si se tiene en cuenta que fueron 750 el número de semillas sembradas en un inicio. Este resultado podría ser una de las explicaciones de la necesidad de ofrecer elevados tamaños de cosechas a los dispersores de semillas, por un lado, para que actúe como atrayente y por otro, para contrarrestar las elevadas pérdidas que se generan en la fase de plántulas.

#### *Distribución y supervivencia de plantas adultas*

El patrón de distribución de las plantas adultas en el hábitat debe ser un fiel reflejo de los condicionantes bióticos y abióticos que operan en cada una de las fases del reclutamiento. Por ello, se han tenido en cuenta todos los factores de interés en el reclutamiento de los balos, y éste patrón tendría que ser explicado por la conjunción de éstos factores en cada uno de los estadíos.

Como muestran los resultados, la distribución de los adultos en el barranco no siguen un reparto aleatorio dentro de sus límites, distinguiéndose claramente dos categorías de microhábitats (Borde del cauce y Rocas "Tipo III"), que acumulan un porcentaje mayoritario

de las plantas (72,6%). Las plantas situadas en estas zonas se caracterizan por estar en situaciones más idóneas a la hora de evitar los efectos de las crecidas torrenciales, tanto por estar relativamente alejadas de su acción (Borde del barranco) como por tener un obstáculo que minimice su efecto (Rocas de "Tipo III"). Este extremo, junto al hecho de que en diciembre de 1995 desaparecieron 4 plantas adultas que se encontraban asentadas en zonas de menor protección relativa, aporta evidencias de lo importante que puede ser la situación de la planta dentro del cauce del barranco para aumentar su probabilidad de supervivencia.

Aunque no se realizó un muestreo sistemático de la distribución de las plántulas, antes y después de la escorrentía, el hecho de que la totalidad de las plántulas que se encontraban en las rejillas metálicas utilizadas en las segundas experiencias de germinación fueron destruidas por este evento (incluso las localizadas en las Rocas "Tipo III"), da pie a suponer que este evento, además de destruir a 6 plantas adultas, también pudo haber eliminado la totalidad de las plántulas que habrían germinado en este episodio reproductivo en el cauce del barranco.

La frecuencia con la que se producen estos eventos torrenciales en nuestra área de estudio (al menos 5 veces en los últimos 24 años) pone en evidencia la importancia de éstos en modular una distribución final no aleatoria de los balos en el medio. La transcendencia de este factor, además, se verifica si se tiene en cuenta que en aquellos barrancos menos sujetos a escorrentías (aquéllos situados en la vertiente sur de la isla), los balos se distribuyen de forma más homogénea en el seno del cauces y posiblemente sea una de las cauces que explique la mayor abundancia de esta especie arbustiva en el sector meridional de la isla (véase su distribución en BARQUÍN & VOGGENREITER 1988). Estas observaciones se confirman igualmente en los barrancos de otras islas (barrancos de La Negra, Chingüarime, Tapahuga y Avalo en La Gomera; y barrancos de Fataga, Veneguera, y Tirajana, en Gran Canaria, entre otros).

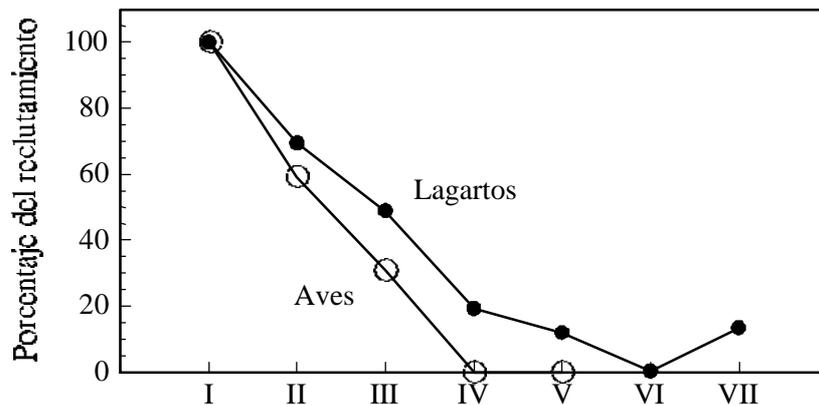
#### *Efectividad de la dispersión y congruencia entre las diferentes fases*

Una de las conclusiones más importantes de este estudio es haber demostrado el papel trascendental que presentan los lagartos frente a la aves en las diferentes fases del reclutamiento del Balo. Esta importancia se muestra en cada uno de los aspectos analizados del componente cuantitativo y cualitativo de la eficacia de la dispersión, siendo en todos ellos más idóneo (desde el punto de vista de la planta madre) la saurocoria que la ornitocoria. Según

esto, el sistema estudiado en la presente tesis muestra una concordancia entre las fases iniciales y finales de la dispersión más acorde con el flujo de semillas dispersadas por los lagartos que el originado por las aves. Una determinada semilla de Balo presenta una mayor probabilidad que sea dispersada por un lagarto frente a una curruca (tasas de visitas y niveles de remoción), de que se incremente su tasa de germinación (tratamiento digestivo), de que sea alejada de la planta madre (uso del espacio), de que vaya a parar a un microhábitat más adecuado para su germinación y establecimiento (deposición de semillas), de que puedan tener una mayor probabilidad de establecimiento de plántulas (germinación de semillas y probabilidad de supervivencia de las plántulas en diferentes microhábitats) y de una supervivencia más elevada frente a la escorrentía superficial (distribución de adultos). Una forma simple de ver estas consideraciones es elaborar un modelo gráfico en el cual se calculen los valores de probabilidad (en porcentajes) de la dispersión en cada una de las fases sucesivas de la dispersión, separando los datos de aves y lagartos (Figura II.14) (véase la aplicabilidad de estos modelos demográficos en HERRERA *et al.* [1994] al comparar dos localidades).

Al igual que lo sugerido por HERRERA *et al.* (1994) y JORDANO & HERRERA (1995), la actividad de los dispersores de semillas generan un efecto en cascada, disminuyendo el porcentaje del reclutamiento a medida que se avanza en los estadios de la dispersión. No obstante, este efecto es marcadamente diferente en función de los dos grupos dispersores de semillas tratados (Figura II.14). El efecto de las aves queda prácticamente anulado en la fase de deposición de semillas en los microhábitats Rocas "Tipo II y III" (0,031%) al compararlo con el de los lagartos (39,4%). El hecho de que en la fase de supervivencia a los 50 días sólo quedase una de las 397 plántulas seguidas, indica que en este nivel el porcentaje de reclutamiento atribuible a los lagartos baja hasta el 0,2%. No obstante, el hecho de que tan sólo 2 de las 6 plantas adultas que fueron destruidas por la escorrentía superficial estaban situadas en los microhábitats Rocas "Tipo II y III", sugiere que la probabilidad de supervivencia en fase adulta sea el 13,34% en estos microhábitats. En la elaboración de este modelo sólo se utilizaron datos de 1994 para poder incluir la lluvia de semillas en los microhábitats Rocas "Tipo II y III".

Figura II.14.- Porcentaje del reclutamiento llevado a cabo por aves y lagartos en cada una de las fases de la dispersión y reclutamiento de propágulos en *P. pendula*, calculado de forma secuencial (para cada fase se calcula el porcentaje en relación a lo obtenido en la fase predecesora) en base a los datos obtenidos en 1994. Los símbolos utilizados en el eje de abscisas indican las fases seguidas. **I**: Fase de predispersión. En ambos tratamientos se parte de un valor fijado al 100%; **II**: Eficiencia en el consumo de frutos calculado en las experiencias de exclusión llevadas a cabo; **III**: Porcentajes de semillas después de sustraer el porcentaje de semillas que no habían germinado al tener en cuenta el tratamiento digestivo de ambos grupos de frugívoros; **IV**: Porcentaje de semillas que son depositadas en los microhábitats: Rocas Tipo II y III; **V**: Porcentaje de semillas después de eliminar el porcentaje de semillas que no germinan. En esta fase sólo se tuvieron en cuenta los datos obtenidos en los microhábitats Tipo II y III; **VI**: porcentaje de semillas después de tener en cuenta la probabilidad de supervivencia de plántulas en los microhábitats Tipo II y III a los 50 días y **VII**: probabilidad de supervivencia de adultos frente a la escorrentía superficial (calculado en función del porcentaje de plantas adultas encontradas en estos microhábitats con respecto al total de plantas presentes).



Este enfoque demográfico de los resultados expuestos en esta memoria aporta, una vez más, evidencia de la importancia de que las semillas de los balos sean dispersados por lagartos. La consecutiva disminución de estos valores podría dar una explicación de la necesidad de producir cosechas elevadas, a pesar del enorme esfuerzo productivo (energético)

que supone para la planta. Hay que tener en cuenta que esta valoración está sobrestimada. La probabilidad de supervivencia de la plántulas en estos microhábitats posiblemente sea muy cercano a "0" al cabo de un año. Téngase en cuenta que en nuestra tentativa de modelo demográfico sólo se dispone de datos hasta 50 días de seguimiento de las plántulas.

Como ya ha sido puesto de manifiesto en numerosas ocasiones (véase referencias en la Introducción), la importancia ecológica y evolutiva de los diferentes dispersores de semillas que visitan una determinada especie de planta va a depender de su eficacia en el proceso de la dispersión de semillas. Aún mostrándose que diversos factores bióticos y abióticos que ocurren en las fases finales (supervivencia de plántulas y adultos) repercuten en una mayor proporción en el reclutamiento final y oscurecen los procesos ocurridos en los primeros estadios de la dispersión (HERRERA *et al.* 1994), en el modelo estudiado, los lagartos presentan una mayor contribución (13,3%) que las aves ( $\approx 0\%$ ). En otras situaciones, en las que los dispersores de semillas no presentan una eficacia dispersiva tan marcada (p.ej. IZHAKI *et al.* 1991), en donde se producen importantes variaciones espaciales y temporales en las características de la interacción (GUTIÁN *et al.* 1992, JORDANO 1994, HERRERA 1998), y que los diferentes estadios se caracterizan por una falta de acoplamiento (HERRERA *et al.* 1994 y JORDANO & HERRERA 1995), la contribución individual de cada dispersor de semillas quizás sea inferior a lo detectado en los lagartos. Este hecho quizás justifique la ausencia de concordancia con los estudios realizados sobre herbivoría y polinización, a la hora de demostrar cambios evolutivos como presión selectiva generada por el agente mutualista (en el caso de polinizadores) o por depredadores (en los estudios de herbivoría). No obstante, véase WILLSON & WHELAN (1993) sobre la ausencia de otros condicionantes necesarios para mostrar presiones selectivas en los estudios de dispersión de semillas.

Una vez demostrado el papel fundamental que realizan los lagartos en el reclutamiento del Balo, el siguiente paso sería analizar los cambios de la estructura genética a lo largo de los diferentes episodios del reclutamiento y evaluar el efecto ejercido por éstos. El objetivo es conocer hasta que punto esta mayor efectividad en la dispersión de semillas (y por tanto de genes) se traduce en una mayor diversidad genética en la población (véase esta aproximación en los estudios de HAMRICK *et al.* 1993, ALVAREZ-BUYLLA *et al.* 1996, GIBSON & WHEELWRIGHT 1995).

## BIBLIOGRAFÍA

- ALCÁNTARA, J.M., P.J. REY, F. VALERA, A.M. SÁNCHEZ-LAFUENTE & J.E. GUTIÉRREZ (1997). Habitat alteration and plant intra-specific competition for seed dispersers. An example with *Olea europaea* var. *sylvestris*. *Oikos*, 79: 291-300.
- ALVAREZ-BUYLLA, E.R., A. CHAOS, D. PIÑERO & A.A. GARAY (1996). Demographic genetics of a pioneer tropical tree species: patch dynamics, seed dispersal, and seed banks. *Evolution*, 50: 1155-1166.
- ANDREWS, R.M. (1979). Evolution of life histories: a comparison of *Anolis* lizards from matched islands and mainland habitats. *Breviora*, 454: 1-51.
- AROZENA, M.E. (1991). *Los paisajes naturales de La Gomera*. Excmo. Cabildo Insular de La Gomera, 346 pp.
- BARNEA, A., Y. YOM-TOV & J. FRIEDMAN (1990). Differential germination of two closely related species of *Solanum* in response to bird ingestion. *Oikos*, 57: 222-228.
- BARNEA, A., Y. YOM-TOV & J. FRIEDMAN (1991). Does ingestion by birds affect seed germination?. *Functional Ecology*, 5: 394-402.
- BARNEA, A., Y. YOM-TOV & J. FRIEDMAN (1992). Effects of frugivorous birds on seed dispersal and germination of multi-seeded fruits. *Acta Oecologica*, 13: 209-219.
- BARQUÍN, E. & W. WILDPRET (1975). Diseminación de plantas canarias. Datos iniciales. *Vieraea*, 5: 38-60.
- BARQUÍN, E. & V. VOGGENREITER (1988). *Prodromus del Atlas fitocorológico de las Canarias Occidentales (El Hierro, La Palma, La Gomera, Tenerife, Gran Canaria). Parte I: Flora autóctona y especies de interés especial*. Bonn-La Laguna.
- BENNETT, A.F. & G.C. GORMAN (1979). Population density and energetics of lizards on a tropical island. *Oecologia (Berlin)*, 42: 339-358.
- BISQUERRA, R. (1989). *Introducción conceptual al Análisis Multivariante*. Vol. I y II. PPU, Barcelona, 808 pp.
- BÖHNING-GAESE, K, B.H. GAESE & S.B. RABEMANANTSOA (1999). Importance of primary and secondary seed dispersal in the Malagasy tree *Commiphora guillaumini*. *Ecology*, 80: 821-832.
- BRAMWELL, D. & Z. BRAMWELL (1990). *Flores silvestres de las Islas Canarias*. (3ª edición). Editorial Rueda, Madrid, 376 pp.
- BREMER, B. (1996). Phylogenetics studies within Rubiaceae and relationships to other families based on molecular data. *Opera Botanica Belgica*, 7: 33-50.
- BROWN, R.P., V. PÉREZ-MELLADO, J. DIEGO-RASILLA, J.A. GARCÍA, A. NARANJO & J.R. SPEAKMAN (1992). Individual and population energetics of a lizard on a Mediterranean islet. *Oecologia*, 91: 500-504.
- BUSTAMANTE, R.O. & M. CANALS (1995). Dispersal quality in plants: how to measure efficiency and effectiveness of a seed disperser. *Oikos*, 73: 133-136.
- CÁCERES, M<sup>a</sup>.T. & M. SALAS (1995). *Los nombres de las plantas canarias*. Excmo. Cabildo Insular de Gran Canaria. Colección Guagua n<sup>o</sup> 79, 162 pp.
- CARRASCAL, L.M<sup>a</sup> (1984). Análisis comparativo de cinco sistemas de muestreo del uso del espacio en aves forestales. *Ardeola*, 30: 45-55.
- CASE, T.J. (1975). Species number, density compensation, and colonizing ability of lizards on islands in the Gulf on California. *Ecology*, 56: 3-18.
- CASTANET, J. & M. BÁEZ (1988). Date on age and longevity in *Gallotia galloti* (Sauria, Lacertidae) assessed by skeletochronology. *Herpetological Journal*, 1: 218-222.
- CEBALLOS, L. & F. ORTUÑO (1976). *Vegetación y flora forestal de las Canarias Occidentales*.

- (2ª edición). Excmo. Cabildo Insular de Tenerife. Stª Cruz de Tenerife, 433 pp.
- CHAVEZ-RAMIREZ, F. & R.D. SLACK (1994). Effects of avian foraging and post-foraging behavior on seed dispersal patterns of Ashe juniper. *Oikos*, 71: 40-46.
- CHEKE, A.S. (1984). Lizards of the Seychelles. En: STODDART, D.R. (ed.), *Biogeography and ecology of the Seychelles Islands*. Dr. W. Junk Publishers, 331-360.
- CODY, M.L. (1985). Habitat selection in the Sylviine Warblers of Western Europe and North Africa. En: CODY, M.L. (ed.), *Habitat selection in birds*. Academic Press, New York, 85-129.
- CODY, M.L. & H. WALTER (1976). Habitat selection and interspecific interactions among Mediterranean sylviid warblers. *Oikos*, 27: 210-238.
- COOK, L.M. (1983). Density of lizards in Madeira. *Bocagiana*, 66: 1-3.
- COURTNEY, S.P. & M.I. MANZUR (1985). Fruiting and fitness in *Crataegus monogyna*: the effects of frugivores and seed predators. *Oikos*, 44: 398-406.
- CRAMP, S. (1992). *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa*. Vol. VI. Warbler. Oxford University Press, Oxford, 708 pp.
- CRIADO, C. (1991). *La evolución del relieve de Fuerteventura*. Excmo. Cabildo Insular de Fuerteventura, 318 pp.
- CRIADO, C. (1993). Las formas del modelado. En: *Geografía de Canarias*. Capítulo V. Ed. Prensa Ibérica S.A. Las Palmas de Gran Canaria, 70-84.
- CUADRAS, C.M. (1991). *Métodos de análisis multivariante*. (2ª edición). PPU, Barcelona, 644 pp.
- DAVIDAR, P. & E.S. MORTON (1986). The relationship between fruit crop size and fruit removal rates by birds. *Ecology*, 67: 262-265.
- DEBUSSCHE, M. & P. ISENMANN (1989). Fleshy fruit characters and the choices of bird and mammal seed dispersers in a Mediterranean region. *Oikos*, 56: 327-338.
- DÍAZ, J.A. (1994). Field thermoregulatory behavior in the western Canarian lizard *Gallotia galloti*. *Journal of Herpetology*, 28: 325-333.
- DÍAZ, J.A. & L.M. CARRASCAL (1990). Regional distribution of a Mediterranean lizard: influence of habitat cues and prey abundance. *Journal of Biogeography*, 18: 1-7.
- EIFLER, D.A. (1995). Patterns of plant visitation by nectar-feeding lizards. *Oecologia*, 101: 228-233.
- ELLISON A.M., J.S. DENSLOW, B. A. LOISELLE & D.BRENES (1993). Seed and seedling ecology of Neotropical Melastomataceae. *Ecology*, 74: 1733-1749.
- EMMERSON, K., A. MARTÍN, J.J. BACALLADO & J.A. LORENZO (1994). *Catálogo y bibliografía de la avifauna canaria*. Museo de Ciencias Naturales. Excmo. Cabildo Insular de Tenerife, Stª Cruz de Tenerife, 86 pp.
- EVANS, P.G.H. & J.B. EVANS (1980). The ecology of lizards on Praslin Island, Seychelles. *Journal of Zoology (London)*, 191: 171-192.
- FELSENSTEIN, J. (1985). Phylogenies and the comparative method. *American Naturalist*, 125: 1-15.
- FENNER, M. (1993). *Seed ecology*. Chapman & Hall, London, 151 pp.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M. (1992). Climatic responses of plant species on Tenerife, The Canary Islands. *Journal of Vegetation Science* 3: 595-602.
- FIALHO, R.F. (1990). Seed dispersal by a lizard and a treefrog- effect of dispersal site on seed survivorship. *Biotropica*, 22: 423-424.
- FOSTER, M.S. (1990). Factors influencing bird foraging preferences among conspecific fruit trees. *Condor*, 92: 844-854.
- FUENTES, M. (1990). Relaciones entre pájaros y frutos en un matorral del norte de España:

- variación estacional y diferencias con otras áreas geográficas. *Ardeola*, 37: 53-66.
- FUENTES, M. (1995). How specialized are fruit-bird interactions? Overlap of frugivore assemblages within and between plant species. *Oikos*, 74: 324-330.
- GAUTIER-HION, A., J.M. DUPLANTIER, R. QURIS, F. FEER, C. SOURD, J.P. DECOUX, G. DUBOST, L. EMMONS, C. ERARD, P. HECKETSWEILER, A. MOUNGAZI, C. ROUSSILHON & J.M. THIOLLAY (1985). Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. *Oecologia (Berlin)*, 65: 324-337.
- GIBSON, J.P. & N.T. WHEELWRIGHT (1995). Genetic structure in a population of a tropical tree *Ocotea ternera* (Lauraceae): influence of avian seed dispersal. *Oecologia*, 103: 49-54.
- GONZÁLEZ, M.N., J.D. RODRIGO & C. SUÁREZ (1986). *Flora y vegetación del archipiélago canario*. Edirca, Las Palmas de Gran Canaria, 335 pp.
- GRAHAM, C.H., T.C. MOERMOND, K.A. KRISTENSEN & J. MVUKIYUMWAMI (1995). Seed dispersal effectiveness by two bulbuls on *Maesa lanceolata*, and African montane forest tree. *Biotropica*, 27: 479-486.
- GUTIÁN, J., M. FUENTES, T. BERMEJO & B. LÓPEZ (1992). Spatial variation in the interactions between *Prunus mahaleb* and frugivorous birds. *Oikos*, 63: 125-130.
- HAMRICK, J.L., D.A. MURAWSKI & J.D. NASON (1993). The influence of seed dispersal mechanisms on the genetic structure of tropical tree populations. *Vegetatio*, 107/108: 281-297.
- HANSEN, A. & P. SUNDING (1993). Flora of Macaronesia. Checklist of vascular plants. (4ª edición). *Sommerfeltia*, 17: 1-295.
- HARPER, J.L. (1994). *Population biology of plants*. (9ª edición). Academic Press., London, 892 pp.
- HERNÁNDEZ, A. (1993). The role of birds and mammals in the dispersal ecology of *Rhamnus alpinus* (Rhamnaceae) in the Cantabrian Mts. *Folia Zoologica*, 42: 105-109.
- HERRERA, C.M. (1984a). A study of avian frugivores, bird-dispersed plants and their interaction in Mediterranean scrublands. *Ecological Monographs*, 54: 1-23.
- HERRERA, C.M. (1984b). Seed dispersal and fitness determinants in wild rose: Combined effects of hawthorn, birds, mice, and browsing ungulates. *Oecologia (Berlin)*, 63: 386-393.
- HERRERA, C.M. (1984c). Adaptation to frugivory of Mediterranean avian seed dispersers. *Ecology*, 65: 609-617.
- HERRERA, C.M. (1985). Determinants of plant-animal coevolution: the case of mutualistic dispersal of seeds by vertebrates. *Oikos*, 44: 132-141.
- HERRERA, C.M. (1986). Vertebrate-dispersed plants: why the don't behave the way they should. En: ESTRADA, A. & T.H. FLEMING (eds.), *Frugivores and seed dispersal*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, The Netherlands, 5-18.
- HERRERA, C.M. (1987a). Components of pollinator 'quality': comparative analysis of a diverse insect assemblage. *Oikos*, 50: 79-90.
- HERRERA, C.M. (1987b). Vertebrate-dispersed plants of the Iberian Peninsula: a study of fruit characteristics. *Ecological Monographs*, 57: 305-331.
- HERRERA, C.M. (1988a). Variaciones anuales en las poblaciones de pájaros frugívoros y su relación con la abundancia de frutos. *Ardeola*, 35: 135-142.
- HERRERA, C.M. (1988b). The fruiting ecology of *Osyris quadripartita*: individual variation and evolutionary potential. *Ecology*, 69: 233-249.
- HERRERA, C.M. (1989). Pollinator abundance, morphology, and flower visitation rate: analysis of the 'quantity' component in a plant-pollinator system. *Oecologia*, 80: 241-248.
- HERRERA, C.M. (1995). Plant-vertebrate seed dispersal systems in the Mediterranean:

- ecological, evolutionary, and historical determinants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 26: 705-727.
- HERRERA, C.M. (1996). Floral traits and plant adaptation to insect pollinators: a devil's advocate approach. En: LLOYD, D.G. & S.C.H. BARRETT (eds.), *Floral biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants*. Chapman & Hall, New York, 65-87.
- HERRERA, C.M. (1998). Long-term dynamics of Mediterranean frugivorous birds and fleshy fruits: a 12-year study. *Ecological Monographs*, 68: 511-538.
- HERRERA, C.M. & P. JORDANO (1981). *Prunus mahaleb* and birds: the high-efficiency seed dispersal system of a temperate fruiting tree. *Ecological Monographs*, 51: 203-218.
- HERRERA, C.M., P. JORDANO, L. LÓPEZ-SORIA & J. AMAT (1994). Recruitment of a mast-fruiting, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecological Monographs*, 64: 315-344.
- HOHMANN, H., F. LA ROCHE, G. ORTEGA & J. BARQUÍN (1993). Bienen, Wespen und Ameisen der Kanarischen Inseln (Insecta: Hymenoptera: Aculeata). Band II. *Veröffentlichungen aus dem Übersee-Museum Bremen (Naturwissenschaften)*, 12: 493-894.
- HOWE, H.F. (1981). Dispersal of neotropical nutmeg (*Virola surinamensis*) by birds. *Auk*, 98: 88-98.
- HOWE, H.F. (1984). Constraints on the evolution of mutualism. *American Naturalist*, 123: 764-777.
- HOWE, H.F. (1986). Consequences of seed dispersal by birds: a case study from Central America. *Journal of the Bombay Natural History Society*, 83: 19-42.
- HOWE, H.F. (1990a). Seed dispersal by birds and mammals: implications for seedling demography. En: BAWA, K.S. & M. HADLEY (eds.), *Reproductive ecology of tropical forest plants*. Man and the Biosphere Series. Vol. 7. Unesco & Parthenon Publishing Group, Paris, 191-218.
- HOWE, H.F. (1990b). Survival and growth of juvenile *Virola surinamensis* in Panama: effects of herbivory and canopy closure. *Journal of Tropical Ecology*, 6: 259-280.
- HOWE, H.F. & G.F. ESTABROOK (1977). On intraspecific competition for avian dispersers in tropical trees. *American Naturalist*, 111: 817-832.
- HOWE, H.F. & G.A. VANDE KERCKHOVE (1979). Fecundity and seed dispersal of a tropical tree. *Ecology*, 60: 180-189.
- HOWE, H.F. & G.A. VANDE KERCKHOVE (1981). Removal of wild nutmeg (*Virola surinamensis*) crops by birds. *Ecology*, 62: 1093-1106.
- HOWE, H.F. & W.M. RICHTER (1982). Effects of seed size on seedling size in *Virola surinamensis*; a within and between tree analysis. *Oecologia (Berlin)*, 53: 347-351.
- HOWE, H.F., E.W. SCHUPP & L.C. WESTLEY (1985). Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (*Virola surinamensis*). *Ecology*, 66: 781-791.
- IZHAKI, I. & U.N. SAFRIEL (1990). The effect of some Mediterranean scrubland frugivores upon germination patterns. *Journal of Ecology*, 78: 56-65.
- IZHAKI, I., P.B. WALTON & U.N. SAFRIEL (1991). Seed shadows generated by frugivorous birds in an eastern Mediterranean scrub. *Journal of Ecology*, 79: 575-590.
- JANZEN, D.H. (1980). When is it coevolution?. *Evolution*, 34: 611-612.
- JANZEN, D.H. (1982). Differential seed survival and passage rates in cows and horses, surrogate Pleistocene dispersal agents. *Oikos*, 38: 150-156.
- JANZEN, D.H. (1983). Dispersal of seeds by vertebrate guts. En: FUTUYMA, D. & M. SLATKIN (eds.), *Coevolution*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, 232-262.
- JORDANO, P. (1982). Migrant birds are the main seed dispersers of blackberries in southern Spain. *Oikos*, 38: 183-193.

- JORDANO, P. (1987a). Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *American Naturalist*, 129: 657-677.
- JORDANO, P. (1987b). Avian fruit removal: effects of fruit variation, crop size, and insect damage. *Ecology*, 68: 1711-1723.
- JORDANO, P. (1987c). Frugivory, external morphology and digestive system in mediterranean sylviid warblers *Sylvia* spp. *Ibis*, 129: 175-189.
- JORDANO, P. (1988). Diet fruit choice and variation in body condition of frugivorous warblers in Mediterranean scrubland. *Ardea*, 76: 193-209.
- JORDANO, P. (1989). Pre-dispersal biology of *Pistacia lentiscus* (Anacardiaceae): cumulative effects on seed removal by birds. *Oikos*, 55: 375-386.
- JORDANO, P. (1992). Fruits and frugivory. En: FENNER, M. (ed.), *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. Commonwealth Agricultural Bureau International, Wallingford, UK, 105-156.
- JORDANO, P. (1993). Geographical ecology and variation of plant-seed disperser interactions: southern Spanish junipers and frugivorous thrushes. *Vegetatio*, 107/108: 85-104.
- JORDANO, P. (1994). Spatial and temporal variation in the avian-frugivore assemblage of *Prunus mahaleb*: patterns and consequences. *Oikos*, 71: 479-491.
- JORDANO, P. (1995). Frugivore-mediated selection of fruit and seed size: birds and St. Lucie's cherry, *Prunus mahaleb*. *Ecology*, 76: 2627-2639.
- JORDANO, P. & C.M. HERRERA (1995). Shuffling the offspring: Uncoupling and spatial discordance of multiple stages in vertebrate seed dispersal. *Écoscience*, 2: 230-237.
- JORDANO, P. & E. SCHUPP (1999). Determinants of seed disperser effectiveness: the quantity component and patterns of seed rain for *Prunus mahaleb*. *Ecological Monographs* (en revisión).
- KUNKEL, G. (1977). *Endemismos canarios. Inventario de las plantas vasculares endémicas en la provincia de Las Palmas*. Monografías nº 15. Icona, Madrid, 436 pp.
- KUNKEL, G. (1981). *Árboles y arbustos de las Islas Canarias. Guía de campo*. Colección Botánica Canaria. Vol. I. Las Palmas de G.C., 138 pp.
- LANDE, R. & S.J. ARNOLD (1983). The measurement of selection on correlated characters. *Evolution*, 37: 1210-1226.
- LARSON, D.L. (1996). Seed dispersal by specialist versus generalist foragers: the plant's perspective. *Oikos*, 76: 113-120.
- LEVEY, D. (1986). Methods of seed processing by birds and seed deposition patterns. En: ESTRADA, A. & T.H. FLEMMING (eds.), *Frugivory and seed dispersal*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, The Netherlands, 147-158.
- LIEBERMAN, M. & D. LIEBERMAN (1986). An experimental study of seed ingestion and germination in a plant-animal assemblage in Ghana. *Journal of Tropical Ecology*, 2: 113-126.
- LIVINGSTONE, R.B. (1972). Influence of birds, stones and soil in establishment of pasture juniper, *Juniperus communis*, and red cedar *J. virginiana* in New England pastures. *Ecology*, 53: 1141-1147.
- LOISELLE, B.A. & J.G. BLAKE (1991). Temporal variation in birds and fruits along an elevational gradient in Costa Rican. *Ecology*, 72: 180-193.
- LOISELLE, B.A. & J.G. BLAKE (1999). Dispersal of melastome seeds by fruit-eating birds of tropical forest understory. *Ecology*, 80: 330-336.
- LOSOS, J.B. & D.A. SPILLER (1999). Differential colonization success and asymmetrical interactions between two lizard species. *Ecology*, 80: 252-258.

- MABBERLEY, D.J. (1997). *The plant-book. A portable dictionary of the vascular plants*. (2ª edición). Cambridge University Press, Cambridge, U.K., 858 pp.
- MALMBORG, P.K. & M. WILLSON (1988). Foraging ecology of avian frugivores and some consequences for seed dispersal in an Illinois woodlot. *Condor*, 90: 173-186.
- MANASSE, R.S. & H.F. HOWE (1983). Competition for dispersal agents among tropical trees: influences of neighbors. *Oecologia*, 59: 185-190.
- MANDUJANO, S., S. GALLINA & S.H. BULLOCK (1994). Frugivory and dispersal of *Spondias purpurea* (Anacardiaceae) in a tropical deciduous forest in Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 42: 107-114.
- MARRERO, A. (1992). Evolución de la flora canaria. En: KUNKEL, G. (coord.), *Flora y vegetación del archipiélago canario. Tratado florístico de Canarias Vol I*. Edirca, Las Palmas de G.C., 55-92.
- MARTÍN, A. (1987). *Atlas de las aves nidificantes en la isla de Tenerife*. Instituto de Estudios Canarios. Monografía XXXII. Stª Cruz de Tenerife, 275 pp.
- MARTINS, E.P. & T.F. HANSEN (1996). The statistical analysis of interspecific data: a review and evaluation of phylogenetic comparative methods. En: MARTINS, E.P. (ed.), *Phylogenies and the comparative method in animal behaviour*. Oxford University Press, 22-75.
- MARZOL-JAÉN, V. (1988). *La lluvia: un recurso natural para Canarias*. Caja General de Ahorros de Canarias. Nº 130. Stª Cruz de Tenerife, 220 pp.
- MASSA, B. (1990). Bird communities along a secondary succession in Mediterranean and Canary Islands. En: *International Symposium on Biogeographical aspects of insularity, Roma 1987*. Atti dei Convegni Lincei nº 85, 215-231.
- MCKEY, D. (1975). The ecology of coevolved seed dispersal systems. En: GILBERT, L.E. & P.H. RAVEN (eds.), *Coevolution of animals and plants*. University of Texas Press, Austin, Texas, 159-191.
- MEDINA, F.M. & M. NOGALES (1993). Dieta del gato cimarrón (*Felis catus* L.) en el piso basal del macizo de Teno (Noroeste de Tenerife). *Doñana Acta Vertebrata*, 20: 291-297.
- MILES, D.B. & A.E. DUNHAM (1993). Historical perspectives in ecology and evolutionary biology: the use of phylogenetic comparative analyses. *Annual Review in Ecology and Systematics*, 24: 587-619.
- MOLINA-BORJA, M. (1986). Notes on the diet of *Gallotia stehlini* (Fam. Lacertidae) as obtained from behaviour observations. *Vieraea*, 16: 23-26.
- MOLINA-BORJA, M. (1991). Notes on alimentary habits and spatial-temporal distribution of eating behaviour patterns in a natural population of lizards (*Gallotia galloti*). *Vieraea*, 20: 1-9.
- MOORE, L.A. & M.F. WILLSON (1982). The effect of microhabitat, spatial distribution, and display size on dispersal of *Lindera benzoin* by avian frugivores. *Canadian Journal of Botany*, 60: 557-560.
- MURRAY, K.G. (1987). Selection for optimal fruit-crop size in bird-dispersed plants. *American Naturalist*, 129: 18-31.
- MURRAY, K.G. (1988). Avian seed dispersal of three Neotropical gap-dependent plants. *Ecological Monographs*, 58: 271-298.
- NOGALES, M. & E.C. HERNÁNDEZ (1994). Interinsular variation in the spring and summer diet of the Raven *Corvus corax* in the Canary Islands. *Ibis*, 136: 441-447.
- NOGALES, M., A. VALIDO & F.M. MEDINA (1995). Frugivory of *Plocama pendula* (Rubiaceae) by the rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in xerophytic zones of Tenerife (Canary Islands). *Acta Oecologica*, 16: 585-591

- NOGALES, M., F.M. MEDINA & A. VALIDO (1996). Indirect seed dispersal by the feral cat (*Felis catus*) in island ecosystems (Canary Islands). *Ecography*, 19: 3-6.
- NOGALES, M., J.D. DELGADO & F.M. MEDINA (1998). Shrikes, lizards and *Lycium intricatum* (Solanaceae) fruits: a case of indirect seed dispersal on an oceanic island (Alegranza, Canary Islands). *Journal of Ecology*, 86: 866-871.
- NOGALES, M. E.C. HERNÁNDEZ & F. VALDÉS (1999). Seed dispersal by common ravens *Corvus corax* among island habitats (Canarian Archipelago). *Ecoscience* (en prensa).
- NORUSIS, M.J. (1992). *SPSS for Windows: base system user's guide, release 5.0*. SPSS, Chicago, Illinois, USA.
- PEDHAZUR, E.J. (1982). *Multiple regression in behavioral research*. (2ª edición). Holt, Rineharts & Winston, New York, 822 pp.
- PÉREZ-MELLADO, V. (1989). Estudio ecológico de la lagartija Balear *Podarcis lilfordi* (Günther, 1874) en Menorca. *Revista de Menorca*, 80: 455-511.
- PITA, J.M. (1988). Germinación en especies endémicas de las Islas Canarias. *Investigaciones Agrarias*, 3: 39-43
- PIPER, J.K. (1986). Effects of habitat and size of fruit display on removal of *Smilacina stellata* (Liliaceae) fruits. *Canadian Journal of Botany*, 64: 1050-1054.
- PRODON, R. & J.D. LEBRETON (1981). Breeding avifauna of a Mediterranean succession: the holm oak and cork oak series in the eastern Pyrenees, 1. Analysis and modelling of the structure gradient. *Oikos*, 37: 21-38.
- REID, N. (1989). Dispersal of mistletoes by honeyeaters and flowerpeckers: components of seed dispersal quality. *Ecology*, 70: 137-145.
- REY, P.J. (1995). Spatial-temporal variation in fruit and frugivorous bird abundance in olive orchards. *Ecology*, 76: 1625-1635.
- RODRÍGUEZ, M.A., A. SANTOS & F. CANTARELLA (1994). Estimación del tamaño de la población de *Gallotia galloti galloti* Oudart, 1839 (Sauria: Lacertidae) en el Malpaís de Güímar (S.E. Tenerife). *Studia Œcologica*, X-XI: 401-407.
- SALLABANKS, R. (1992). Fruit fate, frugivory, and fruit characteristics: a study of the hawthorn, *Crataegus monogyna* (Rosaceae). *Oecologia*, 91: 296-304.
- SALLABANKS, R. (1993). Hierarchical mechanisms of fruit selection by an avian frugivore. *Ecology*, 74: 1326-1336.
- SALLABANKS, R. & S.P. COURTNEY (1993). On fruit-frugivore relationships: variety is the spice of life. *Oikos*, 68: 567-570.
- SANTOS, A. (1983). *Vegetación y flora de La Palma*. Ed. Interinsular Canaria. Stª Cruz de Tenerife, 348 pp.
- SARGENT, S. (1990). Neighborhood effects on fruit removal by birds: a field experiment with *Viburnum dentatum* (Caprifoliaceae). *Ecology*, 71: 1289-1298.
- SCHEMSKE, D.W. (1983). Limits to specialization and coevolution in plant-animal mutualisms. En: NITECKI, M.H. (ed.), *Coevolution*. The University of Chicago Press, Chicago, USA, 67-109.
- SCHUPP, E.W. (1993). Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio*, 107/108: 15-29.
- SHAW, R.G. & T. MITCHELL-OLDS (1993). Anova for unbalanced data: an overview. *Ecology*, 74: 1638-1645.
- SIEGEL, S. (1990). *Estadística no paramétrica aplicada a las ciencias de la conducta*. (2ª edición). Ed. Trillas, México, 344 pp.
- SNOW, D. (1971). Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. *Ibis*, 113: 194-202.
- SNOW, D. (1981). Tropical frugivorous birds and their food plants. A world survey.

- Biotropica*, 13: 1-14.
- SNOW, D. & B. SNOW (1988). *Birds and berries*. T & A.D. Poyser. Calton, Inglaterra, 268 pp.
- SOKAL, R.R. & F.J. ROHLF (1979). *Biometría. Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica*. Blume ediciones, Madrid, 832 pp.
- STILES, F.G. (1980). The annual cycle in a tropical wet forest hummingbird community. *Ibis*, 122: 322-343.
- TELLERÍA, J.L. (1986). *Manual para el censo de los vertebrados terrestres*. Editorial Raíces, Madrid, 278 pp.
- TRAVESET, A. (1994). Influence of type of avian frugivory on the fitness of *Pistacia terebinthus*. *Evolutionary Ecology*, 8: 1-10.
- TRAVESET, A. (1998). Effect of seed passage through vertebrate frugivores' guts on germination: a review. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 1/2: 151-190.
- TRAVESET, A. & E. SÁEZ (1997). Pollination of *Euphorbia dendroides* by lizards and insects: spatio-temporal variation in patterns of flower visitation. *Oecologia*, 111: 241-248.
- TRAVESET, A. & M.F. WILLSON (1997). Effect of birds and bears on seed germination of fleshy-fruited plants in temperate rainforests of southeast Alaska. *Oikos*, 80: 89-95.
- TRUJILLO, O. (1992). *Los Sívidos en Gran Canaria*. Excmo. Cabildo Insular de Gran Canaria, Las Palmas de G.C., 190 pp.
- VALIDO, A. & M. NOGALES (1994). Frugivory and seed dispersal by the lizard *Gallotia galloti* (Lacertidae) in a xeric habitat of the Canary Islands. *Oikos*, 70: 403-411.
- VALIDO, A. & J.D. DELGADO (1996). Estudio sobre la comunidad de aves de la laurisilva en la isla de Tenerife. Seo/Birdlife. Consejería de Política Territorial. Gobierno de Canarias. Informe no publicado, 141 pp.
- VAN DER PIJL, L. (1982). *Principles of dispersal in higher plants*. (3ª edición). Springer-Verlag. Berlín, Alemania, 215 pp.
- VON ENDE, C.N. (1993). Repeated-measures analysis: growth and other time-dependent measures. En: SCHEINER, S.M. & J. GUREVITCH (eds.), *Design and analysis of ecological experiments*. Chapman and Hall, New York, USA, 113-137.
- WHEELWRIGHT, N.T. & G.H. ORIANI (1982). Seed dispersal by animals: contrasts with pollen dispersal, problems of terminology, and constraints on coevolution. *American Naturalist*, 119: 402-413.
- WHEELWRIGHT, N.T., W.A. HABER, K.G. MURRAY & C. GUINDON (1984). Tropical fruit-eating birds and their food plants: a survey of a Costa Rican lower montane forest. *Biotropica*, 16: 173-192.
- WILLSON, M.F. & C.J. WHELAN (1993). Variation of dispersal phenology in a bird-dispersed shrub, *Cornus drummondii*. *Ecological Monographs*, 63: 151-172.
- ZAR, J.H. (1984). *Biostatistical analysis*. (2ª edición). Prentice-Hall International Editions, New Jersey, 718 pp.

**Parte III**  
**Evolución de una interacción mutualista**  
**saurócora en las islas Canarias: variabilidad,**  
**selección fenotípica y evolución del tamaño y la**  
**forma de los frutos en la Orijama (*Neochamaelea***  
***pulverulenta*, Cneoraceae)\* .**

\* Resultados preliminares de esta parte de la memoria de tesis fueron presentados en el *II Symposium Fauna and Flora of the Atlantic Islands*, realizado en febrero de 1996 en Las Palmas de Gran Canaria, y en las *V Jornadas de la Asociación Española de Ecología Terrestre* desarrollado en julio de 1997 en Córdoba.



*Gallotia atlantica*



*Gallotia stehlini*



*Gallotia galloti eisentrauti*



*Gallotia caesaris* (Foto: M. Nogales)



Tipos de frutos de *N. pulverulenta*



Frutos maduros de *N. pulverulenta*



Flores de *Neochamaelea pulverulenta*



Detalle de una Orijama

## RESUMEN

En esta tercera parte de la memoria se aborda el análisis de la interacción de la Orija ( *Neochamaelea pulverulenta*, Cneoraceae) con los lagartos endémicos de Canarias (*Gallotia* spp.). En concreto, se estudia la variabilidad fenotípica y el signo y magnitud del patrón de selección fenotípica mostrado por los lagartos canarios sobre el diseño (tamaño y forma) de los frutos de la Orija. El propósito de esta parte de la memoria es sugerir y demostrar la existencia de un proceso de cambios en la distribución de frecuencias en determinadas características claves en los sistemas mutualistas planta-dispersor de semillas, al igual que lo sugerido en otros sistemas con plantas y polinizadores, por un proceso de selección natural dirigido y modulado por los lagartos como agentes mutualistas.

En primer lugar, se analiza la variabilidad en el diseño de las semillas de la Orija así como las fuentes de variación que podrían explicar estas diferencias entre localidades e islas, y en segundo, la selección fenotípica realizada por los lagartos endémicos de Canarias (g. *Gallotia*), únicos dispersantes de las semillas de esta planta. Además se obtienen datos sobre las implicaciones que ha producido la evolución diferencial de las tallas de los lagartos sobre la adecuación (*fitness*) de esta planta (probabilidad de dispersión y porcentaje de germinación). Para ello se seleccionaron 19 poblaciones de orijas repartidas en las islas de Gran Canaria, Tenerife y La Gomera.

La Orija produce frutos carnosos que varían en el número de cocos (1-4). El diámetro de las semillas difiere significativamente entre islas, siendo mayor en Gran Canaria y La Gomera, y significativamente menor en las poblaciones de Tenerife. Las diferencias entre plantas explican el 26,3% de la variabilidad en el tamaño de las semillas. Los lagartos que habitan en la actualidad en cada isla se diferencian significativamente en la longitud hocico-cloaca (LHC) y en la anchura de la comisura bucal. Gran Canaria presenta los lagartos de mayor tamaño, seguidos por los de Tenerife y, por último, los de La Gomera. Esta marcada diferencia de la talla entre los distintos lagartos conlleva que el tamaño de las semillas dispersadas por los lagartos difiera entre las islas, siendo mayores las consumidas por los lagartos de Gran Canaria frente a los de Tenerife. En ambos casos, cada especie de lagarto selecciona cocos de menor tamaño que los disponibles en las plantas, quedando sin dispersar las semillas mayores. En cambio, para La Gomera, la talla actual de lagartos presentes en esta isla (*Gallotia caesaris*; LHC;  $\bar{x}$ = 77 mm) le impide utilizar los frutos de la Orija y dispersar sus semillas.

Según esto, para todo el rango de tamaños de semillas, se observa que la probabilidad de que una semilla sea dispersada es siempre superior en las poblaciones de Gran Canaria frente a las de Tenerife. De igual manera, existen diferencias en la probabilidad de dispersión entre las poblaciones de cada isla. Esta variabilidad intrainsular es concordante con la variación de la talla de lagartos observados en cada localidad estudiada.

De los experimentos de germinación llevados a cabo durante 52 meses, se observa que el paso por el tracto digestivo de los lagartos disminuye significativamente la dormancia, pasando el tiempo medio hasta la germinación de 1.177 días, para las semillas "Control", a 382 días para las semillas procedentes de excrementos de *G. galloti*. Para aquellas semillas que pasan por el tracto digestivo de una especie de mayor tamaño (*G. stehlini*), este período se reduce considerablemente ( $\bar{x}$ = 190 días). La probabilidad de germinación es siempre mayor para aquellas semillas que han sido tratadas por lagartos en los dos primeros años; a partir del tercer año el porcentaje total de germinación no presenta diferencias significativas entre tratamientos, ni aún al final de la experiencia (28,6% para semillas dispersadas por *G. galloti* y 36,6% para semillas de las plantas).

Teniendo en cuenta que las semillas de esta planta son dispersados exclusivamente por lagartos; que el tamaño de la semilla es un carácter heredable y relacionado con el *fitness* de la planta; que los lagartos ejercen una elevada presión selectiva sobre la talla de las semillas, y que en el pasado, las islas estuvieron habitadas por lagartos de mayor talla. Es por ello que se propone la existencia de un gradiente evolutivo de una interacción mutualista saurócora, que incluye desde una probable dispersión óptima de semillas, llevada a cabo por los lagartos gigantes (hoy extintos), pasando por una dispersión de diferente calidad según la isla (lagartos actuales de Gran Canaria y Tenerife), por un caso de claro anacronismo (poblaciones de La Gomera), y hasta una posible extinción de esta especie vegetal en los casos de las islas de El Hierro y La Palma, causada por la extinción de lagartos de gran tamaño.

El escenario ecológico estudiado por nosotros ilustra una situación de alta especificidad de interacción, en condiciones de aislamiento insular, con alta intensidad de selección fenotípica por los frugívoros, mantenida durante un prolongado período geológico. Nuestro modelo heurístico del patrón de interacción de la Orijama y *Gallotia* explica adecuadamente las formas de interacción observables actualmente y también los "desajustes" interpretables como huellas del proceso de extinción ocurridos en las islas Canarias.

## INTRODUCCIÓN

Los frutos carnosos son una parte importante en la dieta de muchas especies de vertebrados (véase revisiones en RIDLEY 1930, VAN DER PIJL 1982, JANZEN 1983, HOWE 1986, SNOW & SNOW 1988, JORDANO 1992). En estas interacciones mutualistas, las plantas productoras de frutos carnosos ofrecen pulpa nutritiva a los vertebrados, y éstos puedan dispersar sus semillas lejos de la planta madre, donde existe un menor riesgo de depredación, así como una mayor probabilidad de germinación y establecimiento de las plántulas (JANZEN 1970 y 1971, HOWE & WESTLEY 1988, HARPER 1994).

En este contexto, se ha interpretado que los frugívoros dispersores de semillas producen un efecto evolutivo importante en algunas características de los frutos (p.ej., RIDLEY 1930, SNOW 1971, VAN DER PIJL 1982, JANSON 1983, GAUTHIER-HION *et al.* 1985, DEBUSSCHE & ISENMANN 1989, HERRERA 1989, MAZER & WHEELWRIGHT 1993), dado el papel selectivo que tienen los vertebrados sobre diversas características de éstos (p.ej. tamaño, color, contenido de nutrientes, accesibilidad), tanto a niveles interespecíficos como intraespecíficos a la hora de maximizar su eficiencia de alimentación (JORDANO 1982, HERRERA 1984 y 1985a, JORDANO 1987a, HERRERA 1988, KARASOV & LEVEY 1990, LEVEY & GRAJAL 1991, WHEELWRIGHT 1993, REY *et al.* 1997). Estos atributos (síndromes adaptativos de dispersión, RIDLEY 1930, VAN DER PIJL 1982) han sido seleccionados como respuesta directa a los patrones de selección ejercidos por los frugívoros y, en determinados sistemas, se ha llegado a asumir que ha ocurrido un proceso coevolutivo entre la planta y el agente dispersor de semillas (RICK & BOWMAN 1961, SNOW 1965 y 1971, MCKEY 1975, TEMPLE 1977).

No obstante, existen una serie de limitaciones ecológicas y genéticas que impiden que en estos sistemas mutualistas (planta-dispersor de semillas) se cumplan las exigencias propuestas para el concepto estricto de coevolución (*sensu* JANZEN 1980), y que la variación observada en los rasgos de los frutos pueda interpretarse como adaptaciones a los vertebrados dispersores de semillas. De entre ellas, cabe destacar que estos sistemas no están caracterizados por una fuerte interacción especie-especie (WHEELWRIGHT & ORIANI 1982, JANZEN 1983, SCHEMSKE 1983, HOWE 1984, HERRERA 1985a, JORDANO 1987b, FUENTES 1995), por lo que usualmente los frutos de una especie de planta son consumidos por un extenso número de especies frugívoras, con diferente eficiencia cuantitativa (número de semillas dispersadas) y cualitativa (porcentaje de semillas llevadas a un lugar favorable para germinar)

desde el punto de vista de la planta madre (p.ej. HERRERA & JORDANO 1981, HERRERA 1984 y 1995; véase además análisis comparativo entre *Sylvia* spp. y *Gallotia galloti* en la Parte II de la presente memoria).

A esto hay que añadir que los rasgos de los frutos son particularmente conservativos con respecto a las características del dispersor de semillas a lo largo de su evolución (JANZEN 1983, HOWE 1984, HERRERA 1985a). Otro conjunto de condicionantes (factores históricos y filogenéticos, grado de asimetría en las interacciones, factores que ocurren en la fase de pre-dispersión, efectos alométricos, etc.) limitan el potencial para las adaptaciones en un marco evolutivo (SCHEMSKE 1983, HOWE 1984, JORDANO 1987b, JORDANO 1989, HERRERA 1992a y b, HERRERA 1995, JORDANO 1995a, KELLY 1995, CIPOLLINI & LEVEY 1997a y b). Por todo ello, cabe considerar la hipótesis de que estos rasgos deben corresponder a características anacrónicas (JANZEN & MARTIN 1982), y las relaciones que se detectan en la actualidad en estos sistemas sean ejemplos de exaptaciones (*sensu* GOULD & VRBA 1982) más que adaptaciones específicas a los agentes dispersores de semillas actuales (HERRERA 1985a, 1992a y b, 1995, JORDANO 1995a).

A pesar de lo anteriormente expuesto, diversos autores señalan ciertas tendencias adaptativas entre algunas características de los frutos y las especies frugívoras que los consumen. HERRERA (1985b), muestra que aquellas especies de plantas mediterráneas que son dispersadas por aves de menor tamaño, presentan frutos más pequeños. MAZER & WHEELWRIGHT (1993) concluyen que el modo de dispersión está relacionado con el tamaño y forma del fruto y debe ser un carácter adaptativo frente al patrón de selección exhibido por las aves frugívoras. Por otra parte MACK (1993), expone que la presencia de frutos de mayor tamaño en el Paleotrópico frente al Neotrópico, puede ser una consecuencia directa de la presencia de frugívoros de mayor tamaño (aves y mamíferos) en la región Paleotropical. A este respecto, diversos autores han mostrado que aquellos frutos que son dispersados por mamíferos presentan un tamaño mayor que los consumidos por aves (FOSTER & JANSON 1985, HAMMOND & BROWN 1995, KELLY 1995). A esto hay que añadir el intensivo análisis filogenético realizado por JORDANO (1995a), sobre 16 características de los frutos carnosos en 910 especies de angiospermas, encontrando que únicamente las dimensiones del fruto (diámetro del fruto y, marginalmente, la longitud) están relacionados con el tipo de dispersor de semillas, tendiendo a aumentar la talla de los frutos en aquellas especies vegetales que presentan una mayor participación de los mamíferos (tamaños mayores) como agentes

dispersantes de semillas frente a otros vertebrados frugívoros de menor tamaño (aves).

Estos estudios muestran por tanto, que aún existiendo fuertes limitaciones en estos sistemas mutualistas, podría haber una relación entre el tamaño de las especies de vertebrados frugívoros y la evolución del tamaño y forma en los frutos. No obstante JORDANO (1995a), expone que esta respuesta evolutiva en el diseño de los frutos tuvo que ser relevante en el origen de las principales líneas de diversificación de las angiospermas a niveles de familias y géneros, quedando por tanto, poca variación fenotípica disponible para el nivel específico, aunque se desconocen las tendencias adaptativas a este nivel de resolución. Este autor señala además la necesidad de realizar estudios con otros grupos de especies, con filogenias más robustas o incluso dentro de determinados grupos que presentan un amplio conjunto de especies (p.ej. *Solanum* spp., Rubiaceae) para contrastar este tipo de hipótesis adaptativas.

En esta parte de la presente memoria se plantea seguir en esta línea, abordando el análisis de la interacción de la Orija (*Neochamaelea pulverulenta*, Cneoraceae) con los lagartos omnívoros endémicos de Canarias (*Gallotia* spp., Lacertidae) en un amplio conjunto de localidades, cuantificando la variabilidad fenotípica y el signo y magnitud de la selección fenotípica generado por los lagartos sobre el diseño de los frutos. Este estudio se enmarca en un escenario ecológico/evolutivo de gran interés para probar este tipo de tendencias adaptativas ya que aborda el análisis de estas adaptaciones en un nivel de variabilidad menos sujeto a influencias filogenéticas (intraespecífico), además de aprovechar la variabilidad geográfica mostrada en esta interacción mutualista (VALIDO & NOGALES 1996 y 1997), de gran utilidad en estudios de ecología evolutiva (ENDLER 1986, TRAVIS 1996, JOHNSON & STEINER 1997). Otros puntos de interés adicionales, que justifican este estudio son:

- a) los frutos de esta especie muestran una gran variabilidad fenotípica en cuanto a su tamaño y forma, condicionado en gran medida por el tamaño de la semilla que contienen,
- b) existe una relación directa entre el tamaño de las semillas y su eficacia biológica (probabilidad de dispersión y germinación),
- c) la interacción es de alta especificidad: los lagartos canarios (g. *Gallotia*), son los únicos vertebrados que consumen sus frutos y dispersan sus semillas (VALIDO & NOGALES 1994), pudiendo ejercer un potencial de selección importante sobre el tamaño de éstos, sin interferencias con otro tipo de vertebrados frugívoros,

- d) existen marcadas diferencias entre el tamaño actual de los lagartos, tanto a niveles interinsulares como intrainisulares y, por tanto, del tamaño de frutos que pueden consumir,
- e) los lagartos presentes en cada isla han experimentado una historia evolutiva diferente aunque, en general, se puede establecer una tendencia común hacia una disminución de la talla de éstos desde épocas pretéritas (especies hoy extintas) hasta nuestros días (véase Historia Natural del Sistema para detalles) y que,
- f) tanto la Orijama como los lagartos han estado interaccionando de forma conjunta durante un amplio margen de tiempo para que este tipo de adaptaciones haya tenido lugar (véase Historia Natural del Sistema para detalles).

Atendiendo a este conjunto de características, la relación existente entre el tamaño de las semillas y la probabilidad de germinación, su implicación en el vigor y supervivencia de las plántulas (HARPER *et al.* 1970), así como lo expuesto más ampliamente por MACK (1993), MAZER & WHEELWRIGHT (1993), HAMMOND & BROWN (1995) y JORDANO (1995a), se postula que las diferencias interpoblacionales encontradas en el tamaño y forma de los frutos de la Orijama deben responder a cambios evolutivos generados como respuesta a la intensa selección fenotípica mostrada por los lagartos en cada una de las poblaciones en tiempo ecológico. Es asumido que tanto el tamaño como la forma de las semillas son caracteres heredables (PATERSON *et al.* 1991, MAZER & WHEELWRIGHT 1993, WHEELWRIGHT 1993, JORDANO, *comunicación personal*) y que los frutos más alargados son ingeridos más fácilmente que los esféricos de igual volumen (MAZER & WHEELWRIGHT 1993). Para aceptar esta hipótesis adaptativa, deberán cumplirse además las siguientes predicciones:

1. El tamaño del fruto y la semilla deben estar correlacionados.
2. La anchura de la comisura bucal y el tamaño de los lagartos deben estar relacionados.
3. Los lagartos de mayor talla podrán seleccionar cocos mayores y por tanto, dispersar semillas de mayor tamaño que los lagartos de menor tamaño.
4. Los lagartos de mayor talla podrán ingerir cocos con formas más esféricas que los de menor tamaño, que tenderán a seleccionar cocos con formas más alargadas.
5. El tamaño y la forma de los frutos de Orijama presente en cada isla debe

corresponder con la historia evolutiva del tamaño de los lagartos que han habitado y habitan en ésta. Las diferencias entre islas deben estar condicionadas por la desigual selección de tamaños y formas de cocos realizada por los lagartos (limitado por la anchura de la comisura bucal). Según esto, a medida que disminuye el tamaño de los lagartos en una determinada isla, los frutos deberán ser más pequeños y de formas más alargadas (alometrías negativas).

6. La selección diferencial de tamaños de frutos consumidos, y por tanto, de semillas dispersadas, tiene que presentar importantes implicaciones en la demografía de esta especie.
  
7. La extinción insular de una especie de lagarto de gran tamaño, y la posterior colonización de lagartos de menor talla, a esa isla debe generar un fenómeno de anacronismo en esta especie vegetal al igual que lo expuesto por JANZEN & MARTIN (1982) para especies del Neotrópico.

En este tipo de estudios de interacciones mutualistas caracterizados por una importante variación geográfica y, para conocer el papel que han tenido los lagartos como agentes selectivos en la evolución del tamaño y forma de los frutos (enfoque evolutivo), se hace necesario conocer previamente la variabilidad mostrada por estos rasgos entre poblaciones, las diferentes fuentes de variación que pudieran ocasionar esta variabilidad, así como sus consecuencias en el éxito reproductor de las plantas (enfoque ecológico). En este sentido, hay que señalar que para que la selección natural pueda actuar en estos rasgos, éstos deben estar caracterizados por una variación fenotípica suficiente que pueda ser detectada por los lagartos de cara a seleccionar determinadas plantas individuales atendiendo a los valores que toman estos caracteres cuantitativos (ENDLER 1986).

Por ello, esta tercera parte de la memoria ha sido dividida en dos Secciones atendiendo a estos dos tipos de enfoques diferentes pero complementarios en un estudio de estas

características (ecología evolutiva). En la primera se desarrollan los resultados obtenidos en cuanto a la plasticidad fenotípica mostrada por los frutos y semillas de la Orijama, analizando posibles causas que expliquen esta variación e independiente del papel que han podido jugar los lagartos. En la segunda, se exponen los resultados obtenidos al explorar la relación existente entre la plasticidad fenotípica del diseño de los frutos y los lagartos como agentes que promueven y modulan esta plasticidad por selección natural.

Atendiendo a estos dos conjuntos de datos complementarios, se desarrollará la discusión de esta tercera parte de la presente memoria, analizando el potencial de respuesta evolutiva de estos caracteres frente a la selección generada por los lagartos omnívoros dentro del marco teórico de la coevolución. Conocer el signo y magnitud de la selección fenotípica sobre un carácter es un primer paso para comprender su evolución, siendo indispensable para comprender el proceso de la coevolución en este tipo de interacciones mutualistas.

## HISTORIA NATURAL DEL SISTEMA

### *Lagartos canarios (g. Gallotia)*

El género *Gallotia* Boulenger 1916, endémico de las islas Canarias (ARNOLD 1973 y 1989), presenta una gran antigüedad respecto al resto de taxones pertenecientes a la familia Lacertidae (CASTANET & BÁEZ 1991). Su separación del resto de las especies de lacértidos y su llegada a Canarias se estima que ocurrió hace unos 30-35 millones de años (LUTZ *et al.* 1986, MAYER & BISCHOFF 1991, MAYER & BENYR 1994).

El número de especies actuales incluidas en este género varía en función de la técnica analítica empleada (caracteres morfológicos, secuencia de nucleótidos, electroforesis de proteínas, viabilidad de híbridos, etc.), habiendo ciertas discrepancias según los autores. Según esto, y teniendo en cuenta que el concepto de especie se encuentra inmerso en una gran controversia (COLLINS 1992, FROST *et al.* 1992, véase además MAYR 1998), para la denominación de los diferentes taxones específicos de *Gallotia* se ha seguido los estudios genéticos realizados por GONZÁLEZ *et al.* (1996) y RANDO *et al.* (1997), complementado con información sobre las variaciones morfológicas externas (HERNÁNDEZ *et al.* 1997, HERNÁNDEZ *et al.*, 2000) y de viabilidad de híbridos (LÓPEZ-JURADO *et al.* 1997). La combinación de diferentes tipos de datos (moleculares y no moleculares) ha sido utilizado en otras especies para resolver este tipo de conflictos (LARSON & DIMMICK 1993, WIENS & REEDER 1997).

Según esto, este género monofilético se encuentra representado en la actualidad por seis especies: *G. galloti* (OUDART 1839), *G. atlantica* (PETERS & DORIA 1882), *G. simonyi* (STEINDACHER 1889), *G. stehlini* (SCHENKEL 1901), *G. caesaris* (LEHRS 1914) y *G. intermedia* (HERNÁNDEZ, NOGALES & MARTÍN 2000). Esta consideración está acorde con lo expuesto recientemente en dos monografías herpetológicas en donde se incluyen las especies canarias (PLEGUEZUELOS 1997, BISCHOFF 1998) y con el concepto de especie evolutiva (cf. COLLINS 1992). Según este criterio, poblaciones alopátricas caracterizadas por algunas diferencias morfológicas y/o genéticas deben considerarse como especies diferentes.

En función del tamaño medio que presenta cada una de estas especies actuales y relacionado con su capacidad potencial para consumir frutos y dispersar semillas de Orijama, se pueden diferenciar claramente tres grupos (véase Tabla III.1).

En el primero y caracterizado por su menor talla (< 77 mm de longitud hocico-cloaca,

LHC), se puede incluir a *G. atlantica*, que habita en las islas de Fuerteventura y Lanzarote (e islotes cercanos), y a *G. caesaris*, que habitan las islas de La Gomera (*G. c. gomerae*) y El Hierro (*G. c. caesaris*). Un segundo grupo de talla intermedia (LHC= 96-145 mm), estaría compuesto por las diferentes formas de *G. galloti* que habitan las islas de Tenerife (*G. g. eisentrauti*, *G. g. galloti* y *G. g. insulanagae*) y La Palma (*G. g. palmae*). Y por último, un tercer grupo de tamaño mayor (LHC= 141-199 mm), estaría compuesto por *G. stehlini* (Gran Canaria), *G. simonyi* (en una zona restringida en El Hierro) y *G. intermedia* (en un pequeño sector de Tenerife) (véase Figura III.1).

Tabla III.1.- Biometría (en mm) de las diferentes especies y subespecies de *Gallotia* (sólo se incluyen ejemplares adultos). LHC: longitud hocico-cloaca; ACB: anchura comisura bucal, ambos en mm;  $\bar{x}$ = media aritmética; d.t.= desviación típica; Rango= valor mínimo y máximo; n= número de lagartos; Distrib.= Distribución de cada especie y subespecie. Se indican los símbolos de cada isla y localidad dentro de la isla para el caso de Tenerife y El Hierro; L: Lanzarote; F: Fuerteventura; C: Gran Canaria; T<sub>N</sub>: Tenerife, vertiente Norte; T<sub>S</sub>: Tenerife, vertiente Sur; T<sub>RA</sub>: Tenerife, Roque de Fuera (Anaga); T<sub>AG</sub>: Tenerife, Acantilado de Los Gigantes; G: La Gomera; H: El Hierro; H<sub>RS</sub>: El Hierro, Roque de Salmor; H<sub>FG</sub>: El Hierro, Fuga de Gorreta; P: La Palma. (†) indica formas extintas Para la

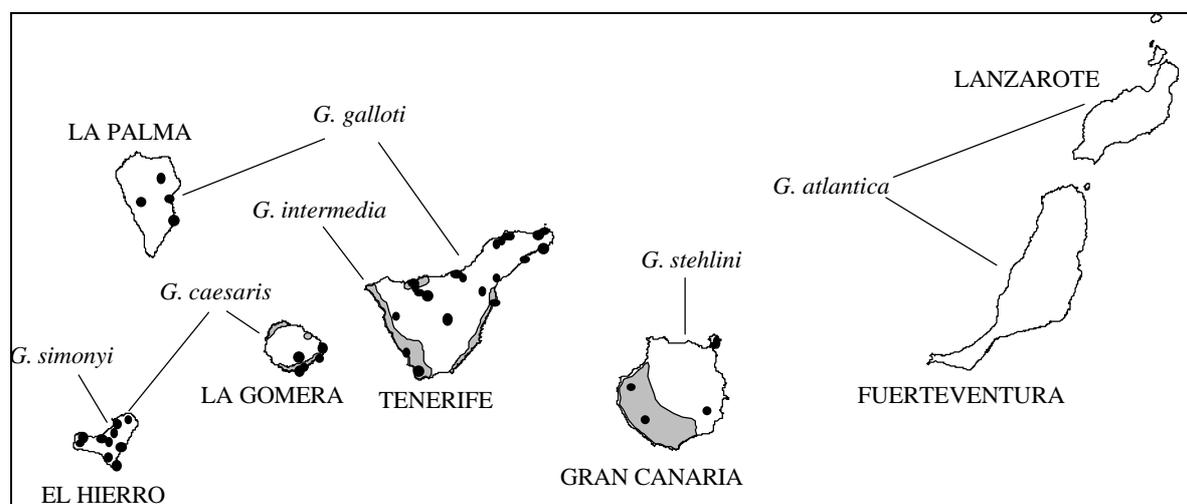
Relaciones evolutivas: *Neochamaelea pulverulenta*

denominación de las especies y subespecies se ha seguido a BISCHOFF (1998). Las especies están ordenadas de Este a Oeste en función del patrón de distribución geográfica en el archipiélago.

	x	d.t.	Rango	n	Distrib.
<i>G. atlantica</i> (PETERS & DORIA 1882)					L/F
LHC	60,8	9,9	47-96	65	
ACB	7,4	1,8	3,17-14,7	115	
<i>G. stehlini</i> (SCHENKEL 1901)					C
LHC	142,7	41,1	88-248	69	
ACB	16,6	4,7	10,5-40,1	98	
<i>G. galloti eisentrauti</i> (BISCHOFF 1982)					T <sub>N</sub>
LHC	103,1	13,2	69-136	168	
ACB	14,7	3,7	8,7-21,5	59	
<i>G. galloti galloti</i> (OUDART 1839)					T <sub>S</sub>
LHC	105,5	11,7	78-120	25	
ACB	5,21	2,1	10-19,6	25	
<i>G. galloti insulanagae</i> (MARTÍN 1985)					T <sub>RA</sub>
LHC	120,9	16,9	96-145	10	
ACB	17,1	3,3	12,9-21,2	10	
<i>G. intermedia</i> <sup>1</sup> (HERNÁNDEZ, NOGALES & MARTÍN 2000)					T <sub>AG</sub>
LHC	141,5	10,1	121-150	16	
ACB	22,8	-	17,7-24,2	4	
<i>G. caesaris gomeræ</i> (BOETTGER & MÜLLER 1914)					G
LHC	76,9	10,7	54-105	85	
ACB	11,7	2,1	8,1-17,7	85	
<i>G. galloti palmae</i> (BOETTGER & MÜLLER 1914)					P
LHC	95,9	11,69	79-120	33	
ACB	12,8	2,4	9,5-19,1	33	
<i>G. caesaris caesaris</i> (LEHRS 1914)					H
LHC	70,9	13,6	53-110	21	
ACB	10,7	2,7	7,6-15,1	7	
<i>G. simonyi machadoi</i> <sup>2</sup> (LÓPEZ-JURADO 1989)					H <sub>FG</sub>
LHC	198,6	21,4	144-204	31	
<i>G. aff. stehlini</i> (†) (LÓPEZ-JURADO 1985)					C
LHC	176 <sup>3</sup>		> 350 <sup>4</sup>		
<i>G. goliath</i> (†) (MERTENS 1942)					T/P/H
LHC <sup>5</sup>	358		hasta 546,4	48	
ACB	45,7		36,62- 54,8	2	
<i>G. simonyi</i> (†) (STEINDACHNER 1889)					T
LHC	184				
<i>G. goliath bravoana</i> <sup>6</sup> (HUTTERRER 1985)					G
LHC	380				
<i>G. simonyi gomerana</i> (†) <sup>6</sup> (HUTTERRER 1985)					G
LHC	214				
<i>G. simonyi simonyi</i> (†) <sup>7</sup> (STEINDACHNER 1889)					H <sub>RS</sub>
LHC	229,7	23,1	210-255	3	

<sup>1</sup> E. HERNÁNDEZ y J. URIOSTE (*comunicación personal*); <sup>2</sup> MÁRQUEZ *et al.* (1997) y RODRÍGUEZ *et al.* (1998); <sup>3</sup> LÓPEZ-JURADO (1985); <sup>4</sup> MATEO & LÓPEZ-JURADO (1992); <sup>5</sup> CASTANET & BÁEZ (1991) y CASTILLO *et al.* (1994); <sup>6</sup> HUTTERRER (1985); <sup>7</sup> BOULENGER (1891), SALVADOR (1971) y MACHADO (1985a),

Figura III.1.- Distribución geográfica de las diferentes especies de lagartos actuales y extintos (g. *Gallotia*) en el archipiélago canario. Los puntos indican las diferentes localidades donde se han encontrado restos de lagartos extintos en las islas (*G. goliath* y *G. simonyi* en Tenerife, La Gomera, El Hierro y La Palma y *G. aff. stehlini* en Gran Canaria). La distribución de los restos fósiles fue tomada de BRAVO (1953), GARCÍA & MARRERO (1978), MARRERO & GARCÍA (1978), BÖHME *et al.* (1981), MARTÍN (1982) HUTTERRER (1985), LÓPEZ-JURADO (1985), ALCOVER & FLORIT (1987), GARCÍA *et al.* (1989), ÍZQUIERDO *et al.* (1989), MATEO & LÓPEZ-JURADO (1992), CASTILLO *et al.* (1998) y LÓPEZ-JURADO *et al.* (1999). El área sombreada en cada isla corresponde a la distribución actual de la Orijama (BARQUÍN & VOGGENREITER 1988). En la Tabla III.1 se indican los tamaños de los lagartos (LHC).



Al igual que las especies actuales, otros dos grupos de especies fósiles pueden diferenciarse en cuanto a su tamaño. En primer lugar, lagartos de gran talla habitaron en el pasado las islas de Tenerife (MERTENS 1942), La Gomera (HUTTERRER 1985), La Palma (BRAVO 1953) y El Hierro (ÍZQUIERDO *et al.* 1989). Estas formas fósiles de gran tamaño fueron descritas en un principio como dos especies diferentes: *G. goliath* (MERTENS 1942) y *G. maxima* (BRAVO 1953), aunque en la actualidad se tiende a considerarla como una única (*G. goliath*) (GASC 1971, ÍZQUIERDO *et al.* 1989, LÓPEZ-JURADO & MATEO 1995, BARAHONA & BARBADILLO 1997). Un segundo grupo de restos óseos fósiles correspondientes a ejemplares de menor talla que los de *G. goliath* (LHC= 184-214 mm) y asignados como diferentes formas de *G. simonyi*, ha sido descubierto en las islas de Tenerife, La Gomera y El Hierro (HUTTERRER 1985, GARCÍA-TALAVERA *et al.* 1989, LÓPEZ-JURADO *et al.* 1999).

La forma de mayor tamaño (*G. goliath*) habitó las islas desde finales del Terciario (BRAVO 1953) desapareciendo de las islas en el Cuaternario (CASTILLO *et al.* 1994). En Tenerife

se estima que alcanzó una talla de hasta 546 mm de LHC (CASTILLO *et al.* 1994), mientras que para La Gomera su estimación es algo menor (380 mm de LHC; HUTTERER 1985). En cambio, las formas de menor tamaño (*G. simonyi*) presentan un gradiente de extinción diferencial en cada isla, habiendo desaparecido de La Gomera (hace tan sólo unos 500 años) (HUTTERER 1985), y quedando pequeñas poblaciones relicticas en El Hierro (*G. simonyi machadoi*) y posiblemente en Tenerife cohabitando con las diferentes formas actuales de *G. galloti* (RANDO *et al.* 1997).

Aparte de la controversia que existe con las formas actuales, diferentes alternativas son también señaladas para cada una de las formas fósiles encontradas en las islas, posiblemente relacionada con la dificultad que conlleva la asignación taxonómica basada en información osteológica, no habiendo un acuerdo entre las diferentes formas extintas asignadas como *G. goliath*, *G. simonyi* e incluso *G. aff. stehlini*, aparecido éste último en la Península de Anaga (Taganana, Tenerife) (MERTENS 1942, BRAVO 1953, GASC 1971, HUTTERER 1985, CASTILLO *et al.* 1994, LÓPEZ-JURADO & MATEO 1995, MATEO *et al.* 1999).

Teniendo en cuenta la secuencia de extinciones y sustituciones de especies ocurridas en estas islas (Tenerife, La Gomera, La Palma y El Hierro), e independientemente de la problemática que existe a la hora de asignar una denominación específica a cada uno de estos taxones, se observa un patrón común hacia la disminución progresiva de la talla de los lagartos a lo largo de su evolución en cada isla. A este respecto, hay que señalar que un patrón similar, pero en el que se encuentra involucrado una única especie, también ha ocurrido en la isla de Gran Canaria. Esta isla estuvo habitada por formas de *G. stehlini* de mayor talla que las actuales (*Gallotia aff. stehlini*; hasta 350 mm de LHC; LÓPEZ-JURADO 1985 y MATEO & LÓPEZ-JURADO 1992), observándose una progresiva disminución de su tamaño a partir de la llegada del hombre a esta isla (hace  $\approx$  2.000 años) (MATEO & LÓPEZ-JURADO 1992) (véase datos biométricos en la Tabla III.1).

Se propone que la extinción de estas especies de mayor tamaño fue causada por diversos factores, destacando: la intensa actividad volcánica padecida en las islas, por acción directa (consumo) o indirecta (introducción de depredadores) de los antiguos habitantes de las islas, etc. (MACHADO 1985b, PREGILL 1986, MATEO & LÓPEZ-JURADO 1992, CASTILLO *et al.* 1994, LÓPEZ-JURADO *et al.* 1999).

A juzgar por la gran abundancia de restos fósiles descubiertos de estos lagartos (véase Figura III.1), y teniendo en cuenta la dificultad que conlleva el descubrimiento de estos restos

en zonas de intensa actividad volcánica, es de suponer que debieron de ser especies relativamente abundantes en épocas pasadas, siendo posiblemente muy frecuentes en las zonas bajas de las islas al igual que lo son las especies actuales.

No existen datos sobre el régimen alimentario que pudieron haber llevado estas especies extintas, pero si se tiene en cuenta la tendencia hacia la herbivoría a medida que se incrementa la talla de los lagartos (POUGHT 1973, KING 1996), es evidente suponer que presentasen también una dieta eminentemente vegetariana (básicamente frutos), y quizás lo fuese en una mayor proporción que lo observado en las formas actuales. Una importante cantidad de vegetales en la dieta también se ha puesto de manifiesto en las especies actuales de Canarias (MACHADO 1985a, MOLINA-BORJA 1986, MOLINA-BORJA & BARQUÍN 1986, MOLINA-BORJA 1991, NARANJO *et al.* 1991, VALIDO & NOGALES 1994, PÉREZ-MELLADO *et al.* 1999; véase además Parte I de la presente memoria), mostrándose además que se incrementa la importancia de este componente en la dieta a medida que aumenta el tamaño del lagarto, tanto entre especies como para una misma especie (MATEO & LÓPEZ-JURADO 1992, LÓPEZ-JURADO & MATEO 1995).

#### *Orijama (Neochamaelea pulverulenta)*

*Neochamaelea pulverulenta* (VENT.) ERDTM., denominada localmente como Orijama, término que proviene del vocablo aborigen "Ori-ahoram" (Leña Buena o Leña Santa) (DEL ARCO 1993, CÁCERES & SALAS 1995), es una especie endémica de las islas Canarias, y uno de los dos taxones existentes de la familia Cneoraceae, junto con otro (*Cneorum tricoccon*) localizado en el área Mediterránea y en Cuba (MABBERLEY 1997). Esta distribución disyunta, junto con los datos taxonómicos, citológicos, morfológicos y paleobotánicos obtenidos, define a *N. pulverulenta* como un paleoendemismo (BRAMWELL 1976, BORGES 1979); y al igual que otros endemismos canarios deben constituir formas ancestrales (paleoflora) de algún género presente en el Mediterráneo (*Cneorum*) producto de su aislamiento genético desde el período del Terciario (BRAMWELL 1976).

*Neochamaelea pulverulenta* es una especie andromonoica que puede alcanzar hasta 1,8 m de altura ( $\bar{x}$ = 0,94 m; d.t.= 0,4; n= 162), siendo común localmente en el matorral xerofítico de las islas de Gran Canaria, Tenerife y, en menor medida, La Gomera. Se distribuye desde la costa hasta aproximadamente los 400 m s.n.m.

En la isla de El Hierro, no se ha podido confirmar su presencia actual (*observación personal* y E. BARQUÍN, G. KUNKEL, F. LAROCHE, R. MESA, M. NOGALES, P. PÉREZ DE PAZ, O. RODRÍGUEZ, A. SANTOS y V. VOGGENREITER, *comunicación personal*), aún siendo citada por HANSEN & SUNDING (1993), posiblemente a partir de la información de CEBALLOS & ORTUÑO (1951 y 1976), que la citan como escasa en el litoral NO de la isla (Dehesa de Sabinosa). Según esto, y teniendo en cuenta que los autores L. CEBALLOS y F. ORTUÑO, visitaron las islas con fecha anterior a 1950, y que eran perfectos conocedores de la flora canaria, es por lo que es posible considerar (con ciertas limitaciones) a la Orijama como extinta en El Hierro.

Un caso similar, pero con datos más dudosos ocurre en la isla de La Palma. Desde 1979, es citada para esta isla por A. HANSEN y P. SUNDING, aunque no aportan datos claros de su presencia insular (P. SUNDING, *comunicación personal*) a la vez que A. SANTOS no la cita en esta isla (SANTOS 1983 y *comunicación personal*). No obstante, existen vestigios de una posible existencia en épocas pasadas a juzgar por la aparición de restos de esta especie (ramas y tallos) en collares de cuentas de los aborígenes isleños (HERNÁNDEZ 1972). Sin embargo, este dato no se encuentra confirmado definitivamente (J.F. NAVARRO MEDEROS *comunicación personal*), y hasta la fecha, no se ha detectado ningún otro vestigio en los yacimientos aborígenes (J.F. NAVARRO MEDEROS y M<sup>a</sup>.C. DEL ARCO, *comunicación personal*). Según esto y con ciertas reservas, también se podría considerar como extinta en La Palma.

En las islas de Fuerteventura y Lanzarote, esta especie no se encuentra en la actualidad (HANSEN & SUNDING 1993), no existiendo tampoco ningún tipo de registro en los yacimientos aborígenes que pueda señalar su presencia en épocas pretéritas en el mismo sentido que lo observado en Gran Canaria, Tenerife y La Gomera (DEL ARCO 1993, CHRIST 1998; M<sup>a</sup>.C. DEL ARCO y C. GONZÁLEZ, *comunicación personal*).

Esta planta puede florecer desde diciembre hasta mayo. No obstante, pueden ser observadas flores anteriores y posteriores a estas fechas. El fruto procede de un ovario sincárpico con 1-4 carpelos individualizados (cocos) indehiscentes que albergan una semilla cada uno. El fruto maduro puede consistir en 1, 2, 3 o 4 cocos, y nos referiremos en adelante a ellos como mono, di, tri o tretacocos. Estos cocos esféricos se vuelven de color rojo-grisáceo al madurar y contienen invariablemente una sola semilla con endocarpo muy duro.

La biología de la reproducción es poco conocida. Las flores, tanto las masculinas como las hermafroditas en un mismo pie de planta, producen una cierta cantidad de néctar en la base del ovario que atrae a insectos polinizadores como son las abejas (*Apis mellifera*, Apidae) y

hormigas (*Camponotus rufoglaucus*, Formicidae). Otros himenópteros que han sido observados visitando las flores de esta especie son: *Lasioglossum loetum*, *L. viride* y *Nomioides fortunatus* (Halictidae), *Micromeriella hyalina* (Scoliidae) y *Cerceris concinna* (Philanthinae) (HOHMANN *et al.* 1993). La tasa de visita de insectos es relativamente alta, variando entre 10 y 34 insectos/5 minutos (J. OLESEN, *comunicación personal*).

La relación entre el número de flores masculinas y hermafroditas producidas por una planta presenta una gran variabilidad interindividual, detectándose individuos sin flores hermafroditas y otros sin flores masculinas.

El único grupo de vertebrados que dispersan sus semillas son los lagartos (*Gallotia* spp.) (VALIDO & NOGALES 1994). Otras especies frugívoras presentes en estas zonas de matorral xerofítico de Canarias poseen claras restricciones morfológicas (p.ej. *Sylvia* spp.) para el consumo de frutos y dispersar sus semillas, o bien no incluyen estos frutos en su dieta, como ocurre en el caso del cuervo, *Corvus corax* (NOGALES & HERNÁNDEZ 1994). A este respecto hay que señalar que las aves tampoco consumen los frutos de la otra especie de Cneoracea (*Cneorum tricoccon*) presente en el archipiélago balear (TRAVESET 1995b y *comunicación personal*).

En la actualidad, roedores introducidos en las islas, como las ratas (*Rattus* sp.) y posiblemente los ratones (*Mus musculus*), depredan sobre una cantidad importante de semillas, encontrándose importantes aglomeraciones de semillas roídas en las entradas de las madrigueras de estos micromamíferos (*observación personal*).

## ÁREAS DE ESTUDIO

El presente estudio fue realizado en la primavera-verano de 1996 en las tres islas centrales del archipiélago canario (Gran Canaria, Tenerife y La Gomera), donde existen poblaciones de Orijama en la actualidad. Además, se prospectaron diversas zonas en El Hierro para confirmar la ausencia actual de esta especie en la isla, a partir de los indicios bibliográficos de su presencia en un pasado reciente (véase el apartado de Historia Natural del Sistema para detalles).

Las diferentes localidades de estudio están situadas en las zonas bajas de las islas, concretamente en el tabaibal-cardonal (Piso bioclimático infracanario árido-semiárido) (RIVAS-MARTÍNEZ 1983), caracterizado por un clima seco, una temperatura media anual de 20 °C y una precipitación anual inferior a los 300 mm, concentrada en el período comprendido entre los meses de octubre-marzo (MARZOL-JAÉN 1988).

Este hábitat está caracterizado por un matorral xerofítico formado por diferentes especies del género *Euphorbia* (Euphorbiaceae), la Tabaiba amarga (*E. obtusifolia*), la Tabaiba dulce (*E. balsamifera*), el Cardón (*E. canariensis*), además de la Ahulaga (*Launaea arborescens*, Compositae), el Incienso (*Artemisia thuscula*, Compositae), el Verode (*Kleinia neriifolia*, Compositae), el Espino de mar (*Lycium intricatum*, Solanaceae), el Cornical (*Periploca laevigata*, Asclepiadaceae), así como algunas especies que producen frutos carnosos como son el Balo (*Plocama pendula*, Rubiaceae), el Tasaigo (*Rubia fruticosa*, Rubiaceae), los Aspárragos (*Asparagus pastorianus*, *A. arborescens* y *A. plocamoides*, Liliaceae), el Orobal (*Withania aristata*, Solanaceae), la Orijama (*Neochamaelea pulverulenta*, Cneoraceae), además de las tuneras asilvestradas, *Opuntia dillenii* y *Opuntia ficus-indica* (Cactaceae), entre otras. La presencia/ausencia de cada especie así como su abundancia relativa varía en función de la isla y la localidad estudiada.

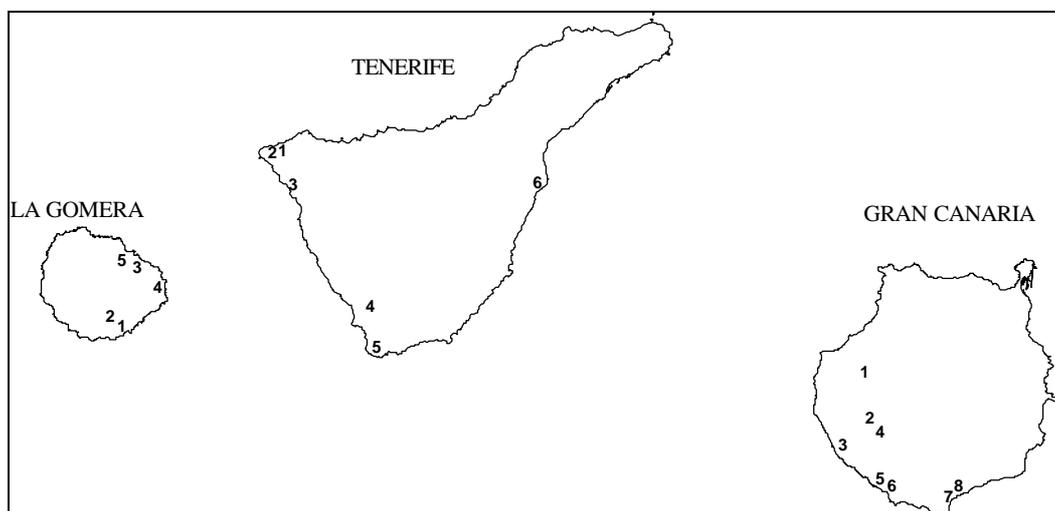
Para el presente estudio se seleccionaron diferentes áreas en cada una de las tres islas con el fin de coleccionar excrementos de lagartos y frutos de Orijama de forma que se abarcara un amplio abanico de situaciones ambientales dentro del marco general de la vegetación xerofítica del Piso Basal (tabaibal-cardonal). Para ello, se seleccionaron un total de 19 localidades repartidas de la siguiente manera. Ocho en Gran Canaria: barrancos de La Aldea, Agua La Perra, Mogán, La Verga y dos zonas en los barrancos de Las Burras (Bco. Las Burras I y II en adelante) y Veneguera (Bco. Veneguera I y II); seis en Tenerife: Punta de Rasca,

Barranco La Arena, Acantilado de Los Gigantes, Malpaís de Güímar, y dos zonas en Teno Bajo (Teno I en el Barranco de Las Cuevas y Teno II en las cercanías de la Punta de Teno); y cinco en La Gomera: Puntallana, barrancos de Juel y Tagulucho, y dos localidades a diferente altitud en el Barranco de Tapahuga (Tapahuga I y II) (Figura III.2).

Anteriormente, en la primavera-verano de 1994, se seleccionaron dos localidades: Bco. Agua la Perra (Gran Canaria) y Teno II (Punta de Teno, Tenerife) de las cuales se obtuvieron unos datos preliminares del tamaño de semillas producidas por las plantas y aquellas que eran activamente dispersadas por los lagartos (VALIDO & NOGALES 1996) y a la vez útiles para su comparación interanual en el presente contexto.

Las diferentes localidades señaladas anteriormente para La Gomera, además de un amplio conjunto de localidades adicionales (barrancos de Majona, Iguala, Chingüarime, La Negra, Valle Gran Rey, Argüayoda, etc.), fueron prospectadas en 1995 y 1997, para recolectar excrementos y confirmar a un nivel insular más amplio que los lagartos de esta isla (*Gallotia caesaris gomerae*) no están dispersando las semillas de la Orijama en la actualidad.

Figura III.2.- Localización geográfica de las 19 localidades estudiadas en el presente estudio en Gran Canaria, Tenerife y La Gomera. En la tabla adjunta se indica la altitud (m s.n.m.) y coordenadas UTM de cada localidad. Véase la Figura III.1 para la distribución geográfica actual de la Orijama en estas islas.



ISLA	LOCALIDAD	ALTITUD (m)	UTM
GRAN CANARIA	1. Bco. La Aldea	350	28RDR2895
	2. Bco. Veneguera I	370	28RDR2986
	3. Bco. Veneguera II	70	28RDR2381
	4. Bco. Mogán	375	28RDR2985
	5. Bco. Agua La Perra	225	28RDR3174
	6. Bco. La Verga	70	28RDR3172
	7. Bco. Las Burras I	50	28RDR4571
	8. Bco. Las Burras II	50	28RDR4571
TENERIFE	1. Bco. Las Cuevas (Teno I)	150	28RCS1337
	2. Punta de Teno (Teno II)	60	28RCS1237
	3. Acantilado de Los Gigantes	550	28RCS1829
	4. Bco. La Arena	250	28RCS3308
	5. Punta de Rasca	25	28RCR3399
	6. Malpaís de Güímar	25	28RCS6633
LA GOMERA	1. Bco. Tapahuga I	125	28RBS8503
	2. Bco. Tapahuga II	500	28RBS8306
	3. Bco. Juel	400	28RBS8916
	4. Puntallana	25	28RBS9312
	5. Bco. Taguluche	175	28RBS8817

## MÉTODOS

### *Selección de las localidades*

Diferentes factores bióticos (características de la planta madre) y abióticos (p.ej. niveles de precipitación) pueden influir en el tamaño de los frutos y semillas de la Orijama, independientemente de la acción que pudieran estar ejerciendo los lagartos frugívoros dispersores de semillas (véase p.ej. PRIMACK 1987, THOMPSON & RABINOWITZ 1989). El análisis de estos factores ofrecerá por tanto, una visión más completa de la validez de la hipótesis propuesta en la presente memoria (hipótesis adaptacionista; véase la introducción de esta tercera parte), frente a este grupo de hipótesis alternativas.

Por ello y para poder comprobar este conjunto de hipótesis, se construyeron tres matrices de datos que difieren en el número de poblaciones incluidas en cada una. Estos datos fueron utilizados para conocer el sentido y magnitud de los efectos de estos factores sobre los valores biométricos de los frutos y semillas de la Orijama. Estos conjuntos de datos son los siguientes:

- Matriz I: Utilizada para analizar el efecto de la localización geográfica y de diversas características de la planta madre: tamaño de la cosecha, niveles de abortos de semillas y biometrías de las plantas sobre el tamaño de frutos y semillas.
- Matriz II: Usada para conocer el efecto de la precipitación media anual de cada localidad.
- Matriz III: Empleada para evaluar y cuantificar la presión selectiva ejercida por los lagartos sobre el tamaño y forma de frutos y semillas.

Las dos primeras son usadas para conocer los patrones de variación fenotípica mostrada por estos rasgos, así como la magnitud de variación que es explicada por estos factores (resultados presentados en la Sección III.1). En cambio, la tercera matriz fue empleada para conocer el patrón de selección fenotípica generado por los lagartos (Sección III.2), e independientemente del porcentaje de varianza que es explicado por los dos primeros

conjuntos de factores controlando estadísticamente sus efectos.

Para la primera de ellas (Matriz I), se seleccionaron 8 de las 19 poblaciones iniciales (barrancos de La Aldea, Agua La Perra y Veneguera I en Gran Canaria; Punta de Rasca, Teno I y el Bco. La Arena en Tenerife; Puntallana y el Bco. Juel en La Gomera).

La totalidad de las localidades representan condiciones climáticas relativamente diferentes, por lo que para cada una de éstas y con vistas a evaluar la fuente de variación asociada a condiciones climáticas, se analiza la relación existente entre la precipitación media anual y el tamaño de los frutos y semillas en estas poblaciones. Se incluyen sólo datos de precipitación de estaciones pluviométricas cercanas y con series de datos > 12 años. Por ello, en la matriz II, sólo se considera la información obtenida de un total de 16 localidades. En algunos casos se tuvo que recurrir a la media obtenida de varias estaciones meteorológicas cercanas. Los datos pluviométricos se obtuvieron de las bases de datos cedidas por parte del Centro Meteorológico Territorial de Canarias Oriental de Las Palmas, Centro Meteorológico de St<sup>a</sup> Cruz de Tenerife y Servicio Hidráulico de Las Palmas.

Las poblaciones excluidas de la matriz II son: Acantilado de Los Gigantes (Tenerife) y Punta Llana (La Gomera), por no tener una serie de datos de precipitación adecuada para el análisis y la población del Bco. Las Burras I (Gran Canaria), por haber sido regada periódicamente ( $\approx$  una vez cada semana) durante los últimos 5 años con aguas residuales previamente depuradas. No obstante, esta localidad será de utilidad para comparar el efecto del incremento en recursos hídricos al compararla con una localidad cercana que no está tratada con precipitación artificial (Bco. Las Burras II).

Para la matriz III, sólo pudo incluirse la totalidad de las poblaciones de Gran Canaria y Tenerife, ya que en La Gomera no se detectó ninguna semilla en los excrementos de lagartos en los tres años que se realizaron visitas a diferentes localidades de la isla.

#### *Obtención de los datos*

Cada una de estas zonas fue visitada primeramente entre el 22 de junio y 7 de julio de 1996 para contabilizar el tamaño de las cosechas, obtener los datos biométricos de las plantas y recolectar frutos de éstas antes de que fueran consumidas por los lagartos. Desde el mes de

abril, se hizo un seguimiento continuo en algunas de las poblaciones para ver el momento adecuado para realizar las mediciones de las cosechas y frutos.

Entre el 9 y 16 de agosto, cuando los frutos ya fueron o estaban siendo consumidos por lagartos, se visitó otra vez cada una de estas localidades para recolectar excrementos de lagartos, y de esta manera conocer la importancia de estos frutos en la dieta de los lagartos, así como averiguar el tamaño (diámetro máximo y longitud) de las semillas dispersadas y por tanto de frutos seleccionados en cada localidad. Estos datos fueron incluidos en la matriz III junto con los datos obtenidos de los tamaños de las semillas de las plantas (muestra "Control"). A continuación se detallan los métodos concretos utilizados en cada caso.

En las ocho localidades anteriormente mencionadas y utilizadas para confeccionar la matriz I, se seleccionaron aleatoriamente un total de 162 arbustos (entre 20-30 en cada localidad). Las cosechas de estas plantas fueron contabilizadas directamente, teniéndose en cuenta el número de frutos presentes en función de cada tipo de fruto (mono, di, tri y tetracocos con 3, 2, 1 y ningún aborto, respectivamente). Para algunas plantas, se tuvo que recurrir al conteo de frutos verdes que habían caído en el suelo para conocer el tamaño total de la cosecha. Aquellos arbustos que presentaban una importante fracción de su cosecha en el suelo no fueron tenidos en cuenta en el estudio. Además, en cada una de estas plantas, se obtuvieron los valores máximos de la altura y del largo y anchura de la proyección horizontal de la copa del arbusto.

Para cada uno de los tipos de frutos (mono, di, tri y tetracocos), se midieron entre 10-30 frutos (en función del tamaño de la cosecha) por cada una de las 162 plantas. Estos frutos fueron seleccionados en diferentes ramas de la planta, de forma que se obtuviese una muestra lo más representativa posible de cada planta madre. Con estos datos se elaboró la matriz I con un total de 10.950 registros de diámetros de frutos y semillas. Para cada fruto se midió el largo y diámetro máximo externo del fruto y el largo y diámetro de las semillas que portaban cada coco. De éstos, se extrajo el valor medio del tamaño de los frutos y semillas por cada pie de planta. Las mediciones se realizaron utilizando un calibrado digital con una aproximación de 0,1 mm.

Para las matrices II y III, y con el fin de analizar la mayor variabilidad intrapoblacional posible, se realizaron una serie de transectos aleatorios (en diferente número en función de la localidad) para medir frutos de al menos 30 arbustos diferentes en las 19 localidades. Se midieron en torno a 5 frutos y semillas por tipo de coco en cada uno de los arbustos incluidos

dentro estos transectos. Como no todos los arbustos presentaban los cuatro tipos de frutos, esto hace que se hayan medido en torno a 10-20 frutos por cada arbusto.

Para el caso de aquellas plantas seleccionadas de las 8 localidades anteriores que fueron analizados más exhaustivamente (véase párrafos anteriores), fue seleccionada una muestra al azar que se unió al resto de frutos medidos en el resto de las plantas de esa localidad, hasta completar al menos un total de 30 arbustos por localidad. Esta muestra constituyó por tanto la muestra "Control" (n= 6.247 registros) que será utilizada para comparar con el tamaño de las semillas dispersadas por los lagartos en cada localidad.

La recolección de excrementos se hizo mediante una búsqueda intensiva en cada localidad, abarcando el mayor número posible de zonas para incrementar la variabilidad individual mostrada por la población de lagartos de cada una de las localidades (diferentes tamaños de lagartos en la misma población). Además se midieron los excrementos (longitud y diámetro) para obtener una estima del tamaño de los lagartos en cada localidad (al menos de la clase de talla que accedía a este recurso). Estas estimaciones están basadas en los datos obtenidos de lagartos (*G. galloti*) mantenidos en cautividad con una dieta omnívora (n= 24 ejemplares). Aparte de esto, se obtuvieron datos biométricos (longitud hocico-cloaca y anchura de la comisura bucal) de las especies de lagartos que habitan cada isla a partir de ejemplares capturados mediante el uso de trampas cebadas con frutas (tomates y plátanos), así como de ejemplares que se encuentran depositados en las colecciones de la Estación Biológica de Doñana (CSIC, Sevilla) y en la U.D.I. de Zoología (Departamento de Biología Animal, Universidad de La Laguna). El número de lagartos utilizados de cada especie o subespecie se indican en la Tabla III.1. Estos datos biométricos fueron obtenidos utilizando un calibrado digital y únicamente individuos adultos se incluyen en los análisis.

La comparación interespecífica de variables métricas continuas, que varían con la edad (crecimiento telométrico), presenta complicaciones metodológicas que deben tenerse en cuenta en el presente contexto. Al utilizar como variable la media aritmética, ésta puede verse afectada por una diferente eficacia mostrada por las trampas usadas para capturar los ejemplares o por una variabilidad interpoblacional en la estructura de la edad de las poblaciones. Sin embargo, estos sesgos potenciales quedan minimizadas si se tiene en cuenta las siguientes consideraciones:

En primer lugar, CASTANET & BÁEZ (1988) para *G. galloti* en Tenerife, muestran una tendencia estabilizadora en la LHC una vez alcanzada la madurez sexual (entre 3 y 4 años).

Aunque no se dispone de datos de las curvas de crecimientos exhibido por las otras especies, si es conocido que *G. stehlini* alcanza la madurez sexual a partir del cuarto año de vida (KLEMMER 1976), mientras que para *G. caealis* y *G. intermedia*, sería aplicable lo observado en *G. galloti* (KLEMMER 1976) y en *G. simonyi* (RODRÍGUEZ-DOMÍNGUEZ *et al.* 1998), respectivamente. Según estas consideraciones, y al igual que muchas especies de lacértidos, se asume que a partir de la madurez sexual se produce una cierta estabilización en la tasa de crecimiento. En segundo lugar, los ejemplares utilizados fueron capturados en un amplio conjunto de localidades en cada isla, que reflejan diferentes condiciones ecológicas.

Por ello, al utilizar sólo individuos adultos capturados en un extenso número de localidades, disminuye considerablemente estos sesgos potenciales, validando el uso de la media aritmética en estas comparaciones. Además, este patrón de diferencias se mantiene consistente si se observan los valores máximos alcanzados por los lagartos en cada una de estas islas: Gran Canaria (248 mm), Tenerife (150 mm en *G. intermedia* y 145 mm en *G. g. insulanagae*) y La Gomera (105 mm) (véase Tabla III.1).

#### *Pruebas de germinación*

Desde agosto de 1993 se llevó a cabo un experimento de germinación para determinar el efecto producido por el tamaño de la semilla y el paso por el tracto digestivo de los lagartos sobre la capacidad de germinación. Para ello, se midieron y sembraron independientemente semillas colectadas de plantas y excrementos de lagartos (*G. galloti*) en Teno II (Punta de Teno, Tenerife) (n= 216 y n= 42, respectivamente) y excrementos de *G. stehlini* de Gran Canaria (n= 54; Bco. Agua La Perra). El sustrato empleado estaba compuesto por una mezcla de tierra de monte, turba y piroclastos volcánicos, cuyas proporciones fueron 2:1:1. Teniendo en cuenta el alto período de dormancia observado en esta especie (VALIDO & NOGALES 1994), la germinación fue seguida hasta diciembre 1997 (1.607 días), regándose las bandejas cada 3-4 días durante el período octubre-febrero de cada año, coincidiendo con el régimen natural de lluvias de las zonas bajas de las islas (MARZOL-JAÉN 1988). Para conocer el efecto de la procedencia de las semillas (de mono, di, tri y tetracos) sobre la capacidad de germinación, 54 semillas de cada tipo fueron sembradas (total = 216), y el conocimiento del diámetro de las

semillas que habían sido sembradas permite estudiar la relación entre el evento de germinación y el tamaño de éstas.

Además, se decidió comprobar la viabilidad de las semillas en función del diámetro, empleándose para ello la prueba del 2,3,5 triphenil tetrazolium (TTC) (HEYDECKER 1965 y 1968, SCHARPF 1970). Se utilizó una solución 0,1% (p/v) de TTC en tampón fosfato (ph= 7), en la cual se colocaron las semillas seccionadas durante 24 horas y en condiciones de oscuridad. Las semillas fueron tratadas previamente en una solución de etanol al 70% durante 30 segundos, con el fin de eliminar grasas y aceites de la superficie, sumergiéndose posteriormente durante 24 horas en agua. Una vez concluidas las 24 horas, se consideraron como viables a aquellas semillas que presentaban el embrión coloreado. Estas pruebas se realizaron en el laboratorio de la UDI de Fisiología Vegetal (Departamento de Biología Vegetal, Universidad de La Laguna).

## ANÁLISIS DE DATOS

Los análisis de la varianza (ANOVA) fueron realizados con el procedimiento GLM (modelo general lineal) utilizando las rutinas de los programas estadísticos del SAS (SAS INSTITUTE 1988) y el SPSS (NORUSIS 1992). Debido a los diferentes tamaños de muestras analizados en cada una de las poblaciones, se utilizó la suma de cuadrados Tipo III (modelos no equilibrados) para estimar la suma de cuadrados parciales (SOKAL & ROHLF 1979, SHAW & MITCHELL-OLDS 1993).

Para distinguir la magnitud que representa cada uno de los componentes de variación en las variables estudiadas y su partición atribuible a las diferentes fuentes de variación, se utilizaron ANOVAS encajados (NESTED ANOVA). Los efectos estudiados fueron isla, localidad y tipo de fruto en la matriz II. Además este análisis se repitió utilizando la matriz I para incluir el efecto planta. La localidad y la planta fueron incluidas en los modelos como efectos aleatorios, mientras que la isla y el tipo de fruto se incluyeron como efectos fijos. Los componentes de varianza de cada efecto han sido obtenidos mediante el uso del procedimiento diseñado para casos con diferentes tamaños de muestras (SOKAL & ROHLF 1979), utilizándose las sumas de cuadrados del nivel encajado inmediatamente inferior para la estimación del grado de significación (SAS INSTITUTE 1988).

Una vez detectado que la variable dependiente (diámetro de las semillas) se encontraba relacionada con los niveles de precipitación de cada zona (véase resultados Sección III.1), se utilizó el diámetro de las semillas depurado del efecto producido por los diferentes valores tomados por la precipitación en cada una de las localidades. Esto se realizó utilizando, como variable dependiente, los residuos del análisis de regresión paramétrica entre el diámetro de las semillas y los valores de precipitación en cada zona. De esta manera, estos valores (residuos) no incluyen la componente de varianza del diámetro de las semillas que explica la precipitación.

Asimismo, el tamaño de los arbustos repercutió significativamente en el diámetro de las semillas, siendo éstas mayores en arbustos de mayor altura (véase Resultados de la Sección III.1). Según esto, en los análisis de NESTED ANOVA también fueron realizados utilizando la variable dependiente sin el efecto de precipitación y altura de la planta madre conjuntamente (en 7 localidades).

Las variaciones entre la longitud (L), el diámetro (D) y masa (M) de las semillas fueron

estudiadas utilizando las siguientes ecuaciones (véase HERRERA 1992b):

$$L = k_1 M^{1/3} \quad \text{y} \quad D = k_2 M^{1/3}$$

Las ecuaciones alométricas se obtienen al aplicar logaritmos:

$$\text{Log}_{10} L = 1/3 \text{Log}_{10} M + \text{Log}_{10} k_1$$

$$\text{Log}_{10} D = 1/3 \text{Log}_{10} M + \text{Log}_{10} k_2$$

Reagrupando las ecuaciones, quedaría:

$$\text{Log}_{10} D = \text{Log}_{10} L + \text{Log}_{10} k_2 - \text{Log}_{10} k_1$$

Al ser  $k_1$  y  $k_2$  constantes, las ecuaciones finales quedarían de la siguiente forma:

$$\text{Log}_{10} (\text{Diámetro semilla}) = \text{Log}_{10} (\text{Largo semilla}) + a$$

El método de estimación de la pendiente en la recta de regresión empleado fue el del eje principal ("MAJOR AXIS REGRESSION"). Esta técnica es la más adecuada para este tipo de datos por los siguientes motivos: 1) no asume que los valores de una variable influye en la otra, 2) el término de error cometido al medir las dos variables deben ser aproximadamente igual y 3) es un método más conservativo a la hora de asignar el valor de la pendiente (véase RAYNER 1985, MCARDLE 1988 y LABARBERA 1989 para ver detalles específicos de estos análisis y HERRERA 1992b y MAZER & WHEELWRIGHT 1993 sobre la aplicación de esta técnica en estudios alométricos en frutos carnosos). Además, se indican los valores obtenidos al utilizar el método de los mínimos cuadrados y el del eje principal reducido ("REDUCED MAJOR AXIS REGRESSION"). Los valores de las pendientes obtenidas para cada localidad e isla fueron comparados utilizando el análisis de la varianza (ANOVA).

El signo y magnitud de la intensidad de la selección natural (direccional y disruptiva/estabilizadora) que están llevando a cabo los lagartos sobre el tamaño de las semillas, se estimó utilizando los índices de selección ( $i$ ,  $j$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ ) desarrollados por LANDE & ARNOLD (1983) y ARNOLD & WADE (1984 a y b). Estos índices de selección son útiles para predecir diferencias de *fitness* (p.ej. dispersión de semillas) entre individuos dentro de un

rango de fenotipos de la población (p.ej. diámetro de semillas). El valor de la función de *fitness* tomó dos valores. Las semillas colectadas directamente de las plantas antes de que fueran dispersadas fueron etiquetadas como "0", mientras que aquellas obtenidas de los excrementos de lagartos como "1" (véase BRODIE & JANZEN 1996, sobre las implicaciones que tiene la asignación de valores al *fitness* individual sobre los coeficientes de selección).

El parámetro *i* indica la intensidad de la selección direccional, y se estima midiendo el cambio producido en el valor medio del rasgo fenotípico medido (diámetro de semillas) después del episodio de selección ( $\bar{x}_g = \text{Gallotia}$  y  $\bar{x}_c = \text{control}$ ). El episodio de selección se define aquí como la interacción con *Gallotia*, que da lugar a la diseminación de la semilla (*fitness* = 1), frente al valor (*fitness* = 0) para las semillas en las plantas antes de la dispersión por *Gallotia*. Estos cambios deben estar descritos en unidades de desviación típica para que sea posible su comparación entre islas o poblaciones:

$$i' = (\bar{x}_g - \bar{x}_c) / \sigma_c$$

La intensidad de selección disruptiva/estabilizadora (*j*) mide el cambio producido en la varianza, siendo la diferencia de selección no lineal después de extraer el efecto del cambio producido en la media:

$$j' = (\sigma_g^2 - \sigma_c^2) / \sigma_c^2$$

El gradiente de selección direccional ( $\beta$ ) cuantifica la magnitud de la selección direccional sobre el carácter (valor medio), y corresponde con el valor obtenido de la pendiente en la regresión paramétrica lineal. El gradiente de selección estabilizadora/disruptiva ( $\gamma$ ) cuantifica la dirección y fuerza de la selección estabilizadora/disruptiva y mide el efecto de la selección sobre la varianza. Su valor corresponde con la pendiente en el término cuadrático de la regresión cuadrática paramétrica. Ambos valores de gradientes son multiplicados por la desviación típica para obtener sus valores estandarizados ( $\beta'$ ,  $\gamma'$ ) y que sea posible su comparación entre poblaciones.

Para el cálculo de cada uno de los índices se utilizaron los datos originales sin transformar, a pesar de que los valores que toma la función de *fitness* no presenta una distribución normal (LANDE & ARNOLD 1983). Por ello, para calcular los valores de

significación en los modelos de regresión (lineal y polinomial), se utiliza un procedimiento de aleatorización con  $N= 5.000$  interacciones (MANLY 1997); y el valor de significación de cada gradiente de selección ( $\beta'$ ,  $\gamma'$ ) se obtiene al comparar el valor del estadístico original obtenido en la regresión con la distribución generada por la aleatorización (véase además MITCHELL-OLDS & SHAW 1987, DIXON 1993 y BRODIE *et al.* 1995, para más detalles sobre estos métodos).

Para confirmar los resultados obtenidos con estos índices de selección, se estimó la forma de la función de selección fenotípica empleando técnicas que muestran una aproximación más visual de la relación entre la variable dependiente e independiente. Para ello se utilizó técnicas que no dependen de suposiciones matemáticas previas, como es la regresión no paramétrica (*cubic spline*) desarrollado por SCHLUTER (1988).

La función de *fitness* o *cubic spline* y los intervalos de confianza ( $\pm 1$  error estándar) se obtuvieron utilizando un análisis de *bootstrap*, en el cual los datos originales fueron remuestreados 5.000 veces, utilizando las rutinas de FORTRAN77 desarrollado por el Dr. DOUGLAS NYCHKA (Depto. de Estadística, Universidad de Carolina del Norte) y puesto a libre disposición por el Dr. DOLPH SCHLUTER (Depto. de Zoología, Universidad de la Columbia Británica). Para más detalles sobre este método, consultar SCHLUTER (1988), y HERRERA (1993), GÓMEZ (1993), GRANT & GRANT (1995), JORDANO (1995b), DUDLEY (1996), GALEN (1996a y b), VIA & SHAW (1996), O'CONNELL & JOHNSTON (1998) y SVENSSON (1997) para diversas aplicaciones de esta técnica en estudios de ecología evolutiva.

Los valores de los índices de selección, así como la forma de la función de *fitness* se calcularon individualmente para cada una de las poblaciones. Igualmente se estimaron estos parámetros a niveles insulares tomando todas las poblaciones de Gran Canaria por un lado y las de Tenerife por otro, así como de aquellas poblaciones analizadas en diferentes años (Bco. Agua La Perra en Gran Canaria y Teno I en Tenerife) para constatar la constancia anual de la magnitud y dirección de la selección así, como la forma de la función de *fitness* en estas dos localidades. Esta función de *fitness* fue igualmente calculada utilizando los datos de germinación, indicando la probabilidad "1" a las semillas que habían germinado y "0" para aquellas que no habían germinado durante el largo período de la experiencia.

A lo largo de esta parte de la memoria, las medias aritméticas se indican con el valor de una desviación típica ( $\bar{x} \pm 1$  d.t.). En cambio, en las figuras se exponen la media y el error estándar de la media ( $\bar{x} \pm 1$  e.e.).

Los datos fueron analizados previamente para verificar que cumplen los requisitos paramétricos (normalidad y homocedasticidad), indicándose en cada análisis estadístico efectuado el tipo de transformación realizado para aquellas variables que fue necesario cumplir estos requerimientos. En los casos que no cumplieron estos requisitos, se utilizaron alternativas no paramétricas que se indican a lo largo del texto. Para los análisis estadísticos más rutinarios (análisis de correlaciones, contrastes de medias, análisis de la varianza, etc.) se siguió a SOKAL & ROHLF (1979), ZAR (1984), SIEGEL (1990) y NORUSIS (1992).

En el presente estudio, aunque en un principio se tomaron los datos tanto de la longitud como el diámetro de los frutos y las semillas, se exponen los resultados obtenidos teniendo en cuenta sólo el diámetro de las semillas. No obstante, los diferentes análisis comparativos realizados arrojan un mismo resultado si se tiene en cuenta la longitud de las semillas.

A continuación se desarrollan los resultados obtenidos en las dos secciones en las que se ha dividido esta parte de la memoria:

- III.1. Variabilidad fenotípica y fuentes de variación en el diseño de los frutos de *Neochamaelea pulverulenta* (Cneoraceae).
  
- III.2. Selección fenotípica sobre el tamaño y forma de los frutos de *Neochamaelea pulverulenta* (Cneoraceae) por los lagartos omnívoros canarios (*Gallotia* spp.).

**Sección III.1**  
**Variabilidad fenotípica y fuentes de variación en**  
**el diseño de los frutos de *Neochamaelea***  
**pulverulenta (Cneoraceae)**

## RESULTADOS

*Biometría de las plantas y tamaños de las cosechas*

El tamaño de los arbustos de Orijama (altura y anchura de la cobertura) dado para cada isla presenta por término medio, un patrón decreciente desde las poblaciones de Gran Canaria (altura media = 1,23 m), Tenerife ( $\bar{x}$  = 0,91 m) y por último los valores más bajos fueron obtenidos en las plantas de La Gomera ( $\bar{x}$  = 0,62 m) (ANOVA; F= 88,72; g.l.= 2, 159;  $p << 0,001$ ; SCHEFFÉ;  $p < 0,05$ ) (Tabla III.2). Además, se detectan diferencias significativas en cuanto a la anchura de la cobertura de los arbustos entre las poblaciones de Gran Canaria con las de La Gomera (ANOVA; F= 14,35; g.l.= 2, 159;  $p << 0,001$ ; SCHEFFÉ;  $p < 0,05$ ) y entre Tenerife y La Gomera (SCHEFFÉ;  $p < 0,05$ ), pero no entre Gran Canaria y Tenerife (SCHEFFÉ;  $p > 0,05$ ).

Existen diferencias entre plantas en la anchura de la cobertura arbustiva en las localidades de Gran Canaria (ANOVA; F= 3,56; g.l.= 2, 57;  $p = 0,035$ ) y en la altura para las localidades de Tenerife (ANOVA; F= 4,75; g.l.= 2, 49;  $p = 0,013$ ). Además, diferencias estadísticas se observaron en estas dos variables entre las plantas de las dos localidades de La Gomera (ANOVA; F= 19,48; g.l.= 1, 48;  $p << 0,001$ ).

El tamaño de las cosechas de frutos está correlacionado linealmente con la altura de los arbustos (correlación de PEARSON;  $r_p = 0,35$ ;  $p << 0,001$ ;  $n = 162$ ), y con la anchura de la cobertura arbustiva (correlación de PEARSON;  $r_p = 0,31$ ;  $p << 0,001$ ;  $n = 162$ ). Según esto, las diferencias biométricas detectadas entre las plantas a niveles insulares, podrían generar a su vez, variaciones significativas en los niveles de fructificación entre islas (Tabla III.2). No obstante, estas diferencias sólo fueron estadísticamente significativas entre las plantas de Gran Canaria y La Gomera (ANOVA; F= 6,59; g.l.= 2, 159;  $p = 0,002$ ; SCHEFFÉ;  $p < 0,05$ ), presentando tamaños de cosechas menores en las plantas de La Gomera (Tabla III.2).

El tamaño medio de las cosechas en cada isla varió entre 68 frutos para las plantas de La Gomera y 150 frutos en las de Gran Canaria. Los datos obtenidos para plantas individuales oscilan entre 14 y 965 frutos para las de Gran Canaria ( $n = 60$ ); entre 13 y 361 frutos en Tenerife ( $n = 52$ ); y entre 3 y 293 frutos para La Gomera ( $n = 50$ ). Estos valores corregidos por el número de cocos/fruto por planta individual son

Tabla 3.2.- Valores descriptivos de los datos biométricos de las plantas (cm), tamaño de las cosechas (número de frutos desarrollados a tamaños definitivos) y el porcentaje de frutos de cada tipo (según el número de mericarpos por fruto) en cada isla y localidad. Se indica el número de plantas medidas en cada localidad (n), la media aritmética ( $\bar{x}$ ) y la desviación típica (d.t.) de cada uno de los rasgos medidos. Consultar la Tabla 3.3 para ver los diámetros de las semillas en cada isla y localidad y la Figura 3.2, para la localización geográfica de cada una de las localidades en las islas.

LOCALIDADES	n	altura de las plantas		diámetro máximo		Número de frutos		% de cada tipo de fruto							
		$\bar{x}$	d.t.	$\bar{x}$	d.t.	$\bar{x}$	d.t.	monococos		dicocos		tricocos		tetracocos	
		$\bar{x}$	d.t.	$\bar{x}$	d.t.	$\bar{x}$	d.t.	$\bar{x}$	d.t.	$\bar{x}$	d.t.	$\bar{x}$	d.t.	$\bar{x}$	d.t.
<b>GRAN CANARIA</b>	<b>60</b>	<b>123</b>	<b>23</b>	<b>135</b>	<b>35</b>	<b>150</b>	<b>147</b>	<b>59,9</b>	<b>21,1</b>	<b>27,2</b>	<b>11,2</b>	<b>10,4</b>	<b>9,6</b>	<b>2,7</b>	<b>4,4</b>
Bco. La Aldea	20	131	25	150	38	207	197	64,8	17,9	27,4	11,3	6,6	6,3	1,2	1,5
Bco. Veneguera I	20	122	23	125	35	105	69	56,1	25,3	27,4	12,5	13,3	12,4	3,7	6,2
Bco. Agua La Perra	20	117	19	130	26	139	134	58,8	19,1	26,9	10,4	11,2	8,1	3,3	4,0
<b>TENERIFE</b>	<b>52</b>	<b>91</b>	<b>28</b>	<b>131</b>	<b>40</b>	<b>96</b>	<b>82</b>	<b>50,1</b>	<b>19,4</b>	<b>31,1</b>	<b>13,8</b>	<b>14,3</b>	<b>9,9</b>	<b>7,9</b>	<b>7,2</b>
Teno I	15	108	31	157	45	82	57	46,8	17,8	34,3	12,1	15,3	10,3	6,9	5,2
Punta de Rasca	22	89	25	123	36	77	61	52,6	22,0	29,7	17,5	13,1	7,4	9,2	7,7
Bco. La Arena	15	79	22	117	29	152	122	50,8	18,1	28,8	8,1	14,4	12,8	7,4	9,1
<b>LA GOMERA</b>	<b>50</b>	<b>62</b>	<b>21</b>	<b>98</b>	<b>41</b>	<b>68</b>	<b>70</b>	<b>54,1</b>	<b>17,7</b>	<b>31,8</b>	<b>10,8</b>	<b>13,7</b>	<b>8,0</b>	<b>7,0</b>	<b>5,4</b>
Puntallana	30	52	18	86	34	77	80	56,4	13,9	31,1	10,9	11,7	6,8	5,0	4,5
Bco. Juel	20	76	18	117	44	55	50	50,9	22,2	32,9	10,8	17,6	8,9	10	5,4

los siguientes: entre 14 y 1.563 semillas/planta (Gran Canaria), 21-571 semillas/planta (Tenerife) y entre 4 y 570 semillas/planta (La Gomera).

No obstante, el tamaño de las cosechas no presenta diferencias significativas al comparar las diferentes localidades en cada una de las islas; en las tres poblaciones de Gran Canaria:  $F= 2,62$ ; g.l.= 2, 57;  $p= 0,082$ ; en Tenerife:  $F= 0,95$ ; g.l.= 2, 49;  $p= 0,39$ ; en La Gomera:  $F= 0,94$ ; g.l.= 1, 48;  $p= 0,34$ .

Con respecto al tipo de frutos que se pueden encontrar en cada isla, los monococos (mayor número de abortos) son significativamente más frecuentes en Gran Canaria (59,9% de la cosecha; d.t.= 21,02) que en Tenerife (50,14 %; d.t.= 19,43) y La Gomera (54,14%; d.t.= 17,75) (transformación angular, ANOVA;  $F= 4,23$ ; g.l.= 2, 159;  $p= 0,016$ ; SCHEFFÉ;  $p < 0,05$ ). En cambio, el porcentaje de aparición de di, tri y tetracocos en estas tres islas no difieren estadísticamente (transformaciones angulares en todos los casos, ANOVA;  $F= 2,53$ ; g.l.= 2, 159;  $p= 0,083$ ; SCHEFFÉ;  $p > 0,05$  para los dicocos;  $F= 0,44$ ; g.l.= 2, 159;  $p= 0,64$ ; SCHEFFÉ;  $p > 0,05$  en los tricocos, y  $F= 0,89$ ; g.l.= 2, 159;  $p= 0,41$ ; SCHEFFÉ;  $p > 0,05$  para los tetracocos) (Tabla III.2).

Sólo se encontraron variaciones significativas entre localidades dentro de cada isla en el porcentaje de dicocos entre las localidades de Teno I y el Bco. La Arena (Tenerife) (ANOVA;  $F= 3,73$ ; g.l.= 2, 49;  $p= 0,031$ ; SCHEFFÉ  $p < 0,05$ ).

#### *Variabilidad fenotípica en el tamaño de los cocos y semillas*

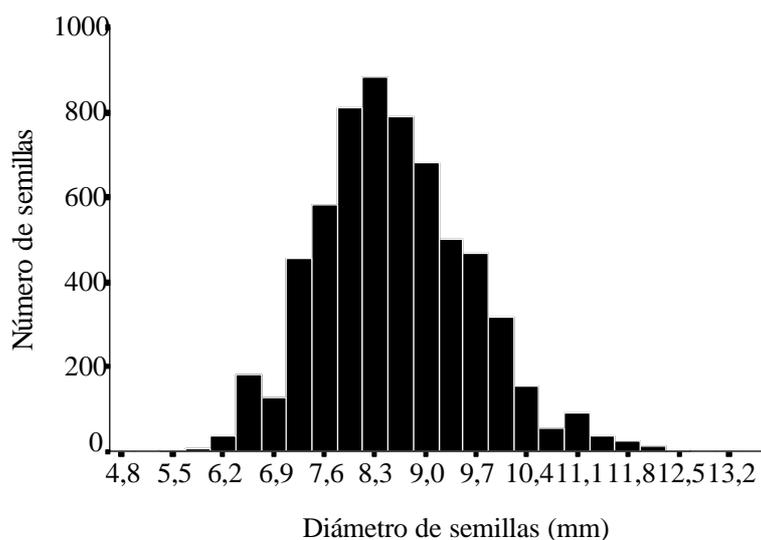
El diámetro medio de los cocos que forma un fruto fue de 11,15 mm (d.t.= 1,62; n= 1.317), mientras que el valor medio de la longitud fue de 10,45 mm (d.t.= 1,46; n= 1.317). Las semillas presentaron un diámetro medio de 8,57 mm (d.t.= 1,07; n= 6.247) y un largo de 8,8 mm (d.t.= 1,07; n= 6.247) (Figura III.3), siendo prácticamente esféricas en cuanto a su morfología (REGRESIÓN DEL EJE PRINCIPAL; pendiente = 1,03; n= 6.247). Los cocos presentaron un peso fresco total de 0,66 g (n= 42). El porcentaje de agua en la pulpa osciló entre 29,3% y 62% ( $\bar{x}= 41\%$ ; n= 42).

Los valores del tamaño de los cocos variaron en función del tipo de fruto, incrementándose a medida que disminuye el número de éstas en los frutos (4, 3, 2 o 1). Según esto, el diámetro medio de un coco en los monococos es de 11,50 mm (d.t.= 1,65; n= 394); en dicocos ( $\bar{x}= 11,14$  mm; d.t.= 1,64; n= 409); en tricocos ( $\bar{x}= 10,93$  mm.; d.t.= 1,68; n= 329);

mientras que en tetracocos el valor medio es el menor ( $\bar{x}$ = 10,8 mm; d.t.= 1,27; n= 185) (transformación logarítmica; ANOVA; F= 10,32; g.l.= 3, 1.313;  $p << 0,001$ ). Estas diferencias significativas se detectan entre los monococos con los tricocos y tetracocos (SCHEFFÉ  $p < 0,05$ ).

Esta tendencia es menos clara si se tiene en cuenta la longitud de los cocos. En los monococos ( $\bar{x}$ = 10,55; d.t.= 1,5; n= 394); en dicocos ( $\bar{x}$ = 10,35; d.t.= 1,46; n= 409); en tricocos ( $\bar{x}$ = 10,39; d.t.= 1,56; n= 329) y en tetracocos ( $\bar{x}$ = 10,59; d.t.= 1,15; n= 185) (transformación logarítmica; ANOVA; F= 2,42; g.l.= 3, 1.313;  $p = 0,064$ ). Además no se detectan diferencias significativas entre ningún tipo de coco (SCHEFFÉ  $p > 0,05$  para todas las comparaciones posibles).

Figura III.3.- Distribución de frecuencias del diámetro (mm) de las semillas de Orijama. Se incluyen datos de todas las islas y localidades estudiadas ( $\bar{x}$ = 8,57; d.t.= 1,07; n= 6.247).



De igual manera, las semillas que portan cada uno de estos tipos de cocos presentan una tendencia similar, variando desde 8,93 mm (d.t.= 1,1; n= 1.716) en monococos, 8,56 mm en dicocos (d.t.= 1,03; n= 1.782), 8,42 mm en tricocos (d.t.= 1,04; n= 1.591), mientras que en tetracocos el valor medio es de 8,27 mm (d.t.= 0,99; n= 1.158). Estos valores de diámetro de semillas entre tipos de cocos presentan diferencias significativas entre todos los tipos (transformación logarítmica, ANOVA;  $F= 106,24$ ; g.l.= 3, 6.243;  $p \ll 0,001$ ). Los valores obtenidos para la longitud de las semillas en función del tipo de fruto son: monococos ( $\bar{x}= 8,92$ ; d.t.= 1,12; n= 1.716), en dicocos ( $\bar{x}= 8,68$ ; d.t.= 1,02; n= 1.782), en tricocos ( $\bar{x}= 8,76$ ; d.t.= 1,04; n= 1.591) y en tetracocos ( $\bar{x}= 8,87$ ; d.t.= 1,07; n= 1.158) ( $F= 16,17$ ; g.l.= 3, 6.243;  $p \ll 0,001$ ). Se detectan diferencias significativas solamente entre monococos con di y tricocos, y dicocos con tetracocos (SCHEFFÉ;  $p < 0,05$ ).

Como cabría esperar, se observa un alto valor del índice de correlación entre el diámetro y la longitud de ambos caracteres: semilla y coco (transformación logarítmica; Correlación de PEARSON;  $r_p= 0,86$ ;  $p \ll 0,01$ ; n= 1.317 entre el diámetro de la semilla y la coco y  $r_p= 0,84$ ;  $p \ll 0,01$ ; n= 1.317 para el caso de las longitudes). El tamaño de la semilla (diámetro y longitud) explica el 74% de la variabilidad observado en el tamaño de un coco (transformación logarítmica; regresión lineal simple;  $F= 3.837$ ;  $p \ll 0,001$ ;  $R^2= 0,74$  para el caso del diámetro y  $F= 3.788$ ;  $p \ll 0,001$ ;  $R^2= 0,74$  en el caso de la longitud). Las ecuaciones de regresión lineal obtenidas son las siguientes:

$$\text{Diámetro del coco} = 0,88 (\text{Diámetro de la semilla}) + 0,209$$

$$\text{Largo del coco} = 0,77 (\text{Largo de la semilla}) + 0,279$$

Por ello, a lo largo del texto se utilizará el diámetro o largo de las semillas como variable dependiente, siendo indicativo en todo caso al tamaño de los cocos. De igual manera, se utilizará esta aproximación al tratar la forma de los frutos (relación entre el diámetro y largo) en función de la forma de las semillas.

### *Diferencias inter e inraínsulares*

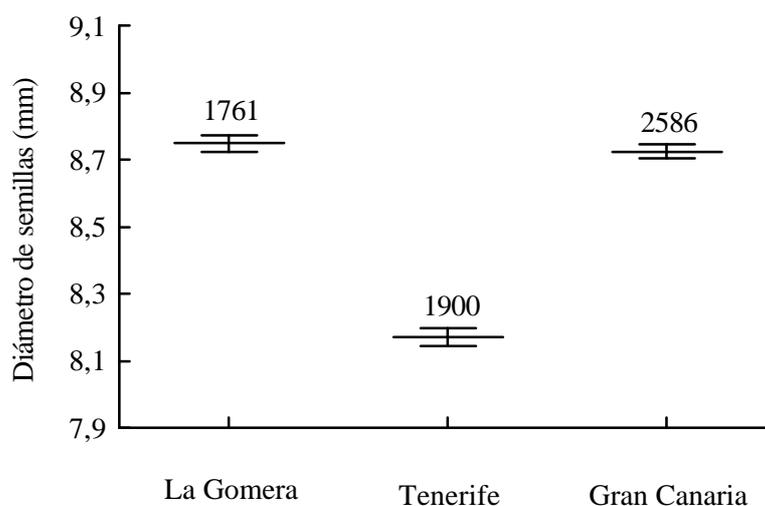
El diámetro de las semillas recolectadas de plantas en La Gomera es significativamente mayor ( $\bar{x}$ = 8,75; d.t.= 1,02; n= 1.761) que las recolectadas en Gran Canaria ( $\bar{x}$ = 8,73 mm; d.t.= 1,07; n= 2.586) y que las de Tenerife ( $\bar{x}$ = 8,19; d.t. = 1,01; n= 1.900) (ANOVA; F= 175,25; g.l.= 2, 6.244;  $p << 0,001$ ). Las diferencias son significativas entre las semillas de Gran Canaria y Tenerife por un lado y las de La Gomera con Tenerife, por otro (SCHEFFÉ;  $p < 0,05$ ). No existen diferencias significativas entre las semillas de las poblaciones de La Gomera y Gran Canaria (SCHEFFÉ;  $p > 0,05$ ) (Figura III.4). Además, este patrón de diferencias se mantiene si se tiene en cuenta la longitud de las semillas (KRUSKAL-WALLIS;  $\chi^2_2 = 484,25$ ;  $p < 0,001$ ). A diferencia del diámetro, se detectan diferencias significativas (teniendo en cuenta la corrección de BONFERRONI) entre todas las islas (MANN-WHITNEY; para todas las comparaciones posibles dos a dos;  $p < 0,001$ ).

De igual manera, existen diferencias entre localidades en las tres islas. En el caso de Gran Canaria, existe una manifiesta variación en el tamaño de las semillas entre localidades (transformación logarítmica; ANOVA; F= 88,25; g.l.= 7, 2.578;  $p << 0,001$ ); en Tenerife (transformación logarítmica; ANOVA; F= 171,02; g.l.= 5, 1.894;  $p << 0,001$ ); y en La Gomera (transformación logarítmica; ANOVA; F= 121,35; g.l.= 4, 1.756;  $p << 0,001$ ).

Al ordenar las localidades de Gran Canaria de menor a mayor tamaño en función del diámetro de las semillas, quedarían de la siguiente forma: Bco. Las Burras II < Bco. Las Burras I < Bco. La Verga < Bco. La Aldea < Bco. Agua La Perra < Bco. Mogán < Bco. Veneguera II

< Bco. Veneguera I. En el caso de Tenerife: Punta de Rasca < Bco. La Arena < Malpaís de Güímar < Teno I < Teno II < Acantilado de Los Gigantes. Para las localidades de La Gomera: Puntallana < Bco. Tapahuga I < Bco. Tapahuga II < Bco. Juel < Bco. Taguluche (Tabla III.3).

Figura III.4.- Valores medios del diámetro de las semillas de Orijama en las tres islas. Se indica la media  $\pm$  1 error estándar. Los números indican el número de semillas medidas en cada isla.



Al analizar todas las poblaciones conjuntamente, el diámetro de las semillas presenta un valor de coeficiente de variación entre plantas (C.V.) del 12,48% (n= 6.247). El valor de este índice de variabilidad presenta valores similares en cada una de las islas (Gran Canaria:  $\bar{x}$ = 10,71%, d.t.= 1,89, Tenerife:  $\bar{x}$ = 10,11%, d.t.= 1,03 y La Gomera:  $\bar{x}$ = 10,2%, d.t.= 1,53). Se encontraron bajos niveles de variabilidad también entre las plantas para cada una de las localidades; Bco. La Aldea: 7,51%-11,73%; Bco. Veneguera I: 7,06%-12,89%; Bco. Agua La Perra: 5,08%-11,38%; Teno I: 7,54%-10,79%; Punta de Rasca: 6,86%-12,69%; Bco. La Arena:

6,68%-11,15%. Se detectó un mayor rango en el coeficiente de variación entre plantas en las localidades de La Gomera, oscilando entre un 5,86% y 24,49% en Puntallana y entre un 5,11% y un 18,37% en el Bco. Juel.

Tabla III.3.- Valores descriptivos del diámetro de las semillas de la Orijama en cada una de las islas y localidades muestreadas. Se indica el número de semillas (n), la media aritmética, en mm ( $\bar{x}$ ) y la desviación típica (d.t.). En negritas se indican las localidades con datos de cosechas y biometría de plantas (Tabla III.2). Véase además la Figura III.2 para la localización geográfica de cada una de las localidades en las islas (Bco: Barranco).

LOCALIDAD	n	$\bar{x}$	d.t.
<u>GRAN CANARIA</u>	2.586	8,72	1,08
<b>Bco. La Aldea</b>	400	8,66	1,05
<b>Bco. Veneguera I</b>	400	9,51	1,30
Bco. Veneguera II	319	9,18	0,95
<b>Bco. Agua La Perra</b>	400	8,73	0,92
Bco. Mogán	111	9,17	1,12
Bco. La Verga	293	8,30	0,71
Bco. La Burra I	344	8,28	0,67
Bco. La Burra II	319	8,07	0,82
<u>TENERIFE</u>	1.900	8,20	1,01
<b>Teno I</b>	326	8,80	0,84
Teno II	313	8,99	1,05
<b>Punta de Rasca</b>	400	7,48	0,80
Malpaís de Güímar	135	8,03	0,81
Acantilado de Los Gigantes	326	8,33	0,72
<b>Bco. La Arena</b>	400	7,76	0,78
<u>LA GOMERA</u>	1.761	8,75	1,02
<b>Puntallana</b>	400	8,44	0,86
<b>Bco. Juel</b>	400	8,71	1,02
Bco. Taguluche	307	9,8	0,75
Bco. Tapahuga I	399	8,44	0,89
Bco. Tapahuga II	255	8,53	0,93

*Fuentes de variación en el diámetro de la semilla*

En el presente estudio se tuvieron en cuenta cuatro fuentes potenciales de variación en el diámetro de las semillas: altura del arbusto, anchura de la cobertura arbustiva, tamaño de la cosecha y la precipitación media anual en cada localidad.

La variable dependiente (diámetro de semillas) estuvo correlacionada significativamente con la altura de las plantas (correlación de PEARSON;  $r_p = 0,23$ ;  $p = 0,003$ ;  $R^2 = 0,053$ ;  $n = 162$ ). Las plantas más altas presentaban, por término medio, semillas de mayor diámetro. Al examinar este efecto por isla, se observó que fue significativo únicamente en el caso de las plantas de Tenerife ( $r_p = 0,38$ ;  $p = 0,008$ ;  $R^2 = 0,14$ ;  $n = 52$ ). No obstante, este efecto tuvo poca relevancia a la hora de explicar la variabilidad observada en el tamaño de las semillas (coeficiente de determinación).

El diámetro de las semillas no se correlacionó con la anchura de la cobertura arbustiva ( $r_p = 0,05$ ;  $p = 0,5$ ;  $n = 162$ ), no observándose tampoco ninguna relación al analizar cada isla por separado ( $p > 0,12$  en cada una de las islas).

El diámetro medio de semillas producidas por cada planta no se correlacionó significativamente con el tamaño de la cosecha (correlación de PEARSON;  $r_p = 0,03$ ;  $p = 0,68$ ;  $n = 162$ ). De igual manera, tampoco tuvo relación el tamaño de las cosechas teniendo en cuenta cada tipo de fruto por separado:  $r_p = 0,02$ ;  $p = 0,8$  en monococos;  $r_p = -0,03$ ;  $p = 0,75$  en dicocos;  $r_p = 0,05$ ;  $p = 0,58$  en tricocos y  $r_p = 0,04$ ;  $p = 0,67$  en cuanto al número de tetracocos por planta. Resultados similares se obtienen si se realiza los análisis en cada isla por separado ( $p > 0,11$  para todas las correlaciones dos a dos por cada isla).

Cada una de las localidades presenta regímenes pluviométricos muy diferentes, relacionados en gran medida con la altitud y la orientación de cada zona (véase ubicación geográfica y altitud en la Figura III.2). Los valores de precipitación media anual variaron entre 85,1 mm (Bco. Agua La Perra;  $n = 39$  años) y 216,5 mm (Bco. Veneguera I;  $n = 46$  años) en las localidades de Gran Canaria. En Tenerife, entre 117,5 mm (Bco. La Arena;  $n = 13$  años) y 201 mm (Teno I y II;  $n = 14$  años). En La Gomera, estos valores oscilan entre 178 mm (Bco. Tapahuga II;  $n = 15$  años) y 324 mm (Bco. Juel;  $n = 20$  años).

El diámetro de las semillas estuvo correlacionado significativamente con la precipitación media anual, encontrándose semillas de mayor tamaño en las zonas con mayor

pluviosidad (análisis de regresión simple;  $F= 409,17$ ;  $p << 0,001$ ;  $R^2= 0,069$ ). No obstante, el coeficiente de determinación es muy bajo, por lo que el efecto de la precipitación (por sí sólo) es poco importante a la hora de explicar la variabilidad en el tamaño de las semillas. De hecho, al hacer los análisis de regresión por cada isla, únicamente en Tenerife se mostró una relación significativa. No obstante, de cara a ser lo más conservativo posible, en el modelo propuesto utilizado para extraer los residuos están incluidos los datos de las 16 localidades:

$$\text{Diámetro semillas} = 0,0033 (\text{Precipitación media anual}) + 7,99$$

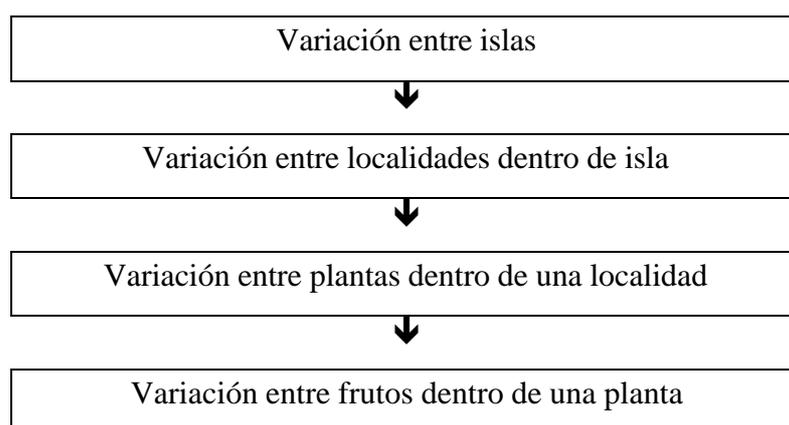
Además, esta tendencia se hace manifiesta al comparar dos localidades cercanas (< 100 m) que difieren en los niveles hídricos: Bco. Las Burras I (regado periódicamente con aguas residuales depuradas) y el Bco. Las Burras II (no sometido a este tratamiento). El Bco. Las Burras I presenta semillas significativamente mayores en diámetro que las del Bco. Las Burras II (transformación logarítmica; ANOVA;  $F= 15,91$ ; g.l.= 1, 661;  $p << 0,001$ ) (Tabla III.3).

Al comparar el diámetro de las semillas en las diferentes poblaciones estudiadas, se detectan variaciones significativas entre islas aún después de corregir el efecto de la precipitación en cada una de las localidades (utilizando residuos de la precipitación en el análisis de regresión anterior con 16 localidades; ANOVA;  $F= 255,24$ ; g.l.= 2, 5.518;  $p << 0,001$ ; SCHEFFÉ;  $p < 0,05$ ).

Este patrón de diferencias entre islas se mantiene constante si se comparan semillas colectadas en localidades con valores similares de precipitación media anual. Para ello se agruparon las localidades en dos grupos: las caracterizadas por una precipitación media anual inferior a 150 mm por un lado y aquéllas con valores superiores, por otro. Según esto, en el primer grupo (< 150 mm) se incluyen las localidades del Bco. Agua La Perra, Bco. La Verga, Bco. Veneguera II y Bco. Las Burras II (Gran Canaria); Bco. La Arena y Punta de Rasca (Tenerife) y Puntallana y Bco. Tapahuga II (La Gomera). Según este agrupamiento, para Gran Canaria se obtienen unos valores de diámetro de semillas ( $\bar{x} \pm \text{d.t.}$ ) de  $8,58 \pm 0,95$  ( $n= 1.331$ ) en Gran Canaria,  $7,62 \pm 0,8$  ( $n= 800$ ) en Tenerife y  $8,47 \pm 0,89$  ( $n= 655$ ) en La Gomera (ANOVA;  $F= 309,34$ ; g.l.= 2, 2.783;  $p << 0,001$ ) y SCHEFFÉ;  $p < 0,05$  para todas las comparaciones). En el segundo grupo (> 150 mm) se incluyen las poblaciones del Bco. La Aldea, Bco. Mogán y Bco. Veneguera I (Gran Canaria), Teno I y II, Acantilado de Los Gigantes y Malpaís de Güímar (Tenerife) y Bco. Juel, Bco. Taguluche y Bco. Tapahuga I (La

Gomera), con unos valores de diámetro de semillas ( $\bar{x} \pm 1$  d.t.) de  $9,09 \pm 1,24$  (n= 911),  $8,62 \pm 0,93$  (n= 1.100) y  $8,9 \pm 1,06$  mm (n= 1.106); en Gran Canaria, Tenerife y La Gomera respectivamente (ANOVA; F= 50,09; g.l.= 2, 3.114;  $p << 0,001$ ) y SCHEFFÉ;  $p < 0,05$  para todas las comparaciones). Estas diferencias se mantienen si se controla a su vez el efecto de la altura media de los arbustos en 7 de las 19 localidades estudiadas en donde se habían tomado datos biométricos de las plantas y se disponían de datos pluviométricos adecuados (utilizando los residuos de precipitación conjuntamente con los residuos de la altura de los arbustos; véase análisis de datos para detalles) (ANOVA; F= 51,45; g.l.= 2, 3.038;  $p << 0,001$ ; SCHEFFÉ;  $p < 0,05$ ).

En función de lo expuesto en los párrafos anteriores, la variación detectada en el tamaño de las semillas en la Orijama está influida por una serie factores que pueden jerarquizarse según el esquema siguiente:



El análisis de varianza encajado (NESTED ANOVA) permite analizar los componentes asociadas a estas fuentes de variación de forma simultánea para la variable dependiente (diámetro de la semilla) y conocer el porcentaje de variación que es explicado por cada efecto, así como su significación una vez controlado el efecto debido a la fuente de variación anterior. Este modelo jerarquizado fue aplicado en los datos de las matrices I y II.

Los resultados obtenidos en la matriz I (con datos de 8 localidades), indican que las diferencias entre plantas explican el 26,27% del porcentaje de varianza en tamaño de semillas, seguido por el efecto de la localidad, el tipo de fruto y, por último, la isla (F= 26,22; g.l.= 532, 10.416;  $p < 0,001$ ) (Tablas III.4 y III.5). Según este modelo, no se detectan diferencias significativas entre islas después de eliminar el porcentaje de variación ocasionado por las otras fuentes de variación ( $p = 0,359$ ).

Si se elimina el efecto que tiene la precipitación y la altura de las plantas en cada una de las localidades (utilizando los residuos) los resultados no variaron sustancialmente (Tabla III.5), observándose una disminución notable en el porcentaje explicado por la localidad e incrementándose el producido por el efecto planta. No obstante, el patrón de diferencias significativas se muestra invariable (Tabla III.5).

De igual manera, si se repite el ANOVA encajado con la matriz de datos con un mayor número de localidades (19), pero sin el efecto planta (matriz II), se observa que es la variabilidad entre localidades la que explica un mayor porcentaje de la varianza observada en el diámetro de las semillas (25,66%), seguido por el tipo de fruto y por último la isla ( $F= 44,24$ ;  $g.l.= 75, 6.171$ ;  $p \ll 0,001$ ) (Tablas III.6 y III.7).

Tabla III.4.- Distribución de los porcentajes de varianza para el diámetro de la semilla de la Orijama según las diferentes fuentes de variación: isla, localidad, planta y tipos de fruto. Se indican los resultados obtenidos teniendo en cuenta la variable original (en 8 localidades), así como al controlar el efecto de la precipitación y la altura de la planta madre (en 6 localidades). Los componentes de varianza están corregidos para tamaños de muestras diferentes. El valor de la suma de cuadrados parciales, se refiere al tipo III (modelos no equilibrados) (véase la Tabla III.5 para ver la significación de los modelos).

Fuentes de variación <sup>2</sup>	Diámetro de semillas		Residuos <sup>1</sup>	
	Componente de varianza	Porcentaje añadido en cada nivel	Componente de varianza	Porcentaje añadido en cada nivel
Isla	0,044	3,48	0,031	3,08
Localidad	0,208	16,47	0,037	3,61
Planta	0,332	26,27	0,325	31,85
Tipo	0,132	10,47	0,124	12,19
Error	0,548	43,30	0,503	49,27

<sup>1</sup> Residuos del diámetro de semilla tras una regresión múltiple con precipitación media en cada localidad y altura de la planta madre como variables independientes.

<sup>2</sup> Niveles encajados progresivamente: localidad dentro de isla, planta dentro de localidad y tipo de fruto dentro de planta.

Tabla III.5.- Resultados del análisis de la varianza encajada (NESTED ANOVA) del diámetro de la semilla de la Orijama entre islas, entre localidades dentro de islas, entre

plantas dentro de localidad y entre tipos de frutos dentro de planta, localidad e isla. El valor de la suma de cuadrados parciales, se refiere al tipo III (modelos no equilibrados). La isla y el tipo de fruto están incluidos como efectos fijos, mientras que la localidad y la planta como efectos aleatorios. En la parte superior se indican los resultados obtenidos al usar 8 localidades (sin corregir efectos de precipitación y tamaño de la planta;  $F= 26,22$ ;  $p \ll 0,001$  para el modelo obtenido). En la parte inferior se utiliza como variable dependiente los residuos obtenidos al eliminar el efecto de la precipitación y la altura de la planta madre (en 7 localidades;  $F= 21,69$ ;  $p \ll 0,001$  para el modelo obtenido). En la Tabla III.4 se indican los porcentajes de varianza explicados por cada nivel. \*\*\*  $p \ll 0,001$ .

Fuentes de variación	g.l.	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	p
Isla	2	395,24	197,62	1,27	0,359
Localidad (Isla)	5	780,24	156,05	8,32	***
Planta (Isla Localidad)	147	2.756,68	18,75	6,05	***
Tipo (Isla Localidad Planta)	378	1.171,73	3,09	5,66	***
Error	10.416	5.706,79			
Isla	2	138,62	69,31	1,29	0,369
Localidad (Isla)	4	214,37	53,59	2,94	0,023
Planta (Isla Localidad)	119	2.169,83	18,23	6,2	***
Tipo (Isla Localidad Planta)	307	903,05	2,94	5,84	***
Error	8.631	4.344,57			

Al igual que la matriz anterior, no se observan diferencias significativas del diámetro de las semillas entre islas después de eliminar la varianza absorbida por las otras fuentes de variación ( $p= 0,402$ ) (Tabla III.7).

De igual manera, si se elimina el efecto de la precipitación (utilizando los residuos de la precipitación), el patrón de diferencias se mantiene constante, disminuyendo el porcentaje debido al efecto localidad e incrementándose el de las islas (Tabla III.7).

En estos dos conjuntos de datos e independiente de que la variable dependiente sea depurada o no de los efectos de precipitación y altura de las plantas, se observa que el mayor porcentaje de variabilidad es ocasionado por efectos no tenidos en cuenta en el presente estudio (porcentajes observados en la fuente error). Siendo por tanto, una fuente de variabilidad intrínseca de las plantas la que explica un mayor porcentaje de variabilidad.

Tabla III.6.- Distribución de los porcentajes de variación obtenidos en el diámetro de las semillas de la Orijama entre las diferentes fuentes de variación: islas, localidades y tipos de frutos. Se indican los resultados obtenidos teniendo en cuenta la variable original (con 19 localidades), así como al eliminar el efecto de la precipitación (en 16 localidades). Los componentes de las varianzas están corregidos para tamaños de muestras diferentes. La significación de los modelos viene dado del Modelo III (no equilibrado) del NESTED ANOVA (véase la Tabla III.7).

Fuentes de variación <sup>2</sup>	Diámetro de semillas		Residuos de diámetro <sup>1</sup>	
	Componente de la varianza	Porcentaje añadido en cada nivel	Componente de la varianza	Porcentaje añadido en cada nivel
Isla	0,058	4,52	0,123	10,01
Localidad	0,332	25,66	0,199	16,27
Tipo	0,103	7,92	0,103	8,36
Error	0,802	61,9	0,802	65,36
Total	1,295	100	1,227	100

<sup>1</sup> Residuos del diámetro de semilla tras una regresión múltiple con precipitación media en cada localidad y altura de la planta madre como variables independientes.

<sup>2</sup> Niveles encajados progresivamente: isla, localidad dentro de isla, planta dentro de localidad y tipo de fruto dentro de planta.

Tabla III.7.- Resultados del análisis de la varianza encajada (NESTED ANOVA) del diámetro de las semillas de la Orijama entre islas, entre localidades dentro de islas y entre tipos de frutos dentro de localidades e islas. El valor de la suma de cuadrados parciales, se refiere al tipo III (modelos no equilibrados). En la parte superior se indican los resultados obtenidos al usar 19 localidades (sin corregir efectos de precipitación y tamaño de la planta; F= 44,24; p<< 0,001 para el modelo obtenido). En la parte inferior se utiliza como variable dependiente los residuos obtenidos al eliminar el efecto de la precipitación y la altura de la planta madre (en 16 localidades; F= 38,6; p<< 0,001 para el modelo obtenido). En la Tabla III.6 se indican los porcentajes de varianza explicados por cada nivel. \*\*\* p<< 0,001.

Fuentes de variación	g.l.	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	p
Isla	2	177,96	88,98	0,96	0,402
Localidad (Isla)	16	1.476,14	92,26	10,75	***
Tipo (Isla Localidad)	57	489,26	8,58	11,37	***
Error	6.171	4.656,72			
Isla	2	291,31	145,65	2,27	0,142
Localidad (Isla)	13	832,33	64,02	7,2	***
Tipo (Isla x Localidad)	48	427,09	15,15	11,1	***
Error	5.113	4.099,91			

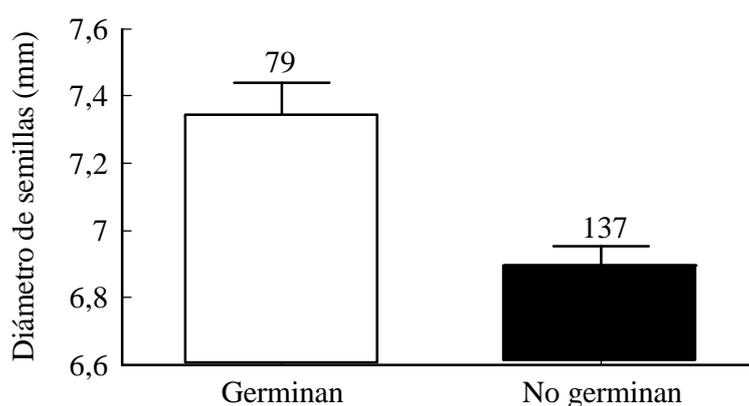
*Implicaciones del diámetro de la semilla en la germinación*

De los experimentos de germinación llevados a cabo durante un período de 52 meses (1.607 días), se observa que el diámetro de las semillas que germinaron en este período, es significativamente mayor ( $\bar{x}= 7,34$  mm; d.t.= 0,75; n= 79) que el de las semillas que no llegaron a germinar ( $\bar{x}= 6,89$ ; d.t.= 0,78; n= 137) (ANOVA; F= 13,28; g.l.= 1, 214;  $p \ll 0,001$ ) (Figura III.5). Esta respuesta germinativa, observada en función del tamaño de las semillas, se ajusta significativamente al modelo de regresión logística siguiente (WALD = 11,81;  $p \ll 0,001$ ; R= 0,2):

$$\text{Germinación (0,1)} = - 6,1985 + 0,7208 (\text{Diámetro de semilla})$$

Por término medio, una semilla de Orijama tarda 1.015 días en germinar sin recibir ningún tipo de tratamiento de escarificación (d.t.= 355; n= 79 semillas) y, tras 52 meses sólo germina el 36,6% de las semillas sembradas.

Figura III.5.- Valores medios (+ 1 error estándar) del diámetro de las semillas en función del evento de germinación durante un período de 1.607 días de experiencia. Los números indican la cantidad de semillas en cada caso. Las semillas sembradas corresponden a 216 semillas recolectadas de plantas en Teno II (Tenerife) y repartidas a partes iguales entre los diferentes tipo de frutos (mono, di, tri y tetracocos).



Al segregar las semillas por tipos de frutos (mono, di, tri o tetracocos), se observa que el porcentaje de germinación presenta una disminución gradual a medida que disminuye el

diámetro de las semillas, de las monococos a los tetracocos (33,3% de monococos, 27,7% de dicocos, 22,2% de tricocos y tan sólo un 18,5% en las semillas de tetracocos).

Esta baja capacidad germinativa de las semillas de menor tamaño está acorde con los resultados obtenidos en las pruebas de viabilidad de los embriones (TTC), indicando que las semillas de menor tamaño, correspondiente a los tetracocos (diámetro;  $\bar{x}= 6,5$ ; d.t.= 0,67; n= 69) presentan una viabilidad significativamente menor de los embriones (89,9%) que las semillas de mayor diámetro (100% de viabilidad) (mono, di, y tricocos) ( $\bar{x}= 7,12$ ; d.t.= 0,66; n= 50) (Prueba exacta de FISHER;  $p= 0,021$ ; n= 119).

### *Variabilidad fenotípica de la forma de la semilla*

La forma de las semillas encontradas en cada isla presenta relaciones alométricas diferentes (relación diámetro-longitud). Las semillas de La Gomera presentaron una esfericidad más acusada, manteniéndose el valor de pendiente igual a 1 a medida que aumenta la talla de las semillas ( $b= 1,008$ ; d.t.= 0,106). Un efecto alométrico positivo es encontrado en las semillas recolectadas en Gran Canaria ( $b= 1,136$ ; d.t.= 0,168). En cambio, se aprecia semillas menos alargadas a medida que aumenta el diámetro (alometría negativas), en las poblaciones de Tenerife en su conjunto ( $b= 0,963$ ; d.t.= 0,087) (Tabla III.8). Las diferencias entre islas son significativas (ANOVA;  $F= 4,72$ ; g.l.= 2, 24;  $p= 0,007$ ).

En cada isla existen diferencias entre localidades en la forma de la semilla. En Gran Canaria, los valores que toman la pendiente en las ecuaciones alométricas oscilan entre 0,83 (Bco. Las Burras II) y 1,37 (Bco. Veneguera II). En Tenerife, estos valores oscilan entre 0,82 (Bco. La Arena) y 1,04 (Teno II). Por último, los valores obtenidos con semillas de La Gomera variaron entre 0,91 (Bco. Taguluche) y 1,22 (Bco. Juel).

Según esto, el valor de la pendiente de la regresión entre longitud y diámetro en las semillas tiende a ser menos variable en Tenerife (CV= 7,5%) que en Gran Canaria (CV= 15,6) y La Gomera (CV= 11,35).

Tabla III.8.- Valores obtenidos de las pendientes en las curvas de regresión del logaritmo (diámetro de la semilla) sobre el logaritmo (largo de la semilla) usando tres técnicas analíticas diferentes. Se indican los resultados obtenidos en cada una de las localidades e islas. Los tamaños muestrales de cada localidad e isla se indica en la Tabla III.3. MC= estimas de la pendiente mediante el método de mínimos cuadrados. EP= estimas de la pendiente utilizando la técnica del eje principal. EPR= técnica del eje principal reducido.

LOCALIDADES	M.C.	E.P.	E.P.R.
<u>GRAN CANARIA</u>		<b>1,1360</b>	
Bco. La Aldea	0,8995	<b>1,2631</b>	1,1933
Bco. Veneguera I	0,9271	<b>1,1796</b>	1,1436
Bco. Venegera II	0,9940	<b>1,3741</b>	1,2816
Bco. Agua La Perra	0,5618	<b>1,3311</b>	1,1514
Bco. Mogán	0,8751	<b>1,0366</b>	1,0309
Bco. La Verga	0,6558	<b>0,9508</b>	0,9663
Bco. La Burra I	0,8199	<b>1,2138</b>	1,1488
Bco. La Burra II	0,6537	<b>0,8376</b>	0,8758
<u>TENERIFE</u>		<b>0,9630</b>	
Teno I	0,6689	<b>0,9685</b>	0,9783
Teno II	0,8575	<b>1,0455</b>	1,0375
Punta de Rasca	0,7230	<b>0,9722</b>	0,9794
Malpaís de Güímar	0,5876	<b>1,0116</b>	1,0068
Acantilado de Los Gigantes	0,7319	<b>1,0198</b>	1,0142
Bco. La Arena	0,6159	<b>0,8222</b>	0,8702
<u>LA GOMERA</u>		<b>1,0080</b>	
Puntallana	0,7125	<b>0,9484</b>	0,9615
Bco. Juel	0,7395	<b>1,2223</b>	1,1397
Bco. Taguluche	0,4372	<b>0,9119</b>	0,9588
Bco. Tapahuga I	0,7600	<b>1,0127</b>	1,0095
Bco. Tapahuga II	0,7291	<b>0,9255</b>	0,9418

**Sección III.2**  
**Selección fenotípica sobre el tamaño de los frutos de *Neochamaelea pulverulenta* (Cneoraceae) por los lagartos omnívoros canarios (*Gallotia* spp.)**

## RESULTADOS

*Variaciones interinsulares en la biometría de los lagartos*

Los lagartos que habitan en la actualidad las islas de Gran Canaria (*Gallotia stehlini*), Tenerife (*G. galloti*) y La Gomera (*G. caeasaris gomerae*), difieren significativamente en cuanto a su tamaño (LHC: longitud hocico-cloaca; transformación logarítmica; ANOVA;  $F=236,9$ ; g.l.= 2, 362;  $p \ll 0,001$ . Sólo lagartos adultos están incluidos en los análisis). Los lagartos de Gran Canaria presentan una talla significativamente mayor (LHC= 142,68 mm;  $n=69$ ) que los presentes en la isla de Tenerife (LHC= 104,15 mm;  $n=211$ ), y estos dos últimos significativamente mayores que los presentes en la isla de La Gomera (LHC= 76,96 mm;  $n=85$ ) (SCHEFFÉ;  $p < 0,05$ ). Esta diferencia es aún más notoria si se observan los valores máximos alcanzados en cada isla (Gran Canaria, LHC= 248 mm; Tenerife, LHC= 136 mm; La Gomera, LHC= 105 mm) (Tabla III.1).

La anchura de la comisura bucal de los lagartos está positivamente correlacionada con la longitud hocico-cloaca en cada una de estas islas (transformación logarítmica; correlación de PEARSON;  $r_p=0,45$ ;  $p=0,01$ ;  $n=72$  en los lagartos de Gran Canaria;  $r_p=0,85$ ;  $p \ll 0,001$ ;  $n=94$  en Tenerife y  $r_p=0,89$ ;  $p \ll 0,001$ ;  $n=85$  en los lagartos de La Gomera). Estos resultados indican también diferencias significativas de la anchura de la comisura bucal entre los lagartos de estas tres islas (transformación logarítmica; ANOVA;  $F=55,16$ ; g.l.= 2, 243;  $p \ll 0,001$ ), disminuyendo su valor desde la especie de Gran Canaria ( $\bar{x}=16,58$  mm; d.t.= 4,73;  $n=98$ ), seguido por los ejemplares de *G. galloti* de Tenerife ( $\bar{x}=14,53$  mm; d.t.= 2,92;  $n=94$ ) y, por último, de los lagartos de La Gomera ( $\bar{x}=11,69$  mm; d.t.= 2,07;  $n=85$ ) (SCHEFFÉ;  $p < 0,05$ ). Según esto, los lagartos de Gran Canaria podrían manejar y consumir frutos de mayor tamaño que los lagartos de las otras dos islas.

Con respecto a la nueva especie descubierta recientemente en una pequeña zona en la isla de Tenerife (*G. intermedia*) (HERNÁNDEZ *et al.* 1997 y HERNÁNDEZ *et al.* 2000), se caracteriza por presentar un tamaño significativamente mayor que los lagartos que se encuentra en el resto de la isla de Tenerife y los que habitan en La Gomera (transformación logarítmica; ANOVA;  $F=182,58$ ; g.l.= 3, 387;  $p \ll 0,001$ ). No obstante, la talla es similar a *G. stehlini* de Gran Canaria (SCHEFFÉ;  $p > 0,05$ ) (Tabla III.1).

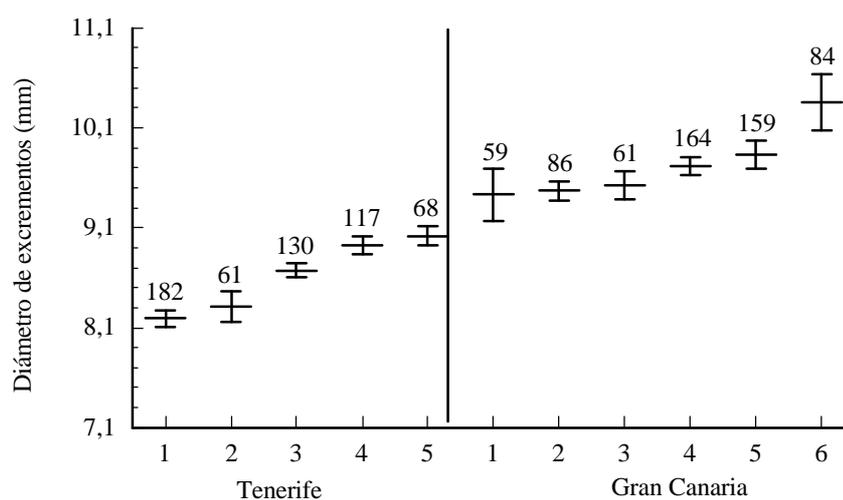
*Diferencias intrainsulares en la talla de los lagartos*

No se dispone de un número de datos adecuados sobre el tamaño de los lagartos en cada una de las localidades estudiadas que permita su análisis comparativo directamente. Para obviar este problema, se ha utilizado como un estimador de la talla de éstos, que pueda ser utilizado como índice comparativo, el diámetro de los excrementos recolectados en cada zona. Este tipo de aproximación está justificada por el hecho de que el diámetro de los excrementos está correlacionado significativamente con la LHC de los lagartos (transformación logarítmica; correlación de SPEARMAN;  $r_s = 0,79$ ;  $p = 0,036$ ;  $n = 24$  diámetros medios de los excrementos obtenidos de 24 ejemplares de *G. galloti* mantenidos en cautividad bajo una dieta omnívora). Véase SYLBER (1988) para un enfoque similar.

Teniendo en cuenta esta aproximación, se detecta una variación significativa entre localidades, al menos para Tenerife (*G. galloti*), del diámetro de los excrementos, (transformación logarítmica; ANOVA;  $F = 7,94$ ;  $g.l. = 4, 553$ ;  $p = 0,001$ ). Se observan diferencias significativas entre la población de Punta de Rasca (menor valor) con las poblaciones Teno I, Bco. La Arena y Teno II (SCHEFFÉ;  $p < 0,05$ ). El diámetro máximo de los excrementos osciló entre 9,44 mm en la localidad de Malpaís de Güímar hasta 11,1 mm en Teno II (Figura III.6). Estas diferencias se harán más extremas si se incluye la nueva especie descubierta recientemente en Tenerife, presentando un diámetro medio de excrementos de 9,28 mm (d.t.= 0,93;  $n = 48$ ).

En el caso de Gran Canaria, aunque no se dispone de datos que relacionen la talla de los lagartos con el diámetro de los excrementos en esta especie (*G. stehlini*), sí parece lógico suponer que la variación observada entre los diámetros de los excrementos en las diferentes localidades reflejen, en gran medida, diferencias de tallas de lagartos que habitan en cada una. Los diámetros máximos de excrementos oscilan desde 11,93 mm en el Bco. Agua La Perra hasta 20,92 mm en el Bco. Las Burras II. Sin embargo, a diferencia de lo ocurrido en Tenerife, esta variación entre localidades no llega a ser significativa (transformación logarítmica ANOVA;  $F = 1,18$ ;  $g.l. = 5, 607$ ;  $p = 0,31$ ) (Figura III.6), por lo que no se detectan unas diferencias tan acusadas como en Tenerife.

Figura III.6.- Valores medios ( $\pm 1$  error estándar) del diámetro de los excrementos de los lagartos en diferentes localidades de Tenerife y Gran Canaria. Los números indican el número de excrementos medidos en cada localidad.



## TENERIFE:

- 1.- Punta de Rasca
- 2.- Malpaís de Güímar
- 3.- Bco. La Arena
- 4.- Teno II
- 5.- Teno I

## GRAN CANARIA:

- 1.- Bco. Las Burras II
- 2.- Bco. Agua La Perra
- 3.- Bco. Mogán
- 4.- Bco. Veneguera I
- 5.- Bco. La Verga
- 6.- Bco. Las Burras I

*Patrones de selección de tamaños de frutos y dispersión de semillas*

En las islas donde los lagartos consumen en la actualidad frutos de la Orija, seleccionan los frutos y dispersan las semillas de menor tamaño que las disponibles, observándose diferencias significativas entre estos dos tratamientos ("Control" y "Gallotia") en cada una. En Gran Canaria ( $\bar{x}$ = 8,17 mm; d.t.= 0,95; n= 1.200 semillas de excrementos frente a  $\bar{x}$ = 8,72; d.t.= 1,07; n= 2.586 semillas de plantas) (ANOVA, F= 235,34; g.l.= 1, 3.784;  $p << 0,001$ ). En Tenerife ( $\bar{x}$ = 7,69 mm; d.t.= 0,91; n= 620 de excrementos frente a  $\bar{x}$ = 8,19; d.t.= 1,01; n= 1.900 de plantas) (ANOVA, F= 102,08; g.l.= 1, 2.192;  $p << 0,001$ ). En La Gomera ninguna semilla de Orija fue encontrada en los excrementos de lagartos en los diferentes

años que se visitaron diferentes localidades en esta isla (1995, 1996 y 1997) (Figura III.7).

Este patrón de selección de frutos de menor diámetro (atendiendo al tamaño de las semillas encontradas en los excrementos), no presenta diferencias significativas entre estas dos islas (modelo GLM del ANOVA; isla x tratamiento;  $F= 0,02$ ;  $p= 0,9$ ), aunque sí se detectan diferencias entre localidades en ambas islas (Modelo GLM del ANOVA; localidad x tratamiento;  $F= 25,16$ ; g.l. 4, 2.184;  $p << 0,0001$  para Tenerife y  $F= 13,51$ ; g.l.= 4, 2.553;  $p << 0,001$ ) (Tablas III.9, III.10 y Figura III.7).

Tabla III.9.- Valores descriptivos de los tamaños de semillas (mm) de Orijama en función del tratamiento (semillas "Control" de plantas y semillas en excrementos de *Gallotia* spp.) en función de la isla y localidad muestreada. Trat.: Tratamiento ("Control" de plantas o de excrementos de *Gallotia*). n: Tamaño de muestra.  $\bar{x}$ : media aritmética. d.t.: desviación típica de la media. También se indican los valores obtenidos durante 1994 en las localidades de Teno II y Bco. Agua La Perra. El resto corresponde al año 1996.

Localidad	Trat.	n	$\bar{x}$	d.t.
GRAN CANARIA	Control	2.586	8,72	1,07
	<i>Gallotia</i>	1.200	8,17	0,95
Bco. La Aldea	Control	400	8,65	1,05
	<i>Gallotia</i>	21	8,32	0,60
Bco. Veneguera I	Control	400	9,51	1,30
	<i>Gallotia</i>	486	8,29	0,97
BCO. MOGÁN	Control	111	9,17	1,12
	<i>Gallotia</i>	87	8,42	1,14
Bco. Agua La Perra (1994)	Control	275	8,34	0,96
	<i>Gallotia</i>	79	7,53	0,91
Bco. Agua La Perra	Control	400	8,73	0,92
	<i>Gallotia</i>	128	8,21	0,74
Bco. La Verga	Control	293	8,30	0,71
	<i>Gallotia</i>	237	7,72	0,95
Bco. Las Burras I	Control	344	8,28	0,67
	<i>Gallotia</i>	152	8,49	0,75
Bco. Las Burras II	Control	319	8,07	0,82
	<i>Gallotia</i>	89	7,76	0,78
TENERIFE	Control	1.900	8,19	1,01
	<i>Gallotia</i>	620	7,69	0,91
Teno I	Control	326	8,44	0,84
	<i>Gallotia</i>	51	8,02	0,75
Teno II (1994)	Control	110	7,99	0,83
	<i>Gallotia</i>	138	7,29	0,98
Teno II	Control	313	8,99	1,04
	<i>Gallotia</i>	153	8,08	0,87
Bco. La Arena	Control	400	7,56	0,78

Punta de Rasca	<i>Gallotia</i>	185	7,48	0,71
	Control	400	7,48	0,80
Malpaís de Güímar	<i>Gallotia</i>	186	7,55	0,79
	Control	135	8,03	0,81
	<i>Gallotia</i>	45	6,95	1,27

Figura III.7.- Diámetro medio ( $\pm 1$  error estándar) de las semillas de Orijama de plantas y las encontradas en los excrementos de los lagartos en cada isla. Para La Gomera no se han detectado semillas de Orijama en los excrementos de los lagartos. Los números indican el número de semillas incluidas en cada caso.

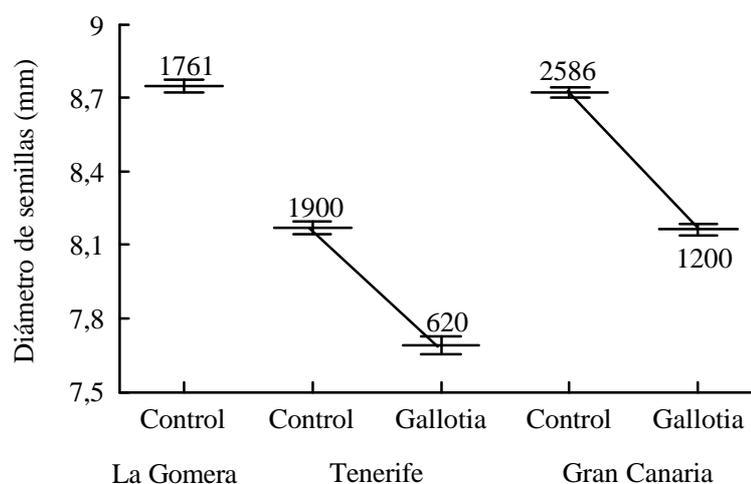
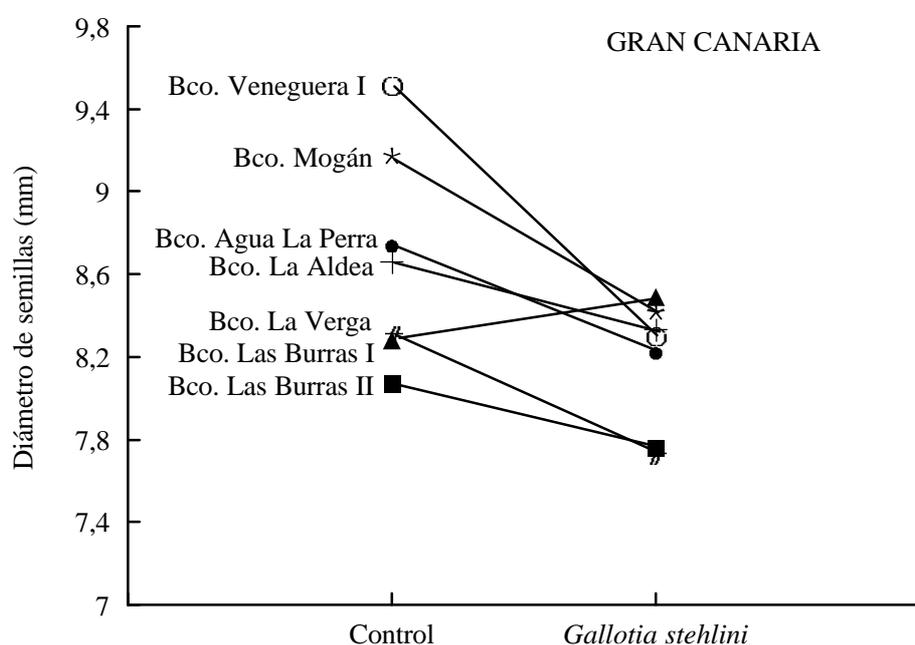


Tabla III.10.- Resumen del análisis del modelo lineal general del ANOVA para el diámetro de la semilla de Orijama en función del tratamiento (semillas "Control" de plantas y semillas en excretas de *Gallotia* spp.) en 11 localidades repartidas en dos islas (Gran Canaria y Tenerife).\*\*\*  $p < 0,001$ . Para el modelo total;  $F = 104,36$ ;  $p < 0,001$ .

Efecto	g.l.	Suma de	Cuadrado	F	p
--------	------	---------	----------	---	---

		cuadrados	medio		
Tratamiento	1	196,12	196,12	233,94	***
Isla	1	185,97	185,97	221,84	***
Localidad (isla)	9	744,76	82,75	98,71	***
Isla x tratamiento	1	0,41	0,41	0,02	0,9
Tratamiento x localidad (isla)	9	232,21	25,8	30,78	***
Error	5.639	4.727,2	0,84		

Figura III.8.- Valores medios del tamaño de las semillas en plantas y excrementos de *Gallotia stehlini* en cada una de las localidades de Gran Canaria. A excepción del Bco. Las Burras I, se observa una tendencia general a seleccionar frutos y a dispersar semillas de menor tamaño que las disponibles. En la Tabla III.10 se indican el número de semillas medidas en cada localidad.



Dentro de islas se obtienen diferentes resultados en función de la localidad analizada. En la isla de Gran Canaria (Tabla III.11 y Figura III.8), fueron observadas diferencias significativas en el diámetro de las semillas entre tratamientos ("Control" y "*Gallotia*"), (término de la interacción: localidad x tratamiento;  $F= 25,49$ ;  $p << 0,001$ ). Estas diferencias se manifiestan en los barrancos de Mogán, Agua La Perra, Veneguera I, Las Burras I y II, y en el Bco. La Verga. En cambio, no se detectan diferencias significativas en el caso del Bco. La Aldea, que pudiera estar condicionado por el bajo número de excrementos recolectados en esta localidad (Tabla III.9).

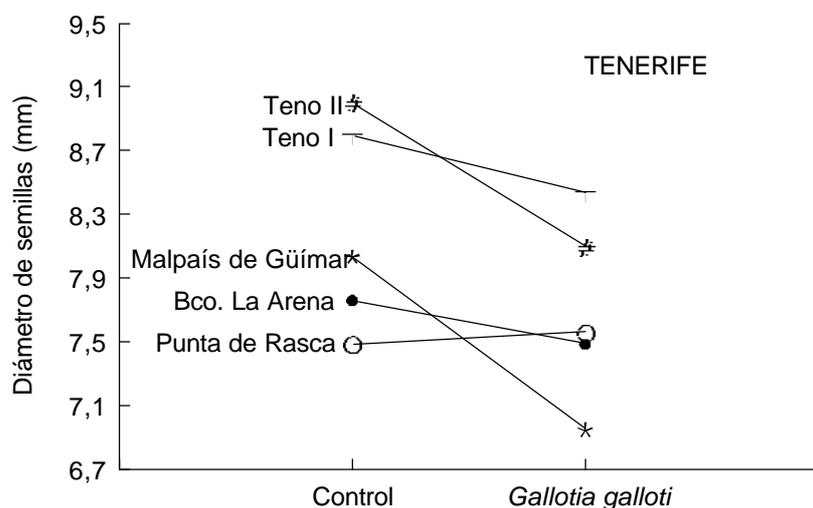
En las localidades de Tenerife (Tablas III.9 y III.12; Figura III.9), se detectaron diferencias significativas (término de la interacción: localidad x tratamiento;  $F= 25,16$ ;  $p <<$

0,001). Estas diferencias se observaron en el Bco. La Arena, Malpaís de Güímar, Teno I y Teno II. En cambio, no se observan diferencias estadísticas en la población de Punta de Rasca.

Tabla III.11.- Resultados de los análisis de varianza realizados (ANOVA I, modelos lineales generales) para el diámetro de las semillas de Orijama en función del tratamiento (semillas "Control" de plantas y semillas en excretas de *Gallotia* spp.) al analizar todas las localidades de Gran Canaria de forma conjunta (sólo datos de 1996) y de forma individual. Se indican los valores obtenidos en los modelos no equilibrados (Tipo III) (véase análisis de datos para detalles). Además se indican los valores obtenidos en 1994 en el Bco. Agua La Perra. \*  $p < 0,05$ ; \*\*  $p < 0,01$ ; \*\*\*  $p < 0,001$ .

Efecto	g.l.	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	p
<b>GRAN CANARIA</b>					
Tratamiento	1	41,38	41,38	7,17	*
Localidad	7	384,25	54,89	2,39	0,136
Localidad x tratamiento	7	160,7	22,96	25,49	***
Error	3.770	3.394,97	0,90		
<b><u>Bco. La Aldea</u></b>					
Tratamiento	1	2,17	2,17	2,03	0,15
Error	419	446,44	1,06		
<b><u>Bco. Veneguera II</u></b>					
Tratamiento	1	323,41	323,41	252,14	***
Error	884	1.133,87	1,28		
<b><u>Bco. Mogán</u></b>					
Tratamiento	1	27,97	27,97	22,09	***
Error	196	248,18	1,27		
<b><u>Bco. Agua La Perra (1994)</u></b>					
Tratamiento	1	40,41	40,41	45,01	***
Error	352	316,06	0,89		
<b><u>Bco. Agua La Perra</u></b>					
Tratamiento	1	26,14	26,14	33,78	***
Error	526	407,06	0,77		
<b><u>Bco. La Verga</u></b>					
Tratamiento	1	44,32	44,32	65,1	***
Error	528	359,5	0,68		
<b><u>Bco. Las Burras I</u></b>					
Tratamiento	1	4,62	4,63	9,45	**
Error	494	241,82	0,49		
<b><u>Bco. Las Burras II</u></b>					
Tratamiento	1	6,36	6,36	9,62	**
Error	406	268,38	0,66		

Figura III.9.- Valores medios del tamaño de las semillas en plantas y excrementos de *Gallotia galloti* en cada una de las localidades de Tenerife. Se observa una tendencia a seleccionar y dispersar semillas más pequeñas de las disponibles en todas las localidades a excepción de Punta de Rasca. En la Tabla III.10 se indican el número de semillas medidas en cada localidad.



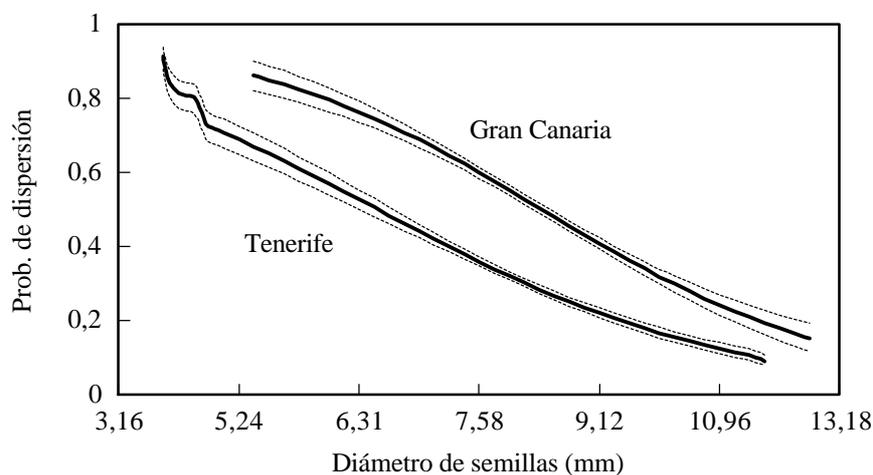
En diferentes años, este patrón se repite en los casos de Teno I y Bco. Agua La Perra, obteniéndose al igual que para 1996, diferencias significativas entre tratamientos en 1994 (Tablas III.11 y III.12).

Las *cubic splines* obtenidas en este estudio, muestran un patrón de selección direccional decreciente a medida que aumenta el tamaño de las semillas, tanto para la isla de Tenerife como para Gran Canaria en su conjunto (Figura III.10).

Las semillas de menor diámetro muestran un valor más elevado de *fitness* al presentar una mayor probabilidad de ser dispersadas por los lagartos. No obstante, aunque la tendencia que muestra la pendiente y curvatura de esta función es similar entre ambas islas, se observa que para un diámetro dado de semillas, el valor que toma la función de *fitness* varió en

función de la isla tratada. Para todo el rango de diámetros de semillas analizadas, se detecta que la probabilidad de que una semilla sea dispersada es siempre superior en las poblaciones de Gran Canaria que en las de Tenerife (Figura III.10). Este resultado es atribuible al menor tamaño de los lagartos que habitan en la actualidad en Tenerife (*G. galloti*) frente a los de Gran Canaria (*G. stehlini*) (véase apartado de biometría de lagartos en Resultados y Tabla III.1). Para las poblaciones de Orijama de La Gomera, al no estar siendo dispersadas estas semillas en la actualidad, el valor que toma el *fitness* será por tanto cero para todo el rango de diámetro de semilla en cada una de sus poblaciones.

Figura III.10.- Estimaciones no paramétricas de la función de *fitness* (*cubic spline*) realizada por los lagartos en las poblaciones de Orijama en Gran Canaria y Tenerife sobre el diámetro de las semillas. La línea discontinua indica el valor de  $\pm 1$  error estándar calculado con un análisis de *bootstrap* utilizando el software desarrollado por SCHLUTER (1988). Las semillas colectadas de las plantas fueron etiquetadas como "0" (2.586 en Gran Canaria y 1.900 en Tenerife) mientras que las aparecidas en los excrementos fueron etiquetadas como "1" (1.200 en Gran Canaria y 620 en Tenerife).



Este patrón de selección direccional decreciente, a medida que aumenta el tamaño de las semillas, se repite prácticamente en todas las localidades analizadas en cada isla (Figura III.11 para las localidades de Gran Canaria y Figura III.12 para aquéllas de Tenerife).

Figura III.11.- Funciones de *fitness* (cubic spline) calculadas para cada una de las localidades de Gran Canaria. Para el Bco. Agua La Perra, se indican las curvas obtenidas en los dos años analizados. En la Tabla III.9 se indican los tamaños muestrales de cada localidad y tratamiento. Nótese que la tendencia de selección estabilizadora mostrada en el Bco. La Aldea se debe al bajo número de semillas recolectados en los excrementos de lagartos.

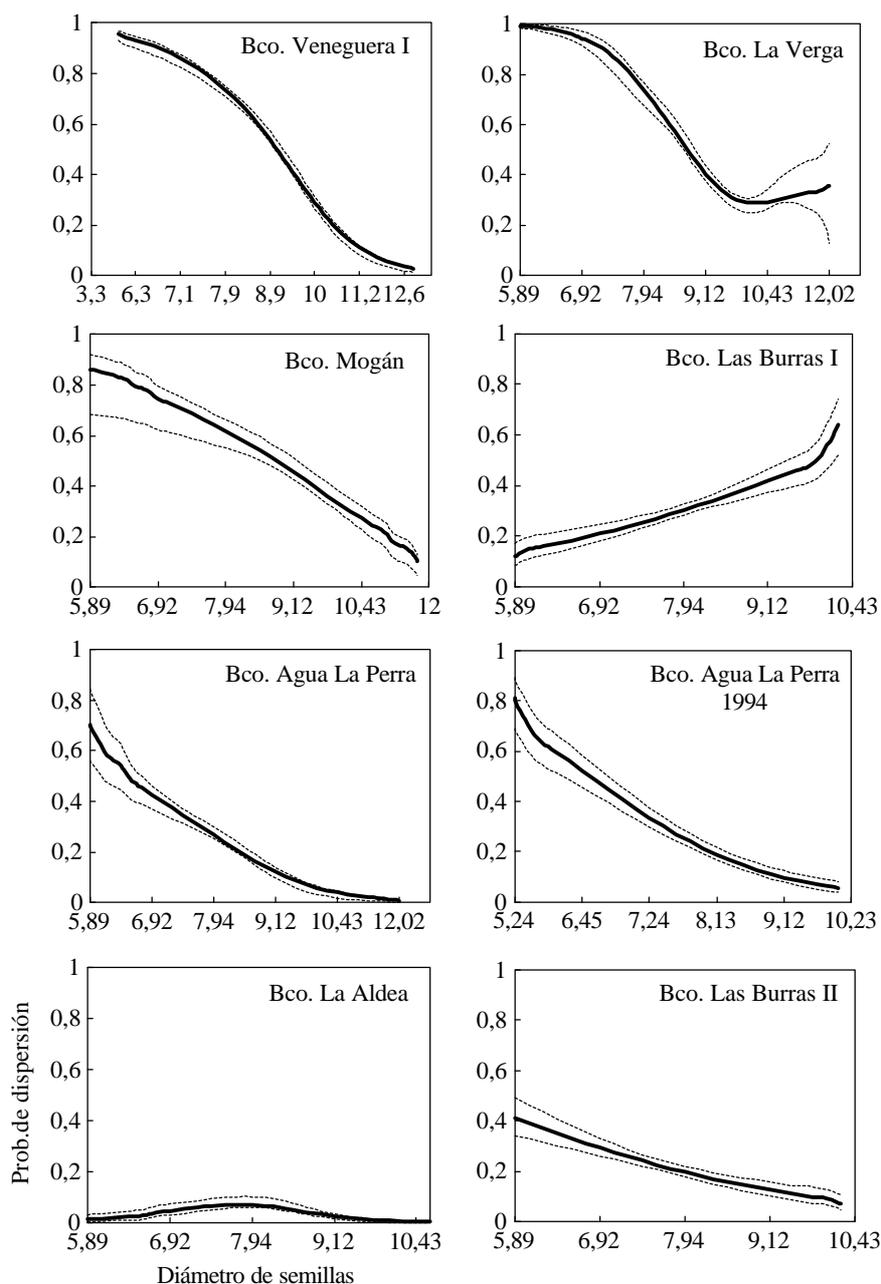
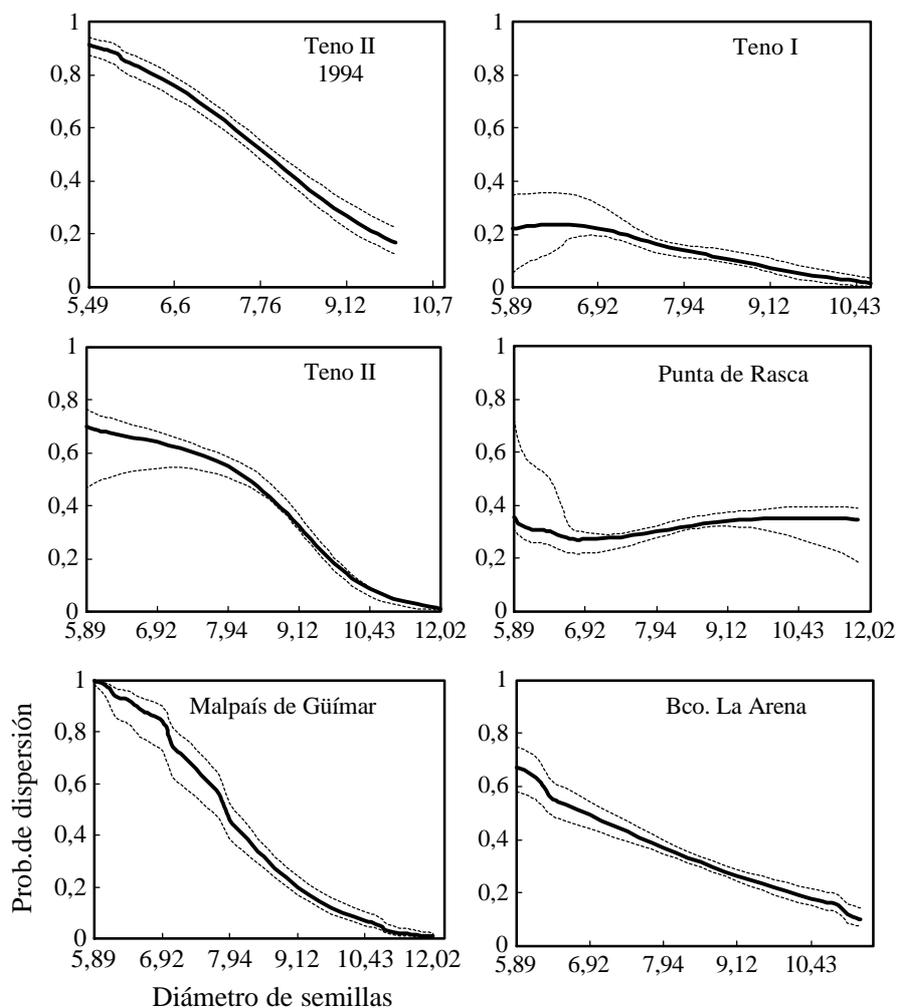


Figura III.12.- Funciones de *fitness* (*cubic spline*) calculadas para cada una de las localidades de Tenerife. Para Teno II, se indican las curvas obtenidas en los dos años analizados. En la Tabla III. 9 se muestra los tamaños muestrales de cada localidad y tratamiento.



En las poblaciones de Gran Canaria se detecta una gran variación, tanto en los valores máximos alcanzados por el *fitness* (rango= 0,4-1), como en la pendiente y nivel de curvatura que muestra la función. Para un determinado valor de diámetro de semilla (p.ej. 6 mm), se observa un amplio rango de valores de *fitness*, que van desde 0,12 para la población del Bco. La Burra I, hasta 0,95 en el caso de la población presente en el Bco. Veneguera I. La única población que presenta una tendencia creciente en esta función es el Bco. La Burra I. Hay que recordar que esta localidad ha sido regada periódicamente, al menos en los últimos cinco años,

y se caracteriza por presentar los mayores tamaños de semillas encontrados en la isla (Tabla III.9), así como los lagartos de mayor tamaño (*observación personal* y véase además la talla de los excrementos de esta localidad en la Figura III.6).

De igual manera, esta gran variación de valores también es observada en las poblaciones de Tenerife. El valor máximo que alcanza el *fitness* va desde 0,2 (Teno I) hasta 1 en la población del Malpaís de Güímar. Esta amplitud de valores también se detecta si se tiene en cuenta el valor que toma cada una de estas poblaciones en una semilla de 6 mm de diámetro; variando desde 0,2 -en la población de Teno I- hasta un valor de 0,7 en la localidad de Teno II. Estas diferencias se acentúan si se hacen estas comparaciones con un tamaño mayor de semilla.

Si se compara la forma de esta función en las mismas localidades (barrancos de Agua La Perra y Teno II) en dos años diferentes (1994-1996) (véase estas localidades en las Figuras III.11 y III.12), se observa que este patrón decreciente en la selección se mantiene consistente.

Los valores de intensidad de selección lineal observados ( $i'$ ), después del episodio selectivo que supone la remoción de frutos por los lagartos en cada isla, son relativamente altos en valor absoluto ( $> 0,5$ ), y su carácter negativo confirma lo detectado en las curvas decrecientes mostrados en las *cubic spline* (Tabla III.13 y Figura III.10). Esta tendencia decreciente causal y direccional se confirma estadísticamente a nivel de islas (Análisis de regresión lineal;  $F= 177,56$ ;  $g.l.= 1, 3.461$ ;  $p \ll 0,001$ ;  $R^2= 0,049$  para Gran Canaria y  $F= 49,82$ ;  $g.l.= 1, 2.190$ ;  $p \ll 0,001$ ;  $R^2= 0,043$  para Tenerife).

Esta tendencia lineal además se corrobora si se tienen en cuenta los bajos valores obtenidos en el coeficiente que mide la intensidad de selección estabilizadora/disruptiva ( $j' \approx -0,1$ ) en ambas islas (Tabla III.12). Según esto, la selección llevada a cabo por los lagartos actuales en ambas islas favorece claramente a las semillas de menor tamaño.

Se observaron diferentes valores de los índices de selección en cada una de las poblaciones. En el caso de Gran Canaria (Tabla III.13), se confirma una selección lineal y decreciente significativa en prácticamente la totalidad de las localidades ( $F= 252$ ;  $g.l.= 1, 880$ ;  $p < 0,001$ ;  $R^2 = 0,22$  en el Bco. Veneguera I;  $F= 33,77$   $g.l.= 1, 525$ ;  $p < 0,001$ ;  $R^2= 0,06$  en el Bco. Agua La Perra;  $F= 22,09$ ;  $g.l.= 1, 195$ ;  $p < 0,001$ ;  $R^2= 0,1$  en el Bco. Mogán;  $F= 65,09$ ;  $g.l.= 1, 527$ ;  $p < 0,001$ ;  $R^2= 0,11$  en el Bco La Verga;  $F= 9,45$ ;  $g.l.= 1, 493$ ;  $p < 0,001$ ;  $R^2= 0,02$  en el Bco. Las Burras I y  $F= 9,62$ ;  $g.l.= 1, 405$ ;  $p < 0,01$ ;  $R^2= 0,02$  en el Bco. Las Burras II). En el caso del Bco. La Aldea, el modelo de regresión lineal no fue significativo debido en gran

parte al bajo número de semillas recolectados de excrementos analizados (n= 21) (véase además Tabla III.9 para el número de semillas obtenidos en excrementos de *Gallotia* en cada localidad) (F= 2,03; g.l.= 1, 418; p= 0,153).

Tabla III.12.- Resultados de los análisis de varianza realizados (ANOVA, modelos lineales generales) para el diámetro de las semillas de Orijama en función del tratamiento (semillas "Control" de plantas y semillas en excrementos de *Gallotia* spp.) las localidades de Tenerife analizadas conjuntamente (sólo datos de 1996) y por separado. Se indican los valores obtenidos en los modelos no equilibrados (Tipo III). Además se expone el resultado obtenido en Teno II durante 1994. \*\* p< 0,01; \*\*\* p<< 0,001.

Efecto	g.l.	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	p
<u>TENERIFE</u>					
Tratamiento	1	83,75	83,75	5,79	0,072
Localidad	4	397,41	99,35	5,44	0,065
Tratamiento x localidad	4	73,06	18,26	25,16	***
Error	2.184	1.585,36	0,73		
<u>Teno I</u>					
Tratamiento	1	5,78	5,78	8,34	**
Error	375	259,99	0,69		
<u>Teno II (1994)</u>					
Tratamiento	1	30,02	30,02	35,72	***
Error	246	206,75	0,84		
<u>Teno II</u>					
Tratamiento	1	84,41	84,41	85,5	***
Error	464	458,09	0,99		
<u>Bco. La Arena</u>					
Tratamiento	1	9,49	9,49	16,5	***
Error	583	335,43	0,57		
<u>Punta de Rasca</u>					
Tratamiento	1	0,73	0,73	1,15	0,28
Error	584	372,42	0,64		
<u>Malpaís de Güímar</u>					
Tratamiento	1	39,83	39,83	44,47	***
Error	178	159,43	0,89		

Tabla III.13.- Resultados de los análisis de regresión para las estimas de los gradientes de selección estandarizados lineal ( $\beta'$ ), así como los diferenciales de selección estandarizados ( $i'$ ) sobre el diámetro de las semillas de la Orijama ejercidas por los lagartos. Se indican los valores obtenidos de los datos conjuntos para cada isla (Gran Canaria y Tenerife) y de cada una de las localidades analizadas por separado. Estos índices están calculados con los valores de la variable dependiente (probabilidad de dispersión) e independiente (diámetro de semillas) sin transformar. Se indica el valor de significación (p) del índice del gradientes de selección direccional ( $\beta'$ ) calculado utilizando un procedimiento de aleatorización (MANLY 1997). Además se indican los valores obtenidos durante 1994 para las localidades de Bco. Agua La Perra y Teno II. El resto corresponde al muestreo realizado en 1996. \*\*  $p < 0,01$ ; \*\*\*  $p < 0,001$ . Véase además las gráficas de *cubic splines*. Se omiten los datos de los índices y gradientes de selección estabilizadora/disruptiva ( $j'$  y  $\gamma'$ ) dado la manifiesta linealidad de la *cubic splines* (Figuras III.11 y III.12).

Localidades	Selección direccional		
	$i'$	$\beta'$	p
GRAN CANARIA	- 0,517	- 0,1054	***
Bco. La Aldea	- 0,314	- 0,0153	0,153
Bco. Veneguera I	- 0,938	- 0,2379	***
Bco. Mogán	- 0,669	- 0,1497	***
Bco. Agua La Perra (1994)	- 0,844	- 0,1341	***
Bco. Agua La Perra	- 0,565	- 0,1069	***
Bco. La Verga	- 0,817	- 0,1339	***
Bco. Las Burras I	0,313	0,06	**
Bco. Las Burras II	- 0,378	- 0,0153	**
TENERIFE	- 0,501	- 0,0905	***
Teno I	- 0,50	- 0,0504	**
Teno II (1994)	- 0,843	- 0,1503	***
Teno II	- 0,875	- 0,1201	***
Bco. La Arena	- 0,102	- 0,0783	***
Punta de Rasca	0,087	0,0206	0,079
Malpaís de Güímar	- 1,333	- 0,149	***

En Tenerife, se obtuvo un patrón similar (selección lineal decreciente significativa) en prácticamente todas las localidades analizadas. En Teno I ( $F = 8,34$  g.l. = 1, 375;  $p < 0,01$ ;  $R^2 = 0,02$ ), en el Bco. La Arena ( $F = 16,5$ ; g.l. = 1, 582;  $p < 0,001$ ;  $R^2 = 0,03$  en el Malpaís de Güímar ( $F = 44,47$ ; g.l. = 1, 177;  $p < 0,001$ ;  $R^2 = 0,2$ ) y en Teno II ( $F = 85,5$ ; g.l. = 1, 463;  $p < 0,001$ ;  $R^2 =$

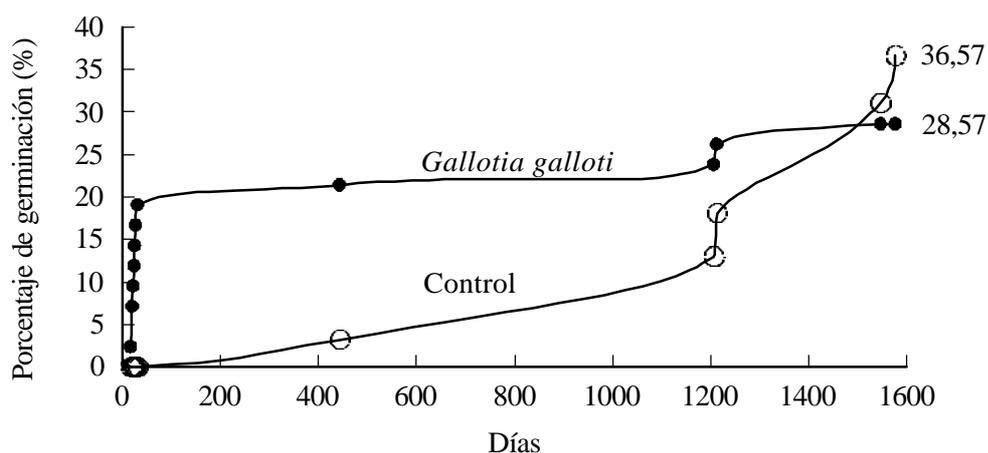
0,15). En la población de Punta de Rasca, en contra del resto de las localidades analizadas (Tenerife y Gran Canaria), el índice de selección es positivo, indicando una tendencia a la selección de frutos de mayor tamaño. No obstante este efecto no llega a ser significativo ( $F=1,15$ ; g.l.= 1, 583;  $p=0,079$ ;  $R^2=0,002$ ).

#### *Efecto del tratamiento digestivo en la germinación de las semillas*

A lo largo de los 52 meses de experiencia, el patrón de germinación observado varió entre tratamientos (Figura III.13). El número medio de días que tardan las semillas "Control" en germinar ( $\bar{x}=1.177$  días; d.t.= 385) es significativamente mayor que aquéllas que han pasado por el tracto digestivo de *G. galloti* ( $\bar{x}=382,2$ ; d.t.= 583) (KOLMOGOROV-SMIRNOV;  $Z=3,77$ ;  $p<<0,001$ ). No obstante, no se observan diferencias significativas entre tratamientos al comparar el porcentaje final de semillas germinadas al final de la experiencia (28,57% de *G. galloti* frente al 36,57% de semillas "Control";  $\chi^2_2=0,21$ ;  $p>0,05$ ).

Al analizar los porcentajes de germinación cada año por separado, se obtienen diferencias significativas entre ambos tratamientos en el primer ("Control" = 1,87% "*Gallotia*" = 19,05%;  $\chi^2_2=4,56$ ;  $p<0,05$ ) y segundo año de experiencia ("Control" = 5,56% "*Gallotia*" = 21,42%;  $\chi^2_2=3,96$ ;  $p<0,05$ ). A partir del tercer año no se detectan diferencias significativas en función del tratamiento. Las semillas "Control" comienzan a incrementar el número de semillas germinadas llegando incluso a superar el porcentaje de germinación del tratamiento "*Gallotia*" a partir de uno 1.500 días tras la siembra. Según esto, las semillas sin escarificado digestivo igualan en porcentaje los valores que alcanzan las semillas que han pasado el tracto digestivo de los lagartos a partir del cuarto año aproximadamente (Figura III.13).

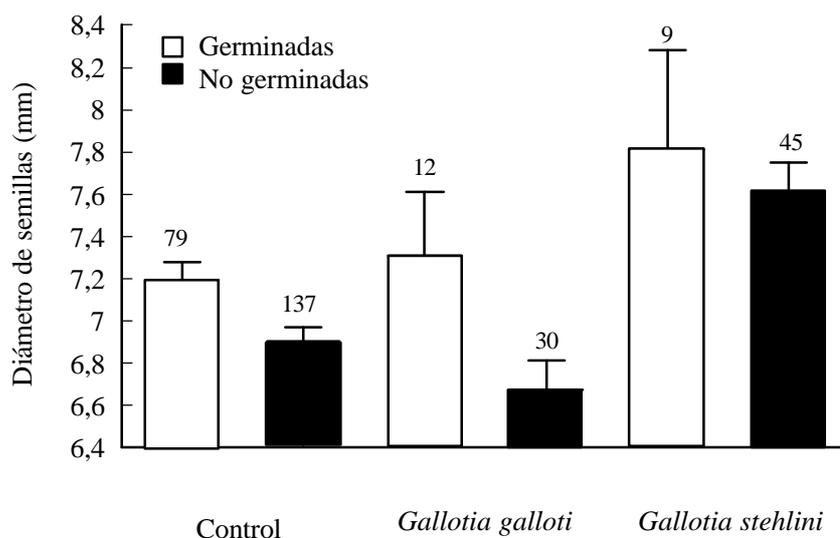
Figura III.13.- Curvas del porcentaje acumulado de germinación en las semillas de Orija durante la experiencia de germinación (1.607 días). La curva "Control" corresponde a semillas colectadas directamente de las plantas ( $n=256$ ), mientras que la curva "*Gallotia*" corresponde a semillas recolectadas en excrementos de *G. galloti* ( $n=42$ ). Los dos grupos de semillas fueron obtenidos en la localidad de Teno I (Tenerife).



Con respecto a los datos obtenidos de semillas colectadas de excrementos de *G. stehlini* (Gran Canaria), se detecta una reducción en la dormancia de las semillas aún mayor que lo obtenido para *G. galloti* ( $\bar{x}$ = 189,8 días; d.t.= 504; n= 9). Para este caso no se dispone de una muestra "Control" necesaria para comparar el efecto del tratamiento digestivo.

El diámetro de las semillas que han germinado y han pasado el tracto digestivo de *G. galloti* es significativamente mayor que las que no han llegado a germinar en este largo período ( $\bar{x}$ = 7,31; d.t.= 1,03; n= 12 frente a  $\bar{x}$ = 6,67; d.e = 0,79; n= 30, respectivamente) (ANOVA; F= 4,75; g.l.= 1, 40; p= 0,035) (Figura III.14). Estas diferencias no se detectan para las semillas que han pasado el tracto digestivo de *G. stehlini* (Gran Canaria) ( $\bar{x}$ = 7,61; d.t.= 0,92; n= 45 para aquéllas que no han llegado a germinar  $\bar{x}$ = 7,81; d.t. 1,41; n= 9 para las germinadas) (F= 0,31; g.l.= 1, 52; p= 0,58).

Figura III.14.- Diámetro ( $\bar{x} + 1$  e.e.) de las semillas de Orijama que germinan ( $\square$ ) y no germinan ( $\blacksquare$ ) durante 1.607 días de experiencia. La muestra "Control" corresponde a semillas colectadas directamente de las plantas (Teno I, Tenerife), mientras que las otras dos corresponden a semillas extraídas de excrementos de *G. galloti* (Teno I, Tenerife) y *G. stehlini* (Bco. Agua La Perra, Gran Canaria). Los números indican el número de semillas incluidas en cada caso.



### DISCUSIÓN

La evolución por selección natural, entendida como una serie de transformaciones parciales o totales de la composición genética de las poblaciones en su relación con el ambiente (de tal manera que pueda generar una distribución de fenotipos predecibles a lo largo de muchas generaciones), necesita cumplir los siguientes condicionantes (p.ej. WILLIAMS 1974, ENDLER 1986, FUTUYMA 1986, DOBZHANSKY *et al.* 1988):

- Que el rasgo analizado presente un cierto grado de variabilidad fenotípica individual.
- Que esta variabilidad se exprese en diferencias de *fitness* entre individuos.
- Que exista una relación consistente entre el valor que tiene el rasgo en la progenie y en los parentales (heredabilidad).

La selección fenotípica, entendida como cambio producido dentro de una generación, precisa el cumplimiento de las dos primeras premisas (ENDLER 1986), y el análisis del signo y magnitud del patrón de selección mostrado por los agentes selectivos (*Gallotia* spp.) sobre el diseño de los frutos de la Orijama, ha sido el objetivo principal de esta parte de la presente memoria. El fin último de éste es sugerir y demostrar la existencia de un proceso de cambios en la distribución de frecuencias en determinadas características claves en los sistemas mutualistas planta-dispersor de semillas, al igual que lo sugerido en otros sistemas mutualistas con plantas y polinizadores por un proceso de selección natural (WASER & PRICE 1981, WASER & PRICE 1983, NILSSON 1988, CAMPBELL 1989, GALEN 1989, SCHEMSKE & HORVITZ

1989, CAMPBELL *et al.* 1991, JOHNSTON 1991, CAMPBELL *et al.* 1996, GALEN 1996a y b, INOUE *et al.* 1996, VIA & SHAW 1996, CAMPBELL *et al.* 1997, JOHNSON & STEINER 1997, MELÉNDEZ-ACKERMAN *et al.* 1997, O'CONNELL & JOHNSTON 1998).

Atendiendo a este enfoque y aprovechando la variación geográfica mostrada por los lagartos en los patrones de selección de frutos, así como la diferente evolución de estos rasgos (tamaño y forma) en función de los eventos de extinción de *Gallotia* spp. ocurridos en las islas (métodos I y VI expuestos en ENDLER 1986 para demostrar un proceso de selección natural), se concluye que esta fuerte presión selectiva, ha sido y sigue siendo, la causa principal de la evolución de estos caracteres a lo largo de la interacción conjunta de la Orijama con los lagartos canarios. Por tanto, se confirma las hipótesis desarrolladas por MACK (1993), MAZER & WHEELWRIGHT (1993), HAMMOND & BROWN (1995) y especialmente por JORDANO (1995a) sobre el papel que pudieron haber desempeñado los agentes dispersantes de semillas en dirigir y modular la evolución del diseño de los frutos (véase además lo expuesto por TIFFNEY 1984 para diferentes especies vegetales en el final del Cretácico e inicio del Terciario). Además, se ratifica en el sistema estudiado, la importancia de las especies frugívoras dispersoras de semillas aún en un nivel de aproximación intraespecífico, con una menor fuente de variación y menos sujeto a inercias filogenéticas que lo estudiado hasta la fecha.

Este proceso evolutivo vendrá definido en gran medida, por la intensidad de la interacción entre la planta y los animales frugívoros dispersores de semillas, en donde el tamaño de los frutos y/o semillas juegan un papel importante (MOERMOND & DENSLOW 1983, HERRERA 1984, WHEELWRIGHT 1985, PIPER, 1986, MCPHERSON 1988, SALLABANKS 1993). A este respecto, hay que señalar que el tamaño de las semillas ha sido expuesto como un importante foco de selección en la historia evolutiva de las especies (HARPER *et al.* 1970, BAKER 1972, WINN 1988, JORDANO 1992).

Las pruebas presentadas en este estudio (relacionadas con las predicciones planteadas al inicio), pueden agruparse en los apartados que se describen a continuación:

#### *Evidencias biométricas en el tamaño de las semillas*

El tamaño de las semillas es relativamente diverso entre las poblaciones analizadas, observándose una tendencia decreciente de variabilidad desde una escala microgeográfica (variabilidad inter-individual dentro de una población -26.3%-) hasta una escala

macrogeográfica (variabilidad inter-islas -3,5%-). No obstante, un alto valor de la varianza total (43,3%), es explicado por otros factores intrínsecos a la propia planta no tenidos en cuenta en estos análisis, e independientes del tipo de fruto producido por las plantas, que añade tan sólo un 10,5% a las diferencias observadas.

Los datos presentados aquí concuerdan, a grandes rasgos, con los valores de variabilidad en el tamaño de frutos y peso de semillas obtenidos en otras especies vegetales con frutos carnosos. OBESO & HERRERA (1994), utilizando ocho especies arbustivas mediterráneas: *Crataegus monogyna* y *Rosa canina* (Rosaceae); *Berberis hispanica* (Berberidaceae); *Daphne laureola* (Thymelaeaceae); *Hedera helix* (Araliaceae); *Juniperus communis*, *J. phoenicea* y *J. sabina* (Cupressaceae), señalan que el efecto "planta" explica entre un 34,7% (*Juniperus phoenicea*) y un 82,4% (*Crataegus monogyna*) el tamaño de los frutos. Estos valores son algo menores si se tiene en cuenta el peso seco de las semillas (25,3% en *Berberis hispanica* y hasta un 71,5% en *Crataegus monogyna*). En *Juniperus phoenicea* JORDANO (1991), con un mayor número de plantas, indica un 25,6% de variabilidad en el tamaño (peso seco) es atribuible a la procedencia maternal de las semillas. En *Prunus mahaleb* (Rosaceae), JORDANO (1995b) expone que el efecto planta explica el 29,1% del diámetro de los frutos y el 27,9% en el peso de las semillas.

MICHAELS *et al.* (1988), en siete especies vegetales dispersadas por vertebrados exponen valores que oscilan entre un 11% (*Vitis vulpina*) y 90% (*Lindera benzoin*). HOWE & RICHTER (1982) muestran que el 78,4% de la varianza en el peso individual de las semillas en *Virola surinamensis* (Myristicaceae) es ocasionada por diferencias entre los árboles. No obstante, estos últimos autores tomaron una muestra pequeña (10 semillas) de cada árbol, explicándose por ello el alto porcentaje exhibido para este nivel de variabilidad. De igual manera, los elevados valores encontrados por OBESO & HERRERA (1994) y MICHAELS *et al.* (1988), en algunas de las especies deben tomarse con cautela debido al bajo número de individuos analizados por especie. Otros estudios en especies de plantas que no presentan frutos carnosos ofrecen datos similares, caracterizados por una importante fuente de variación ocasionada por el efecto planta (THOMPSON 1981, THOMPSON 1984, MICHAELS *et al.* 1988, WINN 1988, OBESO 1993, VAUGHTON & RAMSEY 1998).

No obstante, como ha sido señalado en otras especies vegetales, esta variabilidad geográfica podría estar condicionada por los siguientes factores: 1) diferencias en la disponibilidad de recursos (HARPER *et al.* 1970, STEBBINS 1971, BAKER 1972, VENABLE &

BROWN 1988, WINN 1988, VENABLE 1992); 2) esfuerzo reproductivo invertido por la planta madre (HARPER *et al.* 1970, SMITH & FRETWELL 1974, VENABLE 1992) y 3) tamaño de la planta (VENABLE 1992). En el caso concreto de la Orijama, sólo los niveles de precipitación y el tamaño de la planta se mostraron relacionados significativamente con el tamaño de las semillas en una localidad o planta, respectivamente. A pesar de estas consideraciones, el patrón de diferencias se mantiene constante después de eliminar los efectos producidos por estos factores (análisis de residuos), detectándose además, que las semillas de La Gomera siguen presentando los mayores tamaños, seguidas por las de Gran Canaria y por último, las de Tenerife. No obstante, estas diferencias no llegan a ser significativas. La contribución aportada por el efecto planta, después de excluir la variabilidad ocasionada por la precipitación en cada localidad y el tamaño de la planta madre (análisis de residuos), se incrementa hasta un 31,8%. Como sería lógico esperar, la variabilidad aportada por el efecto localidad descendió considerablemente (3,6%).

Si no se tiene en cuenta la procedencia maternal de las semillas (usando las 19 poblaciones), se observa que la localidad de procedencia, es el factor que más contribuye a la variabilidad total observada (25,7%), seguido por el tipo de fruto (7,9%) y, por último, la isla (4,5%). Una parte de la variabilidad detectada entre localidades se debe a diferencias en los niveles de precipitación (véase párrafos anteriores); por ello, al eliminar este efecto, se explica que el porcentaje atribuible a la localidad disminuya considerablemente (16,3%) y ascienda el ocasionado por el efecto isla (hasta un 10%). La ausencia de diferencias significativas entre islas se explica por los valores similares de tamaño de semillas obtenidos en Gran Canaria (8,73 mm) y La Gomera (8,75 mm), manteniéndose constante esta tendencia interinsular.

Por tanto, los resultados expuestos en este estudio muestran que el tamaño de las semillas de la Orijama presenta una alta plasticidad interindividual y que, potencialmente, esta variabilidad fenotípica puede presentar importantes implicaciones evolutivas dada su importancia en el proceso de evolución por selección natural (p.ej. ENDLER 1986, FUTUYMA 1986). Estos niveles de variabilidad permitirán a los agentes dispersores de semillas seleccionar diferentes pies de planta a la hora de maximizar su eficiencia a la hora de alimentarse.

#### *Evidencias morfométricas de las semillas*

Aunque en menor medida que lo observado para el tamaño de la semilla, se ha

documentado una alta variabilidad interinsular en la forma de las semillas (valores de la pendiente en las ecuaciones alométricas). Esta variabilidad (C.v.< 16%) puede estar relacionada con la existencia de ciertos impedimentos físicos que acoten cambios en la geometría de las semillas más allá de lo impuesto por la disposición de los óvulos en el ovario. Una alta consistencia en la morfología de los frutos en especies mediterráneas ha sido señalado por HERRERA (1992b) en relación con limitaciones morfogenéticas y físicas.

No obstante, a pesar de esta variabilidad relativamente baja, se observan diferencias significativas entre islas, acordes con las predicciones planteadas en este estudio y formuladas por MAZER & WHEELWRIGHT (1993) sobre el papel que pueden ejercer los frugívoros en la forma de los frutos y semillas. Según esto, una alta constancia hacia la esfericidad a medida que aumenta el tamaño semillas (pendiente = 1) es detectada en las semillas de La Gomera, mientras que semillas más alargados (alometrías negativas; pendiente < 1) son observados en las islas con especies de lagartos de menor tamaño (Tenerife). En cambio, frutos con alometrías positivas (pendiente > 1) se detectan en las islas con una mayor talla de lagartos actuales (Gran Canaria).

Esta tendencia es congruente si se tiene en cuenta que a medida que disminuye la talla del frugívoro, éste tendrá que consumir frutos y dispersar semillas menos esféricas que lagartos de mayor tamaño. Este patrón de selección vendrá dado por la capacidad de manejar, tragar y procesar los frutos eficientemente (MAZER & WHEELWRIGHT 1993), y lo observado en cada una de las islas en tiempo ecológico puede ser explicado si se considera la historia evolutiva de *Gallotia* en estas islas (véase el apartado de evidencias evolutivas).

#### *Evidencias biométricas en el tamaño de los lagartos*

Los lagartos canarios actuales exhiben una marcada diferencia en la talla media que alcanzan en cada isla. Al ordenar las especies de forma decreciente en cuanto a su tamaño medio, quedaría: *G. stehlini* (Gran Canaria)  $\approx$  *G. intermedia* (Tenerife, Acantilados de los Gigantes) > *G. galloti* (Tenerife) > *G. caesaris* (La Gomera). En el contexto del presente estudio se ha tratado conjuntamente el tamaño de éstos independientemente del dimorfismo sexual. No obstante, un patrón similar de diferencias interinsulares es detectado al incluir el sexo como covariante.

Estas claras diferencias interinsulares en la talla actual de *Gallotia* deben estar

asociadas a diferentes presiones selectivas, tanto bióticas (depredación y posiblemente competición) como abióticas (factores ambientales relacionados con la abundancia de recursos alimentarios), ejercidas sobre los lagartos a lo largo su historia evolutiva y que han generado respuestas evolutivas diferentes en cada isla.

En un primer paso, uno o varios de estos factores actuando conjuntamente, serían los responsables de la aparición de un proceso de gigantismo insular, al igual que lo detectado en otras especies de reptiles en respuesta a las condiciones ambientales particulares de los medios insulares (CASE 1976, CASE 1978, CASE & SCHWANER 1993, PIANKA 1995, PETREN & CASE 1997, WIKELSKI *et al.* 1997). Posteriormente se produjo una disminución paulatina de la talla de éstos en base a las condiciones particulares de cada isla (bióticas y abióticas). Aunque es desconocido la contribución que ha ejercido estos factores en explicar la evolución del tamaño en los lagartos canarios, el patrón de selección ejercido por los gatos asilvestrados hacia tamaños grandes de lagartos como fuente de alimentación (véase GARCÍA-MÁRQUEZ *et al.* 1997 y RODRÍGUEZ-DOMÍNGUEZ *et al.* 1998 para el caso concreto de *G. simonyi*), la disminución de la talla de los lagartos a partir de la llegada de los aborígenes a Gran Canaria (MATEO & LÓPEZ-JURADO 1992), y la paulatina acentuación de las condiciones de aridez en las islas desde finales del Terciario (CRIADO 1993) podrían explicar estas diferencias. No obstante, es necesario testificar empíricamente este conjunto de hipótesis para conocer cual es el modelo que mejor explica la evolución de *Gallotia* en Canarias.

De igual manera, estos factores también podría explicar la alta variabilidad encontrada entre localidades en cuanto al tamaño máximo que pueden alcanzar los lagartos. Diferentes niveles de recursos alimentarios y presiones depredatorias entre localidades podrían explicar esta variabilidad intrainsular. Para *G. galloti* en Tenerife, THORPE & BÁEZ (1987) señalan que la inexistencia de un patrón claro en el tamaño de los lagartos a nivel intrainsular y que la variabilidad observada puede deberse a condiciones particulares en la abundancia de alimento a escala microgeográfica. Esta consideración también sería válida para el caso de *G. stehlini* (Gran Canaria) (M. BÁEZ, *comunicación personal*). Cambios morfológicos en el tamaño de *G. atlantica* en Lanzarote han sido señalado como respuesta a la colonización de los malpaíses (LÓPEZ-JURADO & MATEO 1992). A este respecto, los elevados tamaños de lagartos detectados en el Bco. La Burra I (Gran Canaria) al compararlos con el resto de localidades de esta isla, podría responder a estas causas. No obstante, como ha sido señalado anteriormente, un análisis más detallado será necesario para confirmar estas consideraciones.

*Evidencias ecológicas: patrones de selección fenotípica*

Los resultados obtenidos en este estudio indican que los lagartos canarios muestran una alta constancia espacial (inter e intrainisular) en los patrones de selección fenotípica ejercidos sobre el tamaño de las semillas en la Orijama. Tanto *G. stehlini* en Gran Canaria como *G. galloti* en Tenerife, manifiestan una clara preferencia hacia la selección de cocos con menores tamaños de semillas que los disponibles en las plantas. Las estimas no paramétricas de las funciones de *fitness* (*cubic splines*) así como los altos valores obtenidos en los índices de selección, confirman esta relación e indican que este patrón de selección fenotípica es marcadamente direccional (valores altos de *i'* y bajos de *j'*). Además, aunque solamente se realizó en dos años, una constancia inter-anual en los patrones selectivos se observa al comparar la forma de la curva en dos localidades en diferentes años (Bco. Agua La Perra en Gran Canaria y Teno II en Tenerife), mostrándose la importancia de los lagartos aún en una escala temporal.

Aunque este patrón de selección fenotípica direccional muestra una marcada diferencia significativa entre islas, ésta no se detecta al tratar conjuntamente los efectos isla y tratamiento (isla x tratamiento). Estos resultados vienen dados por una manifiesta variación interinsular en la probabilidad de que una determinada semilla sea dispersada eficientemente a una cierta distancia de la planta madre y por el hecho de que esta probabilidad está condicionada (en ambas islas) por el tamaño de la semilla que contiene cada coco. El valor relativo del *fitness* de las semillas individuales disminuye a medida que aumenta el tamaño éstas. Esto último se confirma por los valores negativos de los índices de selección, así como por la forma decreciente de la función de *fitness* en ambas islas.

Este patrón de selección fenotípica también se manifiesta en la gran mayoría de las localidades estudiadas (85,7%) al analizarlas individualmente. La forma atípica de la curva obtenida en el Bco. La Aldea se debe al bajo número de semillas detectadas en los excrementos de los lagartos. Un número de datos más acorde para estos análisis generará un patrón similar que el resto de las poblaciones, por lo que esta tendencia hacia una selección estabilizadora se deba a simplemente un artefacto analítico.

Únicamente dos localidades, Bco. Las Burras I (Gran Canaria) y Punta de Rasca (Tenerife) mostraron un patrón contrario, aunque éste fue significativo sólo en el caso del Bco.

Las Burras I. Este resultado se explica si se tiene en cuenta que desde hace unos 5 años esta localidad ha estado sometida a riegos periódicos (cada 8 días). Esta actividad antrópica ha desarrollado pequeños "oasis" (altos valores de la cobertura de vegetación y abundancia de invertebrados), inmersos en un hábitat caracterizado por unas condiciones más xéricas (precipitación media anual = 105 mm; n= 38 años). Este hecho ha podido generar un proceso de selección artificial sobre el tamaño de los lagartos influida por una mayor abundancia de recursos alimentarios (véase apartado anterior). La disparidad en los resultados se explica si se consideran las marcadas diferencias en la talla de *G. stehlini* y *G. galloti*. La talla de éstos debe estar relacionada con la imposibilidad de procesar y tragar frutos eficientemente mayores que lo impuesto por la anchura de la comisura bucal (altamente correlacionado con el tamaño corporal, LHC). Para cada especie este límite máximo en el tamaño del coco consumido vendrá dada por los procesos decisionales que operan en los vertebrados frugívoros al seleccionar el tamaño del fruto.

Estas preferencias pueden venir dadas por un criterio de maximización del beneficio obtenido (PYKE 1984, STEPHENS & KREBS 1986) y se puede manifestar en los siguientes aspectos: la cantidad total de pulpa ingerida, la relación entre la cantidad de pulpa y el peso de la semilla ingerida, el tiempo de manipulación y, por último, la relación entre la cantidad de pulpa ingerida y el tiempo de manipulación (HOWE & VANDE KERCKHOVE 1979, HERRERA 1981, JORDANO 1984, HEDGE *et al.* 1991, JORDANO 1995b, REY & GUTIÉRREZ 1997). Al igual que otras especies con frutos drupáceos, la cantidad de pulpa aumenta con el tamaño del fruto ( $r_s = 0,4$ ;  $p = 0,002$ ;  $n = 58$ ), mientras que la relación entre ésta y el tamaño de las semillas muestran una relación inversa ( $r_s = -0,44$ ;  $p = 0,001$ ;  $n = 58$ ). Según esto, al seleccionar frutos más pequeños de los disponibles, aunque disminuya la cantidad de pulpa ingerida por fruto, los lagartos minimizan el volumen de semilla en el tubo digestivo y maximizan la cantidad de pulpa procesada por cada unidad ponderal de semilla procesada. De igual manera, manteniendo constante el tamaño del fruto, el tiempo de manipulación requerido debe presentar una relación inversa con el tamaño de los lagartos. Según esto, y teniendo en cuenta que existe una importante presión de depredación (gatos, cernícalos, alcaudones, etc.) sobre los lagartos canarios, cabría esperar que éstos seleccionen los frutos atendiendo a estos criterios. No obstante, serán necesarias experiencias en cautividad para determinar cuál de estos factores muestra una mayor importancia en *Gallotia* y la forma de actuación de éstos a medida que aumenta la talla de los lagartos (véase esta aproximación en p.ej. SORENSEN 1984,

LEVEY 1987, LEVEY & GRAJAL 1991, JORDANO 1995b, REY & GUTIÉRREZ 1997, para diversas especies de aves frugívoras).

Aún mostrándose la importancia de los estudios de selección fenotípica en las relaciones mutualistas entre plantas y polinizadores, este tipo de aproximación es prácticamente inexistente en los estudios de dispersión de semillas. Tan sólo JORDANO (1995b), aborda este tipo de desarrollo analítico en *Prunus mahaleb* (Rosaceae). Al igual que lo detectado en la Orijama, las aves frugívoras generan un patrón selectivo direccional decreciente en el tamaño del fruto y peso de las semillas en esta especie. No obstante, los valores obtenidos en los índices de selección son marcadamente inferiores ( $i' < 0,13$ ) que lo detectado entre la Orijama y los lagartos, concluyendo que las aves frugívoras podrían ejercer un papel irrelevante en la inducción de cambios evolutivos en el tamaño de los frutos o semillas, oscurecido por diferencias en la fecundidad maternal (tamaño de cosecha). Además, en *P. mahaleb* no existe una consistencia espacial en las interacciones, condicionada por la variabilidad local de la diversidad de aves en una escala local (JORDANO 1994). No obstante, el estudio de JORDANO (1995b) muestra algunos aspectos de interés que deben tenerse en cuenta a la hora de su comparación con nuestros resultados. En primer lugar, el patrón selectivo que documenta es llevado a cabo por casi una veintena de especies frugívoras que defecan o regurgitan semillas, así como especies consumidoras de pulpas. El efecto neto de todos ellos conjuntamente puede oscurecer patrones selectivos, aunque como el propio autor indica, este débil efecto puede inducir cambios fenotípicos si tiene lugar durante un largo período de tiempo (P. JORDANO, *comunicación personal*).

En el caso de la Orijama-*Gallotia* spp., este patrón selectivo es mucho más fácil de detectar ya que en este sistema sólo se incluye una especie de frugívoro que consume los frutos y disperse las semillas en cada isla. Por ello, los lagartos canarios sí pueden producir cambios evolutivos relevantes y más consistentes en los rasgos de los frutos.

Otros dos factores alternativos podrían contribuir a explicar la variabilidad insular en el tamaño de las semilla independientemente del papel que llevan a cabo los lagartos. Sin embargo, éstos no son válidos en el presente contexto. Son los siguientes:

Primero, la presión selectiva diferencial que pudiera estar ocasionando diferentes especies de roedores presentes en las islas en el pasado (*Canaryomys bravoii* y *C. tamarani*.) o en la actualidad (*Rattus* spp. y *Mus musculus*). Es conocido el efecto que produce las especies depredadoras de semillas sobre el tamaño y morfología de éstas en ambientes insulares (c.f.

EHRENDORFER 1979) y continentales (JANZEN 1969, SMITH 1970, BENKMAN *et al.* 1984, DIRZO & DOMÍNGUEZ 1986). Esta consideración no presenta importancia en el presente contexto ya que, en primer lugar, los roedores introducidos (ratas y ratones) se encuentran distribuidos en todas las islas y en segundo, las dos especies de múridos gigantes extintos descritos para las islas: *C. tamarani* en Gran Canaria (caracterizado por una dieta herbívora) y *C. bravoii* para Tenerife (con una alimentación omnívora), presentaban una talla similar (LÓPEZ MARTÍNEZ & LÓPEZ-JURADO 1987). Según esto, no cabría esperar presiones selectivas diferentes a nivel insular por la presencia/ausencia de determinadas especies o por diferencias en la talla de éstos en el caso de que estas especies extintas hubiesen consumido frutos o semillas de *Orijava*. Además, estos múridos gigantes no han sido detectados en los yacimientos paleontológicos de La Gomera. Ninguna otra especie de depredador de semillas ha sido observado en esta especie.

Segundo, la producción de abortos como mecanismo utilizado para la eliminación selectiva de semillas inviábiles o genéticamente desfavorables, como consecuencia de la polinización con polen procedente de diferentes fuentes. En esta especie andromonoica, el polen que llega al estigma de una flor puede provenir de anteras de flores masculinas del mismo individuo (geitonogamia), de flores masculinas de otra planta (xenogamia) o de las anteras de la misma flor en aquéllas que sean hermafroditas (autogamia). Este proceso podría provocar secundariamente el aumento de tamaño del resto de las semillas presentes en el fruto. Son conocidas variaciones en el tamaño de semillas en función de la procedencia del polen (calidad genética) que poliniza los óvulos (TEMME 1986, MANASSE & STANTON 1991, JORDANO 1993).

Aunque no se dispone de datos sobre el tipo de fruto generado por cada tipo de polinización, de forma indirecta, este proceso se podría comprobar comparando entre islas las tallas de semillas del mismo tipo de frutos, y por tanto, con los mismos niveles de abortos (mono, di, tri o tetracocos). No existe un efecto significativo de la interacción isla x tipo de fruto sobre el tamaño de las semillas (ANOVA;  $F= 0,56$ ;  $p= 0,76$ ). Los análisis efectuados muestran un patrón similar en el tamaño de las semillas entre islas en función del tipo de frutos (Gran Canaria  $\approx$  La Gomera  $>$  Tenerife; prueba de SCHEFFÉ;  $p \ll 0,001$  para las comparaciones Gran Canaria-Tenerife y La Gomera-Tenerife y  $p > 0,53$  en las comparaciones Gran Canaria-La Gomera para cada uno de los tipos de frutos). Según esto, aún comparando polinizaciones llevada a cabo con polen cualitativamente similar, se mantiene la constancia en

la diferencia insular en la talla de las semillas independientemente del tipo de fruto de que se trate.

Este hecho, se ve además apoyado por experiencias de polinización llevadas a cabo en la otra especie andromonoica de esta familia, *Cneorum tricoccon* (TRAVESET 1995a). En este estudio se muestra un incremento en el tamaño de las cosechas de frutos en las polinizaciones experimentales con cruces xenógamos frente a geitonógamos y a partir de polen de flores masculinas frente a polen de flores hermafroditas. En ningún caso se observó variaciones en la talla de los cocos (A. TRAVESET, *comunicación personal*). No obstante, será necesario realizar experiencias de polinización en la Orijama para confirmar plenamente estas consideraciones.

### *Evidencias biogeográficas*

A lo largo de la historia geológica de las islas de Lanzarote y Fuerteventura (20 - 31 m.a.) (Coello *et al.* 1992, Balcells *et al.* 1994, Ancochea *et al.* 1996), existe un conjunto de evidencias inmunológicas (Lutz *et al.* 1986, Mayer & Bischoff 1991, Mayer & Benyr 1994) y genéticas (González *et al.* 1996) de la historia evolutiva de *Gallotia*, que apuntan que estas islas fueron primeramente colonizadas desde el continente por una forma "pre-*Gallotia*" de pequeño tamaño hace unos 30-35 millones de años (Lutz *et al.* 1986, Mayer & Benyr 1994). Esta forma que primeramente habitó estas islas y, que no sufrió un aumento de talla a lo largo de su evolución insular (siempre menor de 100 mm de LHC), estaría relacionado con los lagartos de pequeña talla encontrados en depósitos paleontológicos de principio del Mioceno en el Sur de Europa y Noroeste de Africa (p.ej. *Miolacerta tenuis*, *Lacerta filholi* y *Lacerta* sp.) (véase López-Jurado & Mateo 1995 y referencias allí citadas). Su cercana relación filogenética con las formas actuales de *Psammodromus* spp. (Arnold 1973 y 1989, Barahona 1996, Barbadillo *et al.* 1997), caracterizados por un tamaño pequeño, confirman igualmente esta relación.

Según esto, estas islas nunca han estado habitadas por lagartos que superen los 100 mm de LHC y atendiendo a los datos presentados aquí, nunca han presentado unas condiciones mínimas (presencia de un dispersor de semillas) necesarias para el establecimiento de una población estable de Orijama. Recientemente se ha señalado la presencia de *G. stehlini* en Fuerteventura (Naranjo *et al.* 1991), aunque datos genéticos han confirmado que se refiere a una introducción relativamente reciente (González *et al.* 1996),

posiblemente condicionada por una actividad antrópica.

En las islas de La Palma y El Hierro, su ausencia actual podría responder a un proceso de extinción de lagartos de talla adecuada para dispersar sus semillas (*G. goliath* y/o *G. simonyi*), seguido por una sustitución por lagartos de menor talla que no pueden acceder a este recurso (*G. galloti palmae* y *G. caesaris*, respectivamente). Los datos presentados aquí sobre el papel vital que presentan los lagartos en esta especie, así como los aportados por Ceballos & Ortuño (1951 y 1976) y Hernández (1972) sobre la posible presencia en estas islas de la Orijama en un pasado relativamente reciente, apoyarían esta hipótesis. No obstante y, a falta de una confirmación más precisa de la presencia pretérita de esta especie en estas islas, otra posibilidad que no puede ser rechazada es que su ausencia actual se deba simplemente a que esta especie vegetal nunca llegó a colonizar estas islas.

En El Hierro, aunque en la actualidad existan lagartos de tamaño relativamente grande (*G. simonyi*), éstos presentan poblaciones relícticas y de poca relevancia en el contexto que se está desarrollando.

A diferencia de lo ocurrido en estas dos islas, la presencia actual de Orijama en La Gomera, aún no presentando en la actualidad lagartos que puedan consumir sus frutos y dispersar las semillas, podría deberse a un menor tiempo transcurrido ( $\approx 500$  años) desde la desaparición de formas de mayor tamaño, *G. goliath* y *G. simonyi*, de las zonas bajas de las islas (Hutterer 1985) y/o a una disminución paulatina de la talla de los lagartos menos brusca que lo ocurrido en La Palma y El Hierro. No obstante, una adecuada serie de datos paleontológicos serán necesarios para confirmar esta hipótesis.

A niveles intrainsulares, aunque no se dispone de datos que señalen ejemplos de extinciones locales de la Orijama que puedan ser relacionados con la talla de las poblaciones de lagartos presentes, algunas localidades muestran en la actualidad situaciones similares a lo que está ocurriendo en La Gomera. En los barrancos de La Verga II y La Aldea (Gran Canaria), aún realizándose un intensivo muestreo, se localizó un bajo número de excrementos con semillas de Orijama. Este hecho puede estar relacionado con la menor talla de lagartos presentes en estas localidades (véase diámetro de excrementos en la Figura III.6) posiblemente condicionado por la fuerte presión selectiva exhibida por los gatos cimarrones (*Felis catus*) sobre la talla de los lagartos en estas localidades. En estas dos localidades además coinciden en ser las zonas donde se ha detectado un mayor número de excrementos de este importante depredador de lagartos.

Según lo expuesto en los párrafos anteriores, tanto la distribución actual de la Orijama en Canarias (Gran Canaria, Tenerife y La Gomera), como en el pasado (La Palma y El Hierro), así como su ausencia actual y pretérita de las islas orientales (Lanzarote y Fuerteventura), coincide con la presencia actual y/o pasada de lagartos de un tamaño mínimo adecuado para consumir frutos y dispersar sus semillas ( $\approx 100$  mm de longitud hocico-cloaca).

*Evidencias evolutivas: evolución de la interacción mutualista Gallotia-Neochamaelea*

La combinación de los resultados sobre: a) la historia evolutiva de la talla de los lagartos en las islas, b) la relación entre la talla de éstos y el tamaño y forma de las semillas dispersadas en la actualidad, c) las variaciones detectadas en el diseño de los frutos y semillas entre localidades e islas, d) la correspondencia entre el tamaño de las semillas con la viabilidad del embrión, probabilidad y velocidad de germinación, e) el patrón de preferencias de uso del hábitat mostrado por los lagartos y la distribución de las orijamas en un hábitat determinado (Valido & Nogales 1994), y f) la abundancia relativa de esta especie en cada isla (véase Figura III.1); indican, en su conjunto, el papel vital que presenta los lagartos en la regeneración natural de la Orijama y además posibilita la reconstrucción de un amplio margen de la historia evolutiva de esta interacción mutualista, además de permitir determinar las consecuencias de esta evolución sobre la demografía de esta planta.

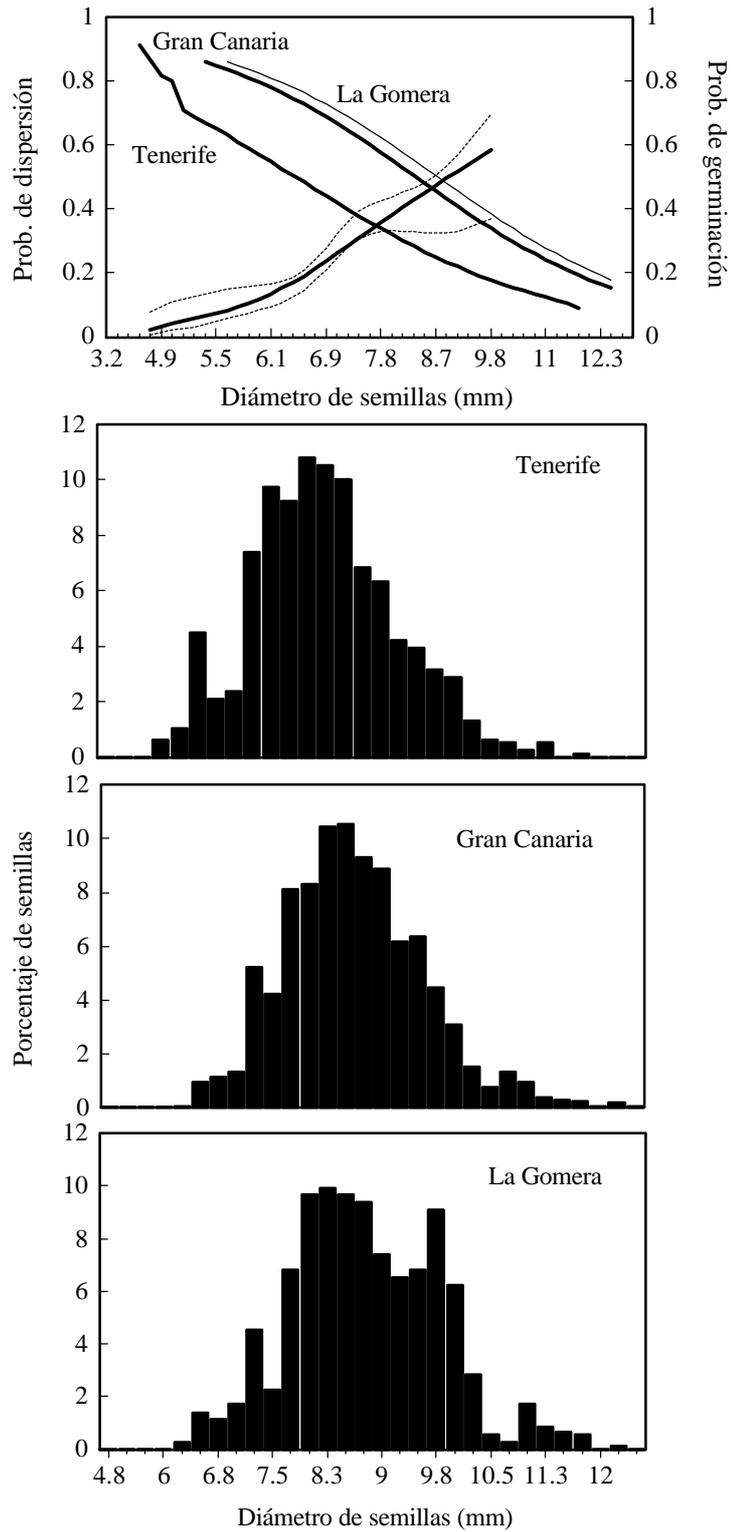
Los datos presentados en este estudio muestran que el tamaño de una semilla determina, en última instancia, la probabilidad de que sea dispersada eficientemente (función decreciente) y que germine (función creciente). Según estas dos tendencias contrarias, para un rango dado de tamaños de semillas, se propone un modelo en el que estas funciones se cortan en un determinado punto que corresponderá a un tamaño de semilla dado donde, simultáneamente, la probabilidad de dispersión y la probabilidad de germinación es máxima. Este tamaño de semilla "óptimo" que maximiza el *fitness* de la semilla individual será diferente en cada escenario ecológico (ya sea localidades o islas). La consecuencia directa de la ubicación de este punto de equilibrio, en un rango de tamaños de semillas determinado, se podrá indicar con una curva de distribución de frecuencias de tamaños de semillas (histogramas). En las Figuras III.15 y III.16 se muestra el modelo propuesto tanto en una escala espacial como temporal. En el presente esquema, se asume que la función de germinación se mantiene constante a través del tiempo y se puede extrapolar a las diferentes poblaciones de Orijama en las islas Canarias.

Por ello, para diferentes tallas de lagartos, se puede indicar el desplazamiento de este punto de equilibrio sobre la función que define la probabilidad de germinación a medida que varía la forma de la función de probabilidad de dispersión (dependiente del tamaño del lagarto). De igual manera, se podrá predecir el punto de intersección a partir de la distribución de frecuencias de tamaños de semillas en una localidad o isla determinada.

Este sencillo modelo gráfico proporciona un esquema evolutivo de interés que puede aplicarse con éxito en las diferentes situaciones presentadas en este estudio: variación espacial de la interacción *Gallotia*-*Orijama* en el archipiélago Canario y la variación temporal que ha ocurrido en una isla.

Para analizar la evolución de la interacción a escala espacial (Figura III.15), se puede utilizar las *splines* cúbicas obtenidas de la probabilidad de dispersión en las poblaciones de Gran Canaria y Tenerife, así como las curvas de distribución del tamaño de las semillas obtenido en cada isla (incluida La Gomera). Para la función de probabilidad de germinación se ha utilizado la *cubic spline* obtenida en la localidad de Teno II (Tenerife).

Figura III.15.- Representación gráfica de la interacción *Gallotia-Neochamaelea* en Canarias. Las curvas indican la función de *fitness* de la dispersión y germinación en función del tamaño de las semillas. Las curvas de probabilidad de dispersión (funciones decrecientes) fueron obtenidas utilizando regresiones no paramétricas (SCHLUTER 1988) con los datos obtenidos en Gran Canaria y Tenerife. La curva de germinación (función creciente) corresponde con los resultados obtenidos en la experiencia de germinación llevada a cabo con las semillas de plantas recolectadas en Teno II (Tenerife). Los puntos de intersección de las curvas indican el valor de equilibrio en las diferentes poblaciones insulares. El valor correspondiente a La Gomera fue estimado a partir de la distribución de frecuencias de tamaños de semillas (histograma). En la parte inferior se muestra las consecuencias de esta evolución de tamaños de lagartos sobre la distribución de frecuencias del diámetro de semillas. Las flechas en los histogramas indican el valor medio del diámetro de las semillas en cada isla.



Según este modelo, se pueden establecer diferentes "escenarios de interacción" que pueden ordenarse de forma decreciente desde una situación óptima (lagartos extintos), pasando por diferentes situaciones subóptimas de diferente magnitud (Gran Canaria y

Tenerife) hasta situaciones que parecen predecir la extinción de la Orijama a un nivel insular (La Gomera).

El registro paleontológico de La Gomera aporta información de la existencia en el pasado de lagartos gigantes (*G. goliath* y *G. simonyi*), sobreviviendo la segunda especie hasta hace  $\approx$  500 años (*G. simonyi*) (HUTTERER 1985). La talla que alcanzaron estos lagartos les capacitaba para consumir frutos y dispersar semillas de mayor tamaño que lo observado en las especies actuales. Según esto, el patrón de distribución de frecuencias de tamaños de semillas en este momento se pronostica que esté desplazado hacia valores mayores. La desaparición de estas formas dejó sin un dispersor de semillas efectivo a las orijamas en la isla, ya que los lagartos que quedaron (*G. caesaris gomerae*) no podían acceder a este recurso por claras restricciones morfológicas. Atendiendo a este modelo, el tamaño de los frutos que se observan en la actualidad se correspondería al estado en el cual se encontraban durante la interacción con *G. simonyi* (última especie en desaparecer). Desde este momento, los frutos no han podido variar en tamaño, quedando por tanto su estado "congelado" desde el punto de vista evolutivo y se predeciría una disminución paulatina del tamaño de sus poblaciones por una disminución drástica del éxito de dispersión.

Los lagartos actuales presentes en Gran Canaria y Tenerife difieren en el punto de intersección de las dos curvas y se manifiesta en una patente diferencia significativa en la distribución de tamaños de semillas encontradas en cada isla. El patrón actual de distribución de tamaños de semillas en La Gomera predeciría un punto de intersección que corresponde a un tamaño mayor de semillas dispersadas y que no corresponde a lo observado en tiempo ecológico con *G. caesaris gomerae*. Este hecho puede explicarse si se considera la historia evolutiva de los lagartos en esta isla.

En cambio, para las islas de Gran Canaria y Tenerife, la disminución de la talla de los lagartos hasta las formas actuales se desarrolló de forma más gradual, no produciéndose un salto tan brusco como el ocurrido en La Gomera (véase datos en la Tabla III.1). De esta manera, los lagartos de estas islas han podido modular el diseño de los frutos al ir dispersando semillas paulatinamente más pequeñas a medida que disminuían progresivamente su talla, estableciéndose una relación más directa entre el tamaño de frutos y los lagartos actuales.

Según este modelo, el parecido en el tamaño de las semillas de Gran Canaria y La Gomera correspondería con un tamaño similar de los lagartos que habitaban La Gomera (*G. simonyi*) y los actuales de Gran Canaria (*G. stehlini*). El bajo número de restos óseos de la

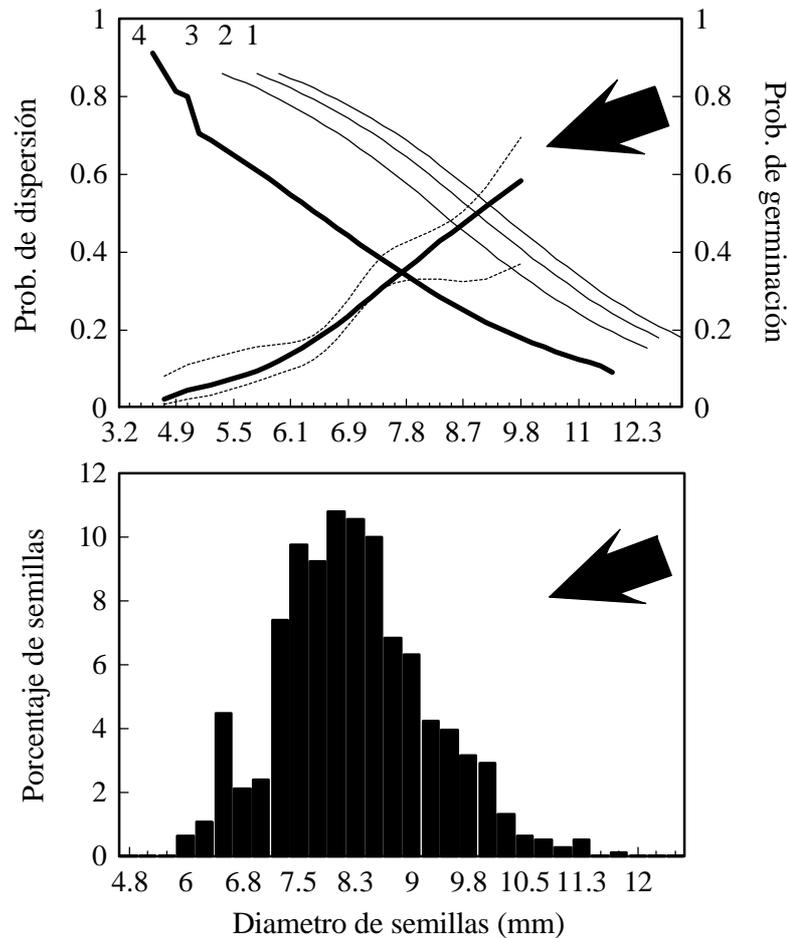
forma extinta de La Gomera imposibilita este tipo de comparación. No obstante, una tendencia similar cabría esperar si se seleccionan las formas actuales de *G. simonyi* que habitan en EL Hierro. El resultado obtenido en estos análisis confirma el planteamiento desarrollado, no detectándose diferencias significativas en la talla de estas dos especies de lagartos (prueba de SCHEFFÉ;  $p > 0,05$ ). De igual manera, este patrón se cumple si se utilizan los datos biométricos de la reciente especie descubierta en Tenerife (Acantilado de Los Gigantes), que según algunos autores es considerada como una forma subespecífica de *G. simonyi* (RANDO *et al.* 1997).

Estas diferencias en la historia evolutiva de los lagartos explican las variaciones detectadas entre las islas en el tamaño de las semillas de Orijama, siendo por tanto el modelo adecuado para explicar la variabilidad espacial detectada en esta interacción mutualista.

Para la escala temporal (evolución dentro de una isla) se utilizarán los datos de Tenerife (Figura III.16). Para cada una de las formas de lagartos que han habitado y habitan esta isla se puede desarrollar una función de *cubic spline* de la probabilidad de dispersión. Para la función de germinación se han utilizado los datos de Teno II (Tenerife).

Partiendo de los datos obtenidos con los lagartos actuales (*G. galloti*), y teniendo en cuenta la curva de distribución de tamaños de semillas y el tamaño de los lagartos en la localidad de Acantilados de Los Gigantes (*Gallotia intermedia*), se puede estimar, para esta última especie, que el punto de intersección de las dos curvas estaría desplazado hacia tamaños mayores de semillas. De igual manera, se podría estimar que este punto se desplazaría aún más si se tiene en cuenta las forma extintas de lagartos que han habitado la isla de Tenerife en el pasado (*G. simonyi* y *G. goliath*). De igual manera, se estaría ante un caso de disminución del "óptimo de dispersión" (desde el punto de vista de la planta madre) a medida que disminuye el tamaño de su único dispersor de semillas (*Gallotia* spp.) a través del tiempo, hasta la situación actual que podría considerarse como un ejemplo de dispersión subóptima. Este modelo puede ser aplicado igualmente para Gran Canaria (*G. aff. stehlini* y *G. stehlini*).

Figura III.16.- Representación gráfica de la evolución del punto de equilibrio obtenido en la intersección de las función de *fitness* de dispersión y germinación en función del tamaño de las semillas de Orijama en Tenerife. Las curvas fueron obtenidas utilizando regresiones no paramétricas (SCHLUTER 1988). Los datos de germinación corresponden a la localidad de Teno II (Tenerife). Los puntos de intersección indican el valor de equilibrio para diferentes tamaños de lagartos que han habitado y habitan en Tenerife. El punto 1 muestra la situación hipotética mostrada por *G. goliath*; el 2 para *G. simonyi*; el 3 para *Gallotia intermedia* y el 4 el obtenido con *G. galloti*. En la parte inferior se muestra las consecuencias de esta evolución de tamaños de lagartos sobre la distribución de frecuencias del diámetro de semillas. La flecha indica el sentido de la fuerza de selección direccional.



A modo de síntesis, la presencia de lagartos de tallas grandes en las islas (*G. aff. stehlini*, *G. goliath* y *G. simonyi*) antes de la llegada del hombre a las islas, posibilitó el

consumo de frutos y la dispersión de semillas de un tamaño mayor a lo observado en la actualidad. La progresiva disminución del tamaño de los lagartos hasta nuestros días llevó consigo una tendencia paulatina hacia una disminución del tamaño de las semillas dispersadas, así como a una mayor preferencia hacia semillas cada vez menos esféricas, quedando sin dispersar las semillas mayores que permanecerán bajo la planta madre sin posibilidad de germinar, y por tanto sin posibilidad de transmitir su genotipo a las generaciones siguientes. Además, el hecho de presentar un alto período de dormancia incrementa la probabilidad de ser depredada por las ratas.

Este modelo necesita que los caracteres usados en el diseño de los frutos tengan base genética. No se dispone de datos en esta especie vegetal, pero lo observado en diversas especies, tanto en condiciones de cultivos (PATERSON *et al.* 1991 y referencias citadas en MAZER & WHEELWRIGHT 1993) como en condiciones naturales (WHEELWRIGHT 1993 y P. JORDANO, *comunicación personal*), apoyarían una de las consideraciones asumidas en este estudio y de gran importancia para mostrar el efecto de la selección natural: heredabilidad de los caracteres que definen el diseño de las semillas.

## **Conclusiones**

## CONCLUSIONES

En este estudio se demuestra que los lagartos canarios, generan un patrón de selección fenotípica muy marcado sobre el tamaño de las semillas, medido como su diámetro máximo. Estos valores altos, calculados de los coeficientes de selección estandarizados, contrastan con lo obtenido en otros sistemas biológicos en donde las aves juegan un papel primordial en la dispersión de semillas (p.ej. JORDANO 1995b). Este efecto se mantiene consistente aún después de eliminar aquellas variables ambientales que influyen significativamente sobre el diseño de los frutos (precipitación y biometrías de las plantas). Las diferencias detectadas en los coeficientes de selección entre islas y poblaciones son interpretables según los patrones de preferencias de frutos mostrados por cada una de las especies y poblaciones de lagartos; estos patrones están muy condicionadas por la talla máxima que pueden alcanzar en cada hábitat. Esta alta variabilidad geográfica exhibida por los valores de *fitness*, junto con el alto valor de porcentaje de varianza atribuible a diferencias entre plantas, puede interpretarse como un escenario con elevada oportunidad para la selección natural (ARNOLD & WADE 1984a) y alto potencial de respuesta a la selección.

Los animales que dispersan semillas pueden generar una importante presión de selección sobre la forma y tamaño de los frutos, como ya había sido señalada (p.ej. RIDLEY 1930, VAN DER PIJL 1982, TIFFNEY 1984). No obstante, este efecto es difícil de detectar en aquellas especies de plantas que son dispersadas por un amplio número de especies frugívoras que difieren en la talla y forma de semillas que seleccionan así como en aquellas especies no caracterizadas por una fuerte relación entre el tamaño o forma de la semilla y la del fruto. Estos factores explicarían la ausencia de patrones claros en la flora mediterránea (HERRERA 1992b) y Malawi (MAZER & WHELLWRIGHT 1993) y la débil consistencia encontrada por JORDANO (1995a) al estudiar estos efectos a nivel comunitario, incluyendo especies que producen bayas. El escenario ecológico estudiado por nosotros ilustra, en cambio, una situación de alta especificidad de interacción, en condiciones de aislamiento insular, con alta intensidad de selección fenotípica por los frugívoros, mantenida durante un prolongado período geológico. Este modelo heurístico del patrón de interacción de la Orijama y *Gallotia* explica adecuadamente las formas de interacción observables actualmente y también los "desajustes" interpretables como huellas del proceso de extinción ocurridos en las islas Canarias.

## **Bibliografia**

BIBLIOGRAFÍA

- ALCOVER, J.A. & X. FLORIT (1987). Una nueva especie de *Carduelis* (Fringillidae) de La Palma. *Vieraea*, 17: 75-86.
- ANCOCHEA, E., J.L. BRÄNDLE, C.R. CUBAS, F. HERNÁN & M.J. HUERTAS (1996). Volcanic complexes in the eastern ridge of the Canary Islands: the Miocene activity of the island of Fuerteventura. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 70: 183-204.
- ARCO, M.C. (1993). *Recursos vegetales en la prehistoria de Canarias*. Museo Arqueológico. Excmo. Cabildo Insular de Tenerife, 134 pp.
- ARNOLD, E.N. (1973). Relationships of the Palearctic lizards assigned to the genera *Lacerta*, *Algyroides* and *Psammmodromus* (Reptilia: Lacertidae). *Bulletin of the British Museum (Natural History) Zoology*, 25: 289-366.
- ARNOLD, E.N. (1989). Towards a phylogeny and biogeography of the Lacertidae: relationships within an old-world family of lizards derived from morphology. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Zoology*, 55: 209-257.
- ARNOLD, S.J. & M.J. WADE (1984a). On the measurement of natural and sexual selection: theory. *Evolution*, 38: 709-719.
- ARNOLD, S.J. & M.J. WADE (1984b). On the measurement of natural and sexual selection: applications. *Evolution*, 38: 720-734.
- BAKER, H.G. (1972). Seed weight in relation to environmental conditions in California. *Ecology*, 53: 997-1010.
- BALCELLS, R., J.L. BARRERA, J.A. GÓMEZ, L.A. CUETO, E. ANCOCHEA, M.J. HUERTAS, E. IBARROLA & N. SNELLING (1994). Edades radiométricas de los edificios miocenos de Fuerteventura (Islas Canarias). *Boletín geológico y minero*, 105: 50-56.
- BARAHONA, F. (1996). Osteología craneal de lacértidos de la Península Ibérica e Islas Canarias: análisis sistemático filogenético. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Madrid, 514 pp.
- BARAHONA, F. & L.J. BARBADILLO (1997). Identification of some Iberian lacertids using skull characters. *Revista Española de Herpetología*, 11: 47-62.
- BARBADILLO, L.J., M. GARCÍA-PARÍS & B. SANCHÍS (1997). Orígenes y relaciones evolutivas de la herpetofauna Ibérica. En: PLEGUEZUELOS, J.M. (ed.), *Distribución y biogeografía de los anfibios y reptiles en España y Portugal*. Monografías de Herpetología, Vol. 3. Granada, 47-100.
- BARQUÍN, E. & V. VOGGENREITER (1988). *Prodromus del Atlas fitocorológico de las Canarias Occidentales (El Hierro, La Palma, La Gomera, Tenerife, Gran Canaria). Parte I: Flora autóctona y especies de interés especial*. Bonn-La Laguna.
- BENKMAN, C.W., R.P. BALDA & C.C. SMITH (1984). Adaptation for seed dispersal and the compromises due to seed predation in limber pine. *Ecology*, 65: 632-642.
- BISCHOFF, W. (1998) (ed.). *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*, Bd. 6. Die Reptilien der Kanarischen Inseln, der Selvagens-Inseln und des Madeira-Archipels.- Wiesbaden (Aula), 449 pp.
- BÖHME, W., W. BISCHOFF, H. NETTMANN, S. RYKENA & J. FREUNDLICH (1981). Nachweis von *Gallotia simonyi* (Steindachner, 1889) (Reptilia: Lacertidae) aus einer frühmittelalterlichen Fundschicht auf Hierro, Kanarische Inseln. *Bonner zoologische Beiträge*, 32: 157-166.
- BORGEN, L. (1979). Karyology of the Canarian Flora. En: BRAMWELL, D. (ed.), *Plants and Islands*. Academic Press, London, UK 329-346.

- BOULENGER, G.A.(1891). On Simony's Lizard, *Lacerta simonyi*. *Proceedings zoological Society, London*, 13: 201-202.
- BRAMWELL, D. (1976). The endemic flora of the Canary Islands. En: KUNKEL, G. (ed.), *Biogeography and Ecology in the Canary Islands*. Monografía Biológica 30. The Hague, W. Junk Publishers, Netherlands. 207-240.
- BRAVO, T. (1953). *Lacerta maxima* n.sp. de la fauna continental extinguida del Pleistoceno de las Canarias. *Estudios Geológicos*, 17: 7-34.
- BRODIE, E.D. III, & F.J. JANZEN (1996). On the assignment of fitness values in statistical analyses of selection. *Evolution*, 50: 437-442.
- BRODIE, E.D. III, A.J. MOORE & F.J. JANZEN (1995). Visualizing and quantifying natural selection. *Trends in Ecology and Evolution*, 10: 313-318.
- CÁCERES, M.T. & M. SALAS (1995). *Los nombres de las plantas canarias*. Excmo. Cabildo Insular de Gran Canaria. Colección Guagua nº 79, 162 pp.
- CAMPBELL, D.R. (1989). Measurements of selection in a hermaphroditic plant: variation in male and female pollination success. *Evolution*, 43: 318-334.
- CAMPBELL, D.R., N.M. WASER, M.V. PRICE, E.A. LYNCH & R.J. MITCHELL (1991). Components of phenotypic selection: pollen export and flower corolla width in *Ipomopsis aggregata*. *Evolution* 45: 1458-1467.
- CAMPBELL, D.R., N.M. WASER & M.V. PRICE (1996). Mechanisms of hummingbird-mediated selection for flower width in *Ipomopsis aggregata*. *Ecology*, 77: 1463-1472.
- CAMPBELL, D.R., N.M. WASER & E.J. MELÉNDEZ-ACKERMAN (1997). Analyzing pollinator-mediated selection in a plant hybrid zone: hummingbird visitation patterns on three spatial scales. *American Naturalist*, 149: 295-315.
- CASE, T.J. (1976). Body size differences between populations of the chuckwalla, *Sauromalus obesus*. *Ecology*, 57: 313-323.
- CASE, T.J. (1978). A general explanation for insular body size trends in terrestrial vertebrates. *Ecology*, 59: 1-18.
- CASE, T.J. & T.D. SCHANER (1993). Island/mainland body size differences in Australian varanid lizards. *Oecologia*, 94: 102-109.
- CASTANET, J. & M. BÁEZ (1988). Data on age and longevity in *Gallotia galloti* (Sauria, Lacertidae) assessed by skeletochronology. *Herpetological Journal*, 1: 218-222.
- CASTANET, J. & M. BÁEZ (1991). Adaptation and evolution in *Gallotia* lizards from the Canary Islands: age, growth, maturity and longevity. *Amphibia-Reptilia*, 12: 81-102.
- CASTILLO C., J.C. RANDO & J.F. ZAMORA (1994). Discovery of mummified extinct giant lizard (*Gallotia goliath*, Lacertidae) in Tenerife, Canary Islands. *Bonner zoologische Beiträge*, 45: 129-136.
- CASTILLO, C., J.J. COELLO & E. MARTÍN (1998). Paleontología y conservación del medioambiente: aplicaciones de los datos paleontológicos en la conservación de las especies. *XIV Jornadas de Paleontología*. Tenerife, 55-57.
- CEBALLOS, L. & F. ORTUÑO (1951). *Vegetación y flora forestal de las Canarias Occidentales*. (1ª edición). Instituto Forestal de Investigaciones y Experiencias. Ministerio de Agricultura, Madrid, 465 pp.
- CEBALLOS, L. & F. ORTUÑO (1976). *Vegetación y flora forestal de las Canarias Occidentales*. (2ª edición). Excmo. Cabildo Insular de Tenerife. Stª Cruz de Tenerife, 433 pp.
- CHRIST, H. (1998). *Un viaje a Canarias, en primavera*. Excmo. Cabildo Insular de Gran Canaria, 221 pp.
- CIPOLLINI, M.L. & D.J. LEVEY (1997a). Secondary metabolites of fleshy vertebrate-dispersed fruits: adaptive hypotheses and implications for seed dispersal. *American Naturalist*,

- 150: 346-372.
- CIPOLLINI, M.L. & D.J. LEVEY (1997b). Antifungal activity of *Solanum* fruit glycoalkaloids: implications for frugivory and seed dispersal. *Ecology*, 78: 799-809.
- COELLO, J., J. CANTAGREL, F. HERNÁN, J.M. FÚSTER, E. IBARROLA, E. ANCOCHEA, C. CASQUET, C. JAMOND, J.R. DÍAZ & A. CENDRERO (1992). Evolution of the eastern volcanic ridge of the Canary Islands based on new K-Ar data. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 53: 251-274.
- COLLINS, J.T. (1992). The evolutionary species concept: a reply to Van Devender et al. and Montanucci. *Herpetological Review*, 23: 43-46.
- CRIADO, C. (1993). Las formas del modelado. En: *Geografía de Canarias*. Capítulo V. Ed. Prensa Ibérica S.A. Las Palmas de Gran Canaria, 70-84.
- DEBUSSCHE, M. & P. ISENMANN (1989). Fleshy fruits characters and the choices of bird and mammal seed dispersers in a Mediterranean region. *Oikos*, 56: 327-338.
- DIRZO, R. & C.A. DOMÍNGUEZ (1986). Seed shadows, seed predation and the advantages of dispersal. En: ESTRADA, A. & T.H. FLEMING (eds.), *Frugivores and seed dispersal*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, The Netherlands, 237-249.
- DIXON, P.M. (1993). The bootstrap and the jackknife: Describing the precision of ecological indices. En: SCHEINER, S.M. & J. GUREVITCH (eds.), *Design and analysis of ecological experiments*. Chapman & Hall, New York, 290-318.
- DOBZHANSKY, T., F.G. AYALA, G.L. STEBBINS & J.W. VALENTINE (1988). *Evolución*. (2ª edición). Omega. Barcelona, 558.
- DUDLEY, S.A. (1996). Differing selection on plant physiological traits in response to environmental water availability: a test of adaptive hypotheses. *Evolution*, 50: 92-102.
- EHRENDORFER, F. (1979). Reproductive biology in islands plants. En: BRAMWELL, D. (ed.), *Plants and Islands*. Academic Press. London, 307-328.
- ENDLER, J.A. (1986). *Natural selection in the wild*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 336 pp.
- FOSTER, S.A. & C.H. JANSON (1985). The relationships between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. *Ecology*, 66: 773-780.
- FROST, D.R., A.G. KLUGE & D.M. HILLIS (1992). Species in contemporary herpetology: comments on phylogenetic inference and taxonomy. *Herpetological Review*, 23: 46-54.
- FUENTES, M. (1995). How specialized are fruit-bird interactions? Overlap of frugivore assemblages within and between species. *Oikos*, 74: 324-330.
- FUTUYMA, D.J. (1986). *Evolutionary Biology* (2ª edición). State University of New York at Stony Brook. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts, 600 pp.
- GALEN, C. (1989). Measuring pollinator-mediated selection on morphometric floral traits: bumblebees and the alpine sky pilot, *Polemonium viscosum*. *Evolution*, 43: 882-890.
- GALEN, C. (1996a). The evolution of floral form: insights from an alpine wildflower, *Polemonium viscosum* (Polemoniaceae). En: LLOYD, D.G. & S.C.H. BARRET (eds.), *Floral Biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants*. Chapman & Hall, New York, 273-291.
- GALEN, C. (1996b). Rates of floral evolution: adaptation to bumblebee pollination in an alpine wildflower, *Polemonium viscosum*. *Evolution*, 50: 120-125.
- GARCÍA, C.M. & A. MARRERO (1978). Sobre la distribución geográfica de los yacimientos de vertebrados fósiles de las islas Canarias. *Vieraea*, 8: 95-106.
- GARCÍA-MÁRQUEZ, M., L.F. LÓPEZ-JURADO & J.A. MATEO (1997). Predación de *Gallotia simonyi* por gatos cimarrones. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 8:

20-23.

- GARCÍA-TALAVERA, F., R. PAREDES & M. MARTÍN (1989). *Catálogo-inventario yacimientos paleontológicos. Provincia de Santa Cruz de Tenerife*. Instituto de Estudios Canarios (C.E.C.E.L.). La Laguna, Tenerife, 76 pp.
- GASC, P.P. (1971). Les variations columnaires dans la région présacrée des sauriens. Application a la reconstruction de *Lacerta goliath* Mertens. *Annales de Paléontologie, (Vertébrates)*, 7: 131-156.
- GAUTHIER-HION, A., J.M. DUPLANTIER, R. QURIS, F. FEER, C. SOURD, J.P. DECOUX, G. DUBOST, L. EMMONS, C. ERARD & P. HECKETSWEILER (1985). Fruits characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. *Oecología (Berlin)*, 65: 324-337.
- GÓMEZ, J.M. (1993). Phenotypic selection on flowering synchrony in a high mountain plant, *Hormathophylla spinosa* (Cruciferae). *Journal of Ecology*, 81: 605-613.
- GONZÁLEZ, P., F. PINTO, M. NOGALES, J. JIMÉNEZ-ASENCIO, M. HERNÁNDEZ & V. CABRERA (1996). Phylogenetic relationships of the Canary Islands endemic lizard genus *Gallotia* (Sauria: Lacertidae), inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetic and Evolution*, 6: 63-71.
- GOULD, S.J. & E.S. VRBA (1982). Exaptation - a missing term in the science of form. *Paleobiology*, 8: 4-15.
- GRANT, P.R. & B.R. GRANT (1995). Predicting microevolutionary responses to directional selection on heritable variation. *Evolution*, 49: 241-251.
- HAMMOND, D.S. & V.K. BROWN (1995). Seed size of woody plants in relation to disturbance, dispersal, soil type in wet Neotropical forests. *Ecology* 76: 2544-2561.
- HANSEN, A. & P. SUNDING (1993). Flora of Macaronesia. Checklist of vascular plants. (4ª edición). *Sommerfeltia*, 17: 1-295.
- HARPER, J.L. (1994). *Population biology of plants*. (9ª edición). Academic Press, Londres, Inglaterra, 892 pp.
- HARPER, J.L., P.H. LOVELL & K.G. MOORE (1970). The shapes and sizes of seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1: 327-356.
- HEDGE, S.G., K.N. GANESHIAH & R.U. SHAANKER (1991). Fruit preference criteria by avian frugivores: their applications for the evolution of clutch size in *Solanum pubescens*. *Oikos*, 60: 20-26.
- HERNÁNDEZ, E., W. BISCHOFF, B. BANNERT & M. SIVERIO (1997). Rieseneidechsen auf Teneriffa. *Herpetofauna*, 19: 19-24.
- HERNÁNDEZ, E., M. NOGALES & A. MARTÍN (2000). Discovery of a new lizard in the Canary Islands, with a multivariate analysis of the genus *Gallotia* (Reptilia: Lacertidae). *Herpetologica* (en prensa).
- HERNÁNDEZ, M. (1972). Contribución a la carta arqueológica de la isla de La Palma. *Anuario de Estudios Atlánticos*, 18: 537-641.
- HERRERA, C.M. (1981). Fruit variation and competition for dispersers in natural populations of *Smilax aspera*. *Oikos*, 36: 51-58.
- HERRERA, C.M. (1984). A study of avian frugivores, bird dispersed plants and their interaction in Mediterranean scrub lands. *Ecological Monographs*, 54: 1-23.
- HERRERA, C.M. (1985a). Determinants of plant-animal coevolution: the case of mutualistic dispersal of seeds by vertebrates. *Oikos*, 44:132-141.
- HERRERA, C.M. (1985b). Habitat-consumer interaction in frugivorous birds. En: CODY, M.L. (ed.), *Habitat selection in birds*. Academic Press, New York, 341-365.
- HERRERA, C.M. (1988). The fruiting ecology of *Osyris quadripartita*: individual variation and

- evolutionary potential. *Ecology*, 69: 233-249.
- HERRERA, C.M. (1989). Frugivory and seed dispersal by carnivorous mammals, and associated fruit characteristics, in undisturbed Mediterranean habitats. *Oikos*, 55: 250-262.
- HERRERA, C.M. (1992a). Historical effects and sorting processes as explanations for contemporary ecological patterns: character syndromes in Mediterranean woody plants. *American Naturalist*, 140: 421-446.
- HERRERA, C.M. (1992b). Interspecific variation in fruit shape: allometry, phylogeny, and adaptation to dispersal agents. *Ecology*, 73: 1832-1841.
- HERRERA, C.M. (1993). Selection on flora morphology and environmental determinants of fecundity in a hawk moth-pollinated violet. *Ecological Monographs*, 63: 251-275.
- HERRERA, C.M. (1995). Plant-vertebrate seed dispersal systems in the Mediterranean: ecological, evolutionary, and historical determinants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 26: 705-727.
- HERRERA, C.M. & P. JORDANO (1981). *Prunus mahaleb* and birds: the high efficiency seed dispersal system of a temperate fruiting tree. *Ecological Monographs*, 51: 203-221.
- HEYDECKER, W. (1965). Report of the rigour test committee (1962-1963). *Proceedings of the International Seed Testing Assay*, 30: 369-379.
- HEYDECKER, W. (1968). Report of the rigour test committee (1965-1968). *Proceedings of the International Seed Testing Assay*, 34: 751-773.
- HOHMANN, H., F. LA ROCHE, G. ORTEGA & J. BARQUÍN (1993). Bienen, Wespen und Ameisen der Kanarischen Inseln (Insecta: Hymenoptera: Aculeata). Band II. *Veröffentlichungen aus dem Übersee-Museum Bremen (Naturwissenschaften)*, 12: 493-894.
- HOWE, H.F. (1984). Constraints on the evolution of mutualism. *American Naturalist*, 123: 764-777.
- HOWE, H.F. (1986). Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals. En: MURRAY, D.R. (ed.), *Seed dispersal*. Academic Press, North Ryde, Australia, 123-190.
- HOWE, H.F. & G.A. VANDE KERCKHOVE (1979). Fecundity and seed dispersal of a tropical tree. *Ecology*, 60: 180-189.
- HOWE, H.F. & W.M. RICHTER (1982). Effects of seed size on seedling size in *Virola surinamensis*; a within and between tree analysis. *Oecologia (Berlin)*, 53: 347-351.
- HOWE, H.F. & L.C. WESTLEY (1986). *Ecological relationship of plants and animals*. Oxford University Press, Oxford, 273 pp.
- HUTTERER, R. (1985). Neue Funde von Rieseneidechsen (Lacertidae) auf der Inseln Gomera. *Booner zoologische Beiträge*, 36: 365-394.
- INOUE, K., M. MAKI & M. MASUDA (1996). Evolution of *Campanula* flowers in relation to insect pollinators on islands. En: LLOYD, D.G. & S.C.H. BARRET (eds.), *Floral biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants*. Chapman & Hall, New York, USA. 377-400.
- IZQUIERDO, I., A.L. MEDINA, & J.J. HERNÁNDEZ (1989). Bones of giant lacertids from a new site on El Hierro (Canary Islands). *Amphibia-Reptilia*, 10: 63-69.
- JANSON, C.H. (1983). Adaptation of fruit morphology to dispersal agents in a Neotropical forest. *Science*, 219: 187-189.
- JANZEN, D.H. (1969). Seed eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. *Evolution*, 23: 1-27.
- JANZEN, D.H. (1970). Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist*, 104: 501-528.
- JANZEN, D.H. (1971). Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2: 465-492.

- JANZEN, D.H. (1980). When is it coevolution?. *Evolution*, 34: 611-612.
- JANZEN, D.H. (1983). Dispersal of seeds by vertebrate guts. En: FUTUYMA, D. & M. SLATKIN (eds.), *Coevolution*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, 232-262.
- JANZEN, D.H. & P.S. MARTIN (1982). Neotropical anachronisms: The fruits the Gomphotheres ate. *Science*, 215: 19-27.
- JOHNSON, S.D. & K.E. STEINER (1997). Long-tongued fly pollination and evolution of floral spur length in the *Disa draconis* complex (Orchidaceae). *Evolution*, 51: 45-53.
- JOHNSTON, M.O. (1991). Natural selection on floral traits in two species of *Lobelia* with different pollinators. *Evolution*, 45: 1468-1479.
- JORDANO, P. (1982). Migrant birds are the main seed dispersers of blackberries in southern Spain. *Oikos*, 38: 183-193.
- JORDANO, P. (1984). Seed weight variation and differential avian dispersal in blackberries *Rubus ulmifolius*. *Oikos*, 43: 149-153.
- JORDANO, P. (1987a). Avian fruit removal: effects of fruit variation, crop size, and insect damage. *Ecology*, 68: 1711-1723.
- JORDANO, P. (1987b). Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence, asymmetries, and coevolution. *American Naturalist*, 129: 657-677.
- JORDANO, P. (1989). Pre-dispersal biology of *Pistacia lentiscus* (Anacardiaceae): cumulative effects on seed removal by birds. *Oikos*, 55: 375-386.
- JORDANO, P. (1991). Gender variation and expression of monoecy in *Juniperus phoenicea* (L.) (Cupressaceae). *Botanical Gazette*, 152: 476-485.
- JORDANO, P. (1992). Fruits and frugivory. En: FENNER, M. (ed.), *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. Commonwealth Agricultural Bureau International, Wallingford, UK, 105-156.
- JORDANO, P. (1993). Pollination biology of *Prunus mahaleb* L.: deferred consequences of gender variation for fecundity and seed size. *Biological Journal of the Linnean Society*, 50: 65-84.
- JORDANO, P. (1994). Spatial and temporal variation in the avian frugivore assemblage of *Prunus mahaleb*: patterns and consequences. *Oikos*, 71: 479-491.
- JORDANO, P. (1995a). Angiosperm fleshy fruits and seed dispersers: a comparative analysis of adaptation and constraints in plant-animal interactions. *American Naturalist*, 145: 163-191.
- JORDANO, P. (1995b). Frugivore-mediated selection on fruit and seed size: birds and St. Lucie's cherry, *Prunus mahaleb*. *Ecology*, 76: 2627-2639.
- KARASOV, W.H. & D.J. LEVEY (1990). Digestive systems trade-offs and adaptations of frugivorous passerine birds. *Physiological Zoology*, 63: 1248-1270.
- KELLY, C.K. (1995). Seed size in tropical trees: a comparative study of factors affecting seed size in Peruvian agiosperms. *Oecologia (Berlin)*, 102: 377-388.
- KING, G. (1996). *Reptiles and herbivory*. Chapman & Hall, London, 160 pp.
- KLEMMER, K. (1976). The amphibia and Reptilia of the Canary Islands. En: KUNKEL, G. (ed.), *Biogeography and Ecology in the Canary Islands*. Monographia Biologica 30, The Hague, W. Junk Publishers, The Netherlands, 433-456.
- LABARBERA, M. (1989). Analyzing body size as a factor in ecological and evolution. *Annual Review of Ecology and Systematic*, 20: 97-117.
- LANDE, R. & S.J. ARNOLD (1983). The measurement of selection on correlated characters. *Evolution*, 37: 1210-1226.
- LARSON A. & W.W. DIMMICK (1993). Phylogenetic relationships of the salamander familie: an

- analysis of congruence among morphological and molecular characters. *Herpetological Monographs*, 7: 77-93.
- LEVEY D.J. (1987). Seed size and fruit-handling techniques of avian frugivores. *American Naturalist*, 129: 471-485.
- LEVEY, D.J. & A. GRAJAL (1991). Evolutionary implications of fruit-processing limitations of Cedar Waxwings. *American Naturalist*, 138: 171-189.
- LÓPEZ-JURADO, L.F. (1985). Los reptiles fósiles de la isla de Gran Canaria (Islas Canarias). *Bonner zoologische Beiträge*, 36: 355-364.
- LÓPEZ-JURADO, L.F. & J.A. MATEO (1992). Two models of evolution in Canarian lizards based on the use of spatial resources. *Biological Journal of the Linnean Society*, 46: 25-37.
- LÓPEZ-JURADO, L.F. & J.A. MATEO (1995). Origin, colonization, adaptive radiation, intransular evolution and species substitution processes in the fossil and living lizards of the Canary Islands. En: LLORENTE, G.A., A. MONTORI, X. SANTOS & M.A. CARRETERO (eds.), *Scientia Herpetologica*, Barcelona, 81-91.
- LÓPEZ-JURADO, L.F., J.A. MATEO & C.P. GUILLAUME (1997). El complejo *Gallotia galloti* (Oudart, 1839) (Sauria: Lacertidae) de las Islas Canarias: nuevos datos para la interpretación del proceso evolutivo del grupo. *Revista Española de Herpetología*, 11: 35-46.
- LÓPEZ-JURADO, L.F., M. GARCÍA-MARQUEZ & J.A. MATEO (1999). Descripción de la distribución primitiva del lagarto gigante de El Hierro y de su regresión histórica. En: LÓPEZ-JURADO, L.F. & J.A. MATEO (eds.), *El lagarto gigante de El Hierro. Bases para su conservación*. Asociación Herpetológica Española. Monografías de Herpetología nº 4: 17-26.
- LÓPEZ-MARTÍNEZ, N. & L.F. LÓPEZ-JURADO (1987). Un nuevo múrido gigante del Cuaternario de Gran Canaria. *Doñana Acta Vertebrata* (Publicación ocasional), 2: 1-65.
- LUTZ, D., W. BISCHOFF & W. MAYER (1986). Chemosystematische untersuchungen zur stellung von *Lacerta jayakari* Boulenger, 1887 sowie der Gattungen *Gallotia* Boulenger und *Psammodromus* Fitzinger (Sauria: Lacertidae). *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, 24:144-157.
- MABBERLEY, D.J. (1997). *The plant-book. A portable dictionary of the vascular plants*. (2ª edición). Cambridge University Press, Cambridge, UK, 858.
- MACK, A.L. (1993). The sizes of vertebrate-dispersed fruits: a Neotropical-Paleotropical comparison. *American Naturalist*, 142: 840-856.
- MACHADO, A. (1985a). New data concerning the Hierro Giant lizard and the Lizard of Salmor (Canary Islands). *Bonner zoologische Beiträge*, 36: 429-470.
- MACHADO, A. (1985b). Hypothesis on the reasons for the decline of the large lizards in the Canary Islands. *Bonner zoologische Beiträge*, 36: 563-575.
- MANASSE, R.S. & M.L. STANTON (1991). The influence of the mating system on seed size variation in *Crinum erubescens* (Amaryllidaceae). *Evolution*, 45: 883-890.
- MANLY, B.F.J. (1997). *Randomization, Bootstrap and Montecarlo methods in biology*. (2ª edición). Chapman & Hall, London, UK, 399 pp.
- MÁRQUEZ, R., D. CEJUDO & V. PÉREZ-MELLADO (1997). Selected body temperatures of four lacertid lizards from the Canary Islands. *Herpetological Journal*, 7:122-124.
- MARRERO, A. & C.M. GARCÍA (1978). Nuevo yacimiento de restos subfósiles de *Lacerta maxima* Bravo, 1953 y *Canariomys bravoii* Crus. et Pet., 1964. *Vieraea*, 7: 165-174.
- MARTÍN, J.L. (1982). *El ecosistema cavernícola en los tubos volcánicos del Valle de Güímar*. Publicación de la FTCE. Monografía nº 1, 70 pp.
- MARZOL JAÉN, M.V. (1988). *La lluvia: un recurso natural para Canarias*. Caja Canarias, Stª

- Cruz de Tenerife, 220 pp.
- MATEO, J.A. & L.F. LÓPEZ-JURADO (1992). Study of dentition in lizards from Gran Canaria Island (Canary Islands) and its ecological and evolutionary significance. *Biological Journal of the Linnean Society*, 46: 39-48.
- MATEO, J.A., L.F. LÓPEZ-JURADO & M. GARCÍA-MARQUÉZ (1999). ¿Cuántas especies del género *Gallotia* había en la isla de El Hierro? En: LÓPEZ-JURADO, L.F. & J.A. MATEO (eds.), *El lagarto gigante de El Hierro. Bases para su conservación*. Asociación Herpetológica Española. Monografías de Herpetología nº 4: 7-16.
- MAYER, W. & W. BISCHOFF (1991). Artbildung auf Inseln: Theorie zur evolution der eidechsen der gattung *Gallotia* (Reptilia: Lacertidae) anhand albumin-immunologischer analysen und geologischer daten zur entstehungsgeschichte des Kanarischen Archipels. *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin*, 67: 69-79.
- MAYER, M. & G. BENYR (1994). Albumin evolution und phylogenese in der familie Lacertidae. *Annals Naturhistorische Museum Wien*, 96B: 621-648.
- MAYR, E. (1998). *This is biology. The science of the living world*. The Bknap Press of Harvad University Press, Cambridge, 327 pp.
- MAZER, S.J. & N. WHEELWRIGHT (1993). Fruit size and shape: allometry at different taxonomic levels in bird-dispersed plants. *Evolutionary Ecology*, 7: 556-575.
- MCARDLE, B.H. (1988). The structural relationship: regression in biology. *Canadian Journal of Zoology*, 66: 2329-2339.
- MCKEY, D. (1975). The ecology of coevolved seed dispersal systems. En: GILBERT, L.E. & P.H. RAVEN (eds.), *Coevolution of animals and plants*. University of Texas Press, Austin, Texas, USA. 159-191.
- MCPHERSON, J.M. (1988). Preferences of Cedar Waxwings in the laboratory for fruit species, colour and size: a comparison with field observations. *Animal Behaviour*, 36: 961-969.
- MELÉNDEZ-ACKERMAN E.J., D.R. CAMPBELL & N.M. WASER (1997). Hummingbird behavior and mechanisms of selection on flower color in *Ipomopsis*. *Ecology*, 78: 2532-2541.
- MERTENS, R. (1942). *Lacerta goliath* n. sp., eine augestorbene Rieseneidechse von den Kanaren. *Senckerbergiana*, 25: 330-339.
- MICHAELS, H.J., B. BERNER, A.P. HARTGERINK, T.D. LEE, S. RICE, M.F. WILLSON & R.I. BERTIN (1988). Seed size variation: magnitude, distribution, and ecological correlates. *Evolutionary Ecology*, 2: 157-166.
- MITCHELL-OLDS, T. & R. G. SHAW (1987). Regression analysis of natural selection: statistical inference and biological interpretation. *Evolution*, 41: 1149-1161.
- MOERMOD, T.C. & J.S. DENSLOW (1983). Fruit choice in neotropical birds: effects of fruit type and acessibility on selectivity. *Journal of Animal Ecology*, 52: 407-420.
- MOLINA-BORJA, M. (1986). Notes on the diet of *Gallotia stehlini* (Fam. Lacertidae) as obtained from behaviour observation. *Vieraea*, 16: 23-26.
- MOLINA-BORJA, M. (1991). Notes on alimentary habits and spatial-temporal distribution of eating behaviour patterns in a natural population of lizards (*Gallotia galloti*). *Vieraea*, 20: 1-9.
- MOLINA-BORJA, M. & E. BARQUÍN (1986). On the consumption of *Launaea arborescens* flowers by the lizard *Gallotia atlantica* in Lanzarote, Canary Islands. *Vieraea*, 16: 233-236.
- NARANJO, J.J., M. NOGALES & V. QUILIS (1991). Sobre la presencia de *Gallotia stehlini* en la Isla de Fuerteventura (Canarias) y datos preliminares de su alimentación. *Revista Española de Herpetología*, 6: 45-48.
- NILSSON, L.A. (1988). The evolution of flowers with deep corolla tubes. *Nature*, 334: 147-149.

- NOGALES, M. & E. HERNANDEZ (1994). Interinsular variations in the spring and summer diet of the Raven *Corvus corax* in the Canary Islands. *Ibis*, 136: 441-447.
- NORUSIS, M.J. (1992). *SPSS for Windows: base system user's guide, release 5.0*. SPSS, Chicago, Illinois, USA.
- O'CONNELL, L.M. & M.O. JOHNSTON (1998). Male and female pollination success in a deceptive orchid, a selection study. *Ecology*, 79: 1246-1260.
- OBESO, J.R. (1993). Seed mass variation in the perennial herb *Asphodelus albus*: sources of variation and position effect. *Oecologia*, 93: 571-575.
- OBESO, J.R. & C.M. HERRERA (1994). Inter- and intraspecific variation in fruit traits in co-occurring vertebrate-dispersed plants. *International Journal of Plant Science*, 155: 382-387.
- PATERSON, A.H., S. DAMON, J.D. HEWITT, D. ZAMIR, H.D. RABINOWITCH, S.E. LINCOLN, S.E. LANDER & S.D. TANKSLEY (1991). Mendelian factors underlying quantitative traits in tomato: comparisons across species, generations and environments. *Genetics*, 27: 181-198.
- PETREN, K. & T.J. CASE (1997). A phylogenetic analysis of body size evolution and biogeography in Chuckwalla (*Sauromalus*) and other Iguanines. *Evolution*, 51: 206-219.
- PÉREZ-MELLADO, V., M. ROMERO-BEVIÁ, F. ORTEGA, S. MARTÍN-GARCÍA, A. PERERA, M. LÓPEZ-VICENTE & C. GALACHE (1999). El uso de los recursos tróficos en *Gallotia simonyi* (Sauria Lacertidae) de la isla de El Hierro (Islas Canarias). En: LÓPEZ-JURADO, L.F. & J.A. MATEO (eds.), *El lagarto gigante de El Hierro. Bases para su conservación*. Asociación Herpetológica Española. Monografías de Herpetología nº 4: 63-84.
- PIPER, J.K. (1986). Effects of habitat and size of fruit display on removal of *Smilacina stellata* (Liliaceae) fruits. *Canadian Journal of Botany*, 64: 1050-1054.
- PLEGUEZUELOS, J.M. (1997) (ed.). *Distribución y biogeografía de los anfibios y reptiles de España y Portugal*. Monografías de Herpetología. Volumen 3. Universidad de Granada. Asociación Herpetológica Española, 542 pp.
- POUGHT, F.H. (1973). Lizard energetics and diet. *Ecology*, 54: 837-844.
- PREGILL, G.K. (1986). Body size of insular lizards: a pattern of holocen dwarfism. *Evolution*, 40: 997-1008.
- PRIMACK, R.B. (1987). Relationships among flowers, fruits, and seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18: 409-430.
- PYKE, G.H. (1984). Optimal foraging theory: a critical review. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15: 523-575.
- RAYNER, J.M.V. (1985). Linear relations in biomechanics: the statistics of scaling functions. *Journal of Zoology*, 206: 415-439.
- RANDO, J.C., E. HERNÁNDEZ, M. LÓPEZ & A.M. GONZÁLEZ (1997). Phylogenetic relationships of the Canary Islands endemic lizard genus *Gallotia* inferred from mitochondrial DNA sequences: incorporation of a new subspecies. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 8: 114-116.
- REY, P.J. & J.E. GUTIÉRREZ (1997). Elección de fruto y conducta de alimentación de aves frugívoras en olivares y acebuchares: una estrategia óptima basada en la razón beneficio/tiempo de manipulación. *Ardeola*, 44: 27-39.
- REY, P.J., J.E. GUTIÉRREZ, J. ALCÁNTARA & F. VALERA (1997). Fruit size in wild olives: implications for avian seed dispersal. *Functional Ecology*, 11: 611-618.
- RICK, C.M. & R.I. BOWMAN (1961). Galápagos tomatoes and tortoises. *Evolution*, 15: 407-417.

- RIVAS-MARTÍNEZ, S. (1983). Pisos bioclimáticos de España. *Lazaroa*, 5: 33-43.
- RIDLEY, H.N. (1930). *The dispersal of plants throughout the world*. L. Reeve & Co., Ltd., Kent, 44 pp.
- RODRÍGUEZ-DOMÍNGUEZ, M.A., C. CASTILLO, J.J. COELLO & M. MOLINA-BORJA (1998). Morphological variation in the lacertid *Gallotia simonyi machadoi* and a comparison with the extinct *Gallotia simonyi simonyi* from El Hierro (Canary Islands). *Herpetological Journal*, 8: 85-91.
- RODRÍGUEZ-DOMÍNGUEZ, M.A., J.J. COELLO & C. CASTILLO (1998). First data on the predation of *Felis catus* L., 1758 on *Gallotia simonyi machadoi* López-Jurado, 1989 in El Hierro, Canary Islands (Sauria, Lacertidae). *Vieraea*, 26: 169-170.
- SALVADOR, A. (1971). Nota sobre el lagarto negro gigante de Canarias *Lacerta simonyi*. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Biología)*, 69: 317-320.
- SALLABANKS, R. (1993). Hierarchical mechanisms of fruit selection by an avian frugivore. *Ecology*, 74: 1326-1336.
- SANTOS, A. (1983). *Vegetación y flora de La Palma*. Ed. Interinsular Canaria. St<sup>a</sup> Cruz de Tenerife, 348 pp.
- SAS INSTITUTE (1988). SAS/STAT User's guide. Release 6.03 edition. SAS Institute, Cary, North Carolina, USA.
- SCHARPF, R.F. (1970). Seed viability germination and radicle growth of dwarf mistletoe in California. - USDA Forest Service Research, Paper PSW-59. California.
- SCHEMSKE, D.W. (1983). Limits to specialization and coevolution in plant-animal mutualisms. En: NITECKI, M.H. (ed.), *Coevolution*. The University of Chicago Press, Chicago, USA, 67-109.
- SCHEMSKE, D.W. & C.C. HORVITZ (1989). Temporal variation in selection on a floral character. *Evolution*, 43: 461-465.
- SCHLUTER, D. (1988). Estimating the form of natural selection on a quantitative trait. *Evolution* 42: 849-861
- SHAW, R.G. & T. MITCHELL-OLDS (1993). Anova for unbalanced data: an overview. *Ecology*, 74: 1638-1645.
- SIEGEL, S. (1990). *Estadística no paramétrica aplicada a las ciencias de la conducta*. (2<sup>a</sup> edición). Ed. Trillas, Mexico, 344 pp.
- SMITH, C.C. (1970). The coevolution of pine squirrels (*Tamiasciurus*) and conifers. *Ecological Monographs*, 40: 349-371.
- SMITH, C.C. & S. D. FRETWELL (1974). The optimal balance between size and number of offspring. *American Naturalist*, 108: 499-506.
- SNOW, D. (1965). A possible selective factor in the evolution of fruiting seasons in tropical forest. *Oikos*, 15: 274-281.
- SNOW, D. (1971). Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. *Ibis*, 113: 194-202.
- SNOW, D. & B. SNOW (1988). *Birds and berries*. T & A.D. Poyser. Calton, Inglaterra, 268 pp.
- SOKAL, R.R. & F.J. ROHLF (1979). *Biometría. Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica*. Blume ediciones, Madrid, 832 pp.
- SORENSEN, A.E. (1984). Nutrition, energy and passage time: experiments with fruit preference in European Blackbirds. *Journal of Animal Ecology*, 53: 545-557.
- STEBBINS, G.L. (1971). Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms, II: seeds and seedlings. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2: 237-260.
- STEPHENS, D.W. & J.R. KREBS (1986). *Foraging theory*. Princeton University Press. Princeton, New York, 247 pp.
- SVENSSON, E. (1997). Natural selection on avian breeding time: causality, fecundity-

- dependent, and fecundity-independent selection. *Evolution* 51: 1276-1283.
- SYLBER, C.K. (1988). Feeding habits of the lizards *Sauromalus varius* and *S. hispidus* in the Gulf of California. *Journal of Herpetology*, 22: 413-424.
- TEMME, D.H. (1986). Seed size variability: a consequence of variable genetic quality among offspring ?. *Evolution*, 40: 414-417.
- TEMPLE, S.A. (1977). Plant-animal mutualism: Coevolution with dodo leads to near extinction of plant. *Science*, 197: 885-886.
- THOMPSON, P.A. (1981). Variations in seed size within populations of *Silene dioica* (L.) Clairv. in relation to habitat. *Annals of Botanical*, 47: 623-634.
- THOMPSON, J.N. (1984). Variation among individual seed masses in *Lomatium grayi* (Umbelliferae) under controlled conditions: magnitude and partitioning of the variance. *Ecology*, 65: 626-631.
- THOMPSON, K. & D. RABINOWITZ (1989). Do big plants have big seeds?. *American Naturalist*, 133: 722-728.
- THORPE, R.S. & M. BÁEZ (1987). Geographic variation within an island: univariate and multivariate contouring of scalation, size, and shape of the lizard *Gallotia galloti*. *Evolution*, 41: 256-268.
- TIFFNEY, B.H. (1984). Seed size, dispersal syndromes, and the rise of the angiosperms: evidence and hypothesis. *Annals of Missouri Botanical Garden*, 71: 551-576.
- TRAVESET, A. (1995a). Reproductive ecology of *Cneorum tricoccon* L. (Cneoraceae) in the Balearic Islands. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 117: 221-232.
- TRAVESET, A. (1995b). Seed dispersal of *Cneorum tricoccon* L. (Cneoraceae) by lizards and mammals in the Balearic Islands. *Acta Oecologica*, 16: 171-178.
- TRAVIS, J. (1996). The significance of geographical variation in species interactions. *American Naturalist*, 148 (Supplement): S1-S8.
- VALIDO, A. & M. NOGALES (1994). Frugivory and seed dispersal by the lizard *Gallotia galloti* (Lacertidae) in a xeric habitat of the Canary Islands. *Oikos*, 70: 403-411.
- VALIDO, A. & M. NOGALES (1996). Interinsular differences in fruits size of *Neochamaelea pulverulenta* (Vent.) Erdtm. as a consequence of differential selection by lizards. *Abstracts II Symposium "Fauna and Flora of the Atlantic Islands"*. Las Palmas de Gran Canaria, pág. 188.
- VALIDO, A. & M. NOGALES (1997). *Neochamaelea pulverulenta*-*Gallotia* spp. Evolución de una saurocoria en medios insulares. *Resúmenes V Jornadas de la Asociación Española de Ecología Terrestre*. Córdoba, pág. 26.
- VAN DER PIJL, L. (1982). *Principles of dispersal in higher plants*. (3ª edición). Springer-Verlag. Berlin, Alemania, 215 pp.
- VAUGHTON, G. & M. RAMSEY (1998). Sources and consequences of seed mass variation in *Banksia marginata* (Proteaceae). *Journal of Ecology*, 86: 563-573.
- VENABLE, D.L. (1992). Size-number trade-offs and the variation of seed size with plant resource status. *American Naturalist*, 140: 287-304.
- VENABLE, D.L. & J.S. BROWN (1988). The selective interactions of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. *American Naturalist*, 131: 360-384.
- VIA, S. & A. J. SHAW (1996). Short-term evolution in the size and shape of pea aphids. *Evolution*, 50: 163-173.
- WASER, N.M. & M.V. PRICE (1981). Pollinator choice and stabilizing selection for flower color in *Delphinium nelsonii*. *Evolution*, 35: 376-390.
- WASER, N.M. & M.V. PRICE (1983). Pollinator behavior and natural selection for flower color

- in *Delphinium nelsonii*. *Nature*, 302: 422-424.
- WHEELWRIGHT, N.T. (1985). Fruit size gape width, and the diets of fruit-eating birds. *Ecology*, 66: 808-818.
- WHEELWRIGHT, N.T. (1993). Fruit size in a tropical tree species: variation, preferences by birds, and heritability. *Vegetatio*, 107/108: 163-174.
- WHEELWRIGHT, N.T. & G.H. ORIANS (1982). Seed dispersal by animals: contrasts with pollen dispersal, problems of terminology, and constraints on coevolution. *American Naturalist*, 119: 402-413.
- WIENS, J.J. & T.W. REEDER (1997). Phylogeny of the spiny lizards (*Sceloporus*) based on molecular and morphological evidence. *Herpetological Monographs*, 11: 1-101.
- WIKELSKI, M., V. CARRILLO & F. TRILLMICH (1997). Energy limits to body size in a grazing reptile, the Galapagos marine Iguane. *Ecology*, 78: 2204-2217.
- WILLIAMS, G.C. (1974). *Adaptation and natural selection. A critique of some current evolutionary thought*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 307 pp.
- WINN, A.A. (1988). Ecological and evolutionary consequences of seed size in *Prunella vulgaris*. *Ecology*, 69: 1537-1544.
- ZAR, J.H. (1984). *Biostatistical analysis*. (2ª edición). Prentice-Hall International Editions, New Jersey, 718 pp.

## CONCLUSIONES GENERALES

Las conclusiones obtenidas en el presente estudio se pueden resumir en los siguientes apartados:

1. Las poblaciones de *Gallotia galloti* que habitan en las principales formaciones vegetales de Tenerife, se caracterizan por presentar una dieta básicamente omnívora, aunque la importancia del componente vegetal (constituido básicamente por frutos carnosos) varió en función del hábitat analizado. Los lagartos presentes en las zonas bajas de la isla (tabaibal-cardonal y bosque termófilo) presentaron un carácter más herbívoro (frugívoro) que los lagartos de las zonas de monte-verde, pinar y matorral de alta montaña. El 72,5% de las 40 especies vegetales nativas (que producen frutos carnosos) detectados en la dieta de los lagartos se observaron en las zonas de tabaibal-cardonal y bosque termófilo. Es por tanto en estos hábitats donde los lagartos presentan una importante función como agentes dispersantes de semillas de plantas vasculares.
2. *Gallotia galloti* en Teno Bajo mostró una dieta eminentemente frugívora a lo largo del año. Se detectaron semillas de frutos carnosos en la gran mayoría de los excrementos analizados, lo cual pone en evidencia la importancia de los lagartos en la dispersión de semillas a lo largo del año en el hábitat de tabaibal-cardonal. La importancia que presentó cada una de las especies de frutos en la dieta varió en concordancia con su disponibilidad en el hábitat a lo largo de los meses.
3. Un porcentaje relativamente bajo de las semillas, que habían pasado por el tracto digestivo de *Gallotia galloti*, mostró algún tipo de daño externo. Las pruebas de germinación realizadas indican que el tratamiento digestivo no afectó negativamente en el porcentaje final de germinación en la gran mayoría de las especies tratadas. Únicamente en el caso de *Rubia fruticosa* se detectó una disminución del porcentaje final de germinación que podría atribuirse al prolongado tiempo de paso por el tracto digestivo.

4. No se detectó ningún tipo de especialización del tracto digestivo asociado al tipo de dieta a lo largo de un gradiente que va desde dietas omnívoras básicamente herbívoras (en lagartos de Teno Bajo) hasta dietas omnívoras básicamente insectívoras (en lagartos de las zonas altas de Tenerife y lagartos de Fuerteventura). Únicamente el tipo de dientes (bicúspides en *G. atlantica* en Fuerteventura o tricúspides en *G. galloti* en Tenerife), la velocidad de procesado del alimento y el consumo de pequeñas piedras que ayuden a triturar el alimento vegetal, mostraron cambios relacionados con el tipo de dieta.
  
5. El uso de materia vegetal como recurso alimentario está limitado por el tamaño de los lagartos. Únicamente en aquellas situaciones donde los lagartos han podido evolucionar hacia tallas grandes podrán utilizar este recurso de forma eficiente. Este hecho permite a los lagartos endémicos canarios interactuar de forma mutualista con las plantas que producen frutos carnosos presentes en las islas Canarias, lo cual contrasta con la gran mayoría de las especies descritas en esta familia de reptiles.
  
6. Al comparar la eficiencia en la dispersión entre lagartos y currucas, en las diferentes fases secuenciales del reclutamiento del "Balo" (*Plocama pendula*), los resultados obtenidos muestran que aves y lagartos difieren en su papel como dispersores de semillas de "Balo", siendo los lagartos los dispersores de semillas más efectivos desde la perspectiva de la planta. Estas diferencias se manifestaron en los siguientes puntos:
  - a) Los balos recibieron, por término medio, un mayor número de visitas de lagartos que de aves frugívoras legítimas.
  - b) Los lagartos contribuyeron en mayor medida que las currucas, tanto a la eficiencia de la dispersión como al número absoluto de frutos consumidos por planta.
  - c) El porcentaje final de germinación fue más elevado en el caso de las semillas que habían pasado previamente por el tracto digestivo de los lagartos.
  - d) Los lagartos depositaron un mayor porcentaje de semillas en hábitats rocosos, mientras que las currucas lo hicieron en mayor proporción bajo la

propia cobertura del Balo.

- e) Los sustratos rocosos presentaron un porcentaje de germinación y probabilidad de supervivencia de plántulas mayor que lo registrado bajo la cobertura del "Balo".
- f) Las plantas adultas están distribuidas, en mayor proporción, en los sustratos rocosos de mayor tamaño de rocas, que además son los microhábitats que le confieren una mayor protección frente a escorrentías intensas a las que se encuentran sujetos estos hábitats de forma regular.

7. Bajo un contexto evolutivo, los resultados obtenidos en este estudio muestran que los lagartos canarios manifiestan un patrón de selección fenotípica muy marcado sobre el tamaño de la semilla de la Orijama (*Neochamaelea pulverulenta*) y que ha sido y, sigue siendo, la causa principal de la evolución de este carácter fenotípico a lo largo de la interacción conjunta de la Orijama con los lagartos canarios en un amplio margen de tiempo. Las evidencias encontradas se pueden resumir en los siguientes puntos:

- a) El tamaño de las semillas de la Orijama presenta una alta plasticidad fenotípica entre plantas.
- b) La capacidad de germinación de las semillas está relacionada con su tamaño. Semillas mayores presentan una mayor viabilidad y germinan en mayor porcentaje que las semillas de menor tamaño.
- c) Los lagartos actuales de Gran Canaria alcanzan un tamaño mayor que los de Tenerife y La Gomera (únicas islas con presencia actual de Orijama).
- d) Los lagartos de Gran Canaria y Tenerife muestran una clara preferencia hacia la selección de cocos con menor tamaño de semilla, generando en ambas islas un patrón de selección fenotípica direccional negativo sobre el tamaño de la semilla. En La Gomera, los lagartos actuales, debido a su menor tamaño, no pueden consumir los frutos ni dispersar las semillas de la Orijama.
- e) Los lagartos de Gran Canaria dispersan semillas de mayor tamaño que los lagartos de Tenerife. Estas diferencias se manifiestan en que para un

determinado tamaño de semillas, la probabilidad de dispersión (*fitness*) es mayor en las poblaciones de Gran Canaria que en Tenerife.

8. Los lagartos frugívoros canarios actuales dispersan un rango de tamaños de semillas de Orijama menor que lo disponible en poblaciones naturales. Los mayores tamaños de semillas sólo habrían sido dispersadas eficientemente por las especies extintas, de mayor tamaño. Por tanto, aunque existen evidencias de presiones selectivas operantes en la actualidad, es evidente una gran carga de anacronismo en esta interacción mutualista.

---

abril 1999