

Artículo Invitado

Ecología de la reproducción de los saurios ibéricos

Pedro Galán

Departamento de Biología Animal, Biología Vegetal e Ecología. Facultad de Ciencias. Universidade da Coruña. Campus da Zapateira, s/n.
15071 A Coruña. C. e: pgalan@udc.es

Fecha de aceptación: 8 de octubre de 2009.

Key words: Lizards, reproductive ecology, clutches, eggs, oviparism, viviparism.

En términos evolutivos, la reproducción es el evento más importante en la vida de cualquier ser vivo. El éxito evolutivo se basa en "producir un número suficiente de copias del propio genoma para existir indefinidamente" (Herrera, 2009). Es decir, en conseguir reproducirse y que los descendientes, a su vez, también lo hagan. Por ello, un gran número de estudios en diversas ramas de la Biología analizan los distintos aspectos de la reproducción. De entre todos ellos, podemos diferenciar los estudios que abordan los componentes anatómicos y fisiológicos de la reproducción de los que tienen como objeto los aspectos ambientales que ejercen un efecto directo sobre ella. Bajo esta perspectiva, la ecología de la reproducción sería la parte de la biología de la reproducción que incluiría como objetivos de su estudio, la modalidad y los ciclos reproductores en las poblaciones naturales, así como el número y características de los descendientes producidos bajo condiciones ambientales determinadas (Gillis & Ballinger, 1992; Dunham, 1994; Galán, 1997, 1999; Bauwens, 1999). Estos aspectos se integran dentro de la denominada teoría de las estrategias vitales ("life history theory"), que intenta explicar los patrones evolutivos de la inversión reproductora, el crecimiento y la supervivencia de los individuos, dentro de los condicionantes derivados de los aspectos fisiológicos, filogenéticos y ambientales (Lack, 1954; Williams, 1966; Dunham *et al.*, 1988; Stearns, 1989; Jordan & Snell, 2002).

Los saurios (lagartos, luciones, eslizones, salamangas, etc.) han sido ampliamente utilizados por los investigadores para el estudio de diversos problemas biológicos, que van desde la ecología de las poblaciones hasta la biología evolutiva. Son, por lo tanto, excelentes organismos modelo (Huey *et al.*, 1983; Vitt & Pianka, 1994; Pianka & Vitt, 2003). Muestran una mayor diversidad de estrategias reproductoras que otros vertebrados amniotas: oviparismo, viviparismo, retención de la puesta, determinación ambiental o genética del sexo, existencia de partenogénesis, etc. (Zug *et al.*, 2001; Pough *et al.*, 2004), lo que también los hace idóneos para estudios sobre la reproducción. Las características reproductoras de los saurios pueden mostrar una enorme variabilidad a diversos niveles, tanto entre individuos de la misma población, como entre poblaciones de una misma especie y entre diferentes especies. Las investigaciones basadas en individuos dentro de una misma población se han orientado a intentar desentrañar las causas próximas de la variación (por ejemplo, genéticas u ontogenéticas), incluyendo factores ambientales que inducen variación temporal (por ejemplo, plasticidad fenotípica). Según señala Bauwens (1999), esos estudios frecuentemente arrojan luz sobre los compromisos ("trade-offs") entre diferentes características reproductoras, una consecuencia inevitable de tener que destinar recursos limitados a dos o más procesos antagónicos implicados en el hecho reproductor. Por otro

lado, la investigación con diferentes especies buscando comparaciones interespecíficas, puede responder a las consecuencias de procesos evolutivos y arrojar luz sobre la acción a largo plazo de determinadas condiciones ecológicas (Bauwens & Díaz-Uriarte, 1997; Bauwens, 1999).

Durante las décadas de los años 70, 80 y 90 del siglo pasado se publicaron una gran cantidad de estudios sobre la ecología reproductora de los saurios (entre otros grupos animales), documentando variaciones en las estrategias vitales de diferentes especies (p. ej., Tinkle *et al.*, 1970; Vitt & Congdon, 1978; Dunham, 1981), así como entre poblaciones de una misma especie (p. ej., Tinkle & Dunham, 1983, 1986; Gillis & Ballinger, 1992). Además de esto, estudios centrados en diversas especies de saurios mostraron la existencia de una considerable variación temporal en las características reproductoras dentro de una misma población (p. ej., Bauwens & Verheyen, 1987; Tinkle *et al.*, 1993; Galán, 1997, 1999). Estos estudios han continuado en esta primera década del siglo XXI, aumentando y refinando la información conseguida en décadas anteriores.

La fauna de saurios de la Península Ibérica, de sus islas periféricas y de los archipiélagos Balear y Macaronésico (Canarias y Madeira), ha contribuido de forma marcada al conocimiento de las estrategias vitales de los saurios en general y al de la ecología reproductora en particular. Se han estudiado diversas especies y poblaciones, aportando numerosa información, que vamos a intentar sintetizar en el presente trabajo, al menos en sus aspectos más destacados.

La ecología de la reproducción de este grupo de reptiles es un tema amplio y complejo, por lo que en esta revisión tendremos que dejar fuera aspectos aún poco conocidos en la herpetofauna ibérica, como la determinación ambiental del sexo, o inexistentes en ella, como la partenogénesis o el cuidado parental de las puestas. Sin

embargo, para dar una visión de conjunto, también citaremos estudios realizados con especies de saurios que no pertenecen a la fauna ibérica, pero cuya aportación es fundamental para comprender este aspecto de la biología reproductora.

La conservación de los reptiles requiere un amplio enfoque que tenga en cuenta la ecología y la biología de la especie y, particularmente, su ecología reproductora. Por ejemplo, una especie de reptil se encuentra amenazada cuando los lugares apropiados para depositar sus puestas faltan en la naturaleza (Castilla & Swallow, 1995), aunque todos los otros requerimientos del hábitat permanezcan adecuados (Pleguezuelos *et al.*, 2004). El conocimiento de la ecología reproductora y de las estrategias vitales de las diferentes especies requiere de estudios detallados de campo, con el seguimiento de individuos marcados, así como de la cuantificación de los factores ambientales, todo ello coordinado con estudios de laboratorio que permitan obtener información sobre las características reproductoras. Sólo de esta forma, podremos plantearnos de una manera realista las estrategias para la conservación de especies y poblaciones amenazadas.

1. Modalidad reproductora: oviparismo - viviparismo

Las dos modalidades reproductoras de los saurios (y del resto de los reptiles) son el oviparismo (puesta de huevos) y el viviparismo (parto de crías completamente desarrolladas). En la fauna española se reconocen en el momento actual 61 especies de saurios (incluyendo a las de los territorios del norte de África y todas las islas; Carretero *et al.*, 2009), de las cuales, el 77% son ovíparas y el 23% vivíparas (Tabla 1). Si se considera sólo a la Península Ibérica (29 especies de saurios), la proporción de especies vivíparas desciende al 10.3%. En el conjunto del Planeta, aproximadamente el 20% de los Squamata (saurios y

TABLA 1. Total de especies de saurios de la fauna española, agrupadas por familias (izquierda, incluyendo los territorios del norte de África y las islas Baleares y Canarias; derecha, sólo la Península Ibérica, que incluye también a las especies portuguesas), diferenciando las ovíparas de las vivíparas.

Familia	España			Península Ibérica		
	Nº especies ovíparas	Nº especies vivíparas	% especies vivíparas	Nº especies ovíparas	Nº especies vivíparas	% especies vivíparas
Chamaeleonidae	1	0	0	1	0	0
Agamidae	1	0	0	-	-	-
Gekkonidae	7	0	0	2	0	0
Scincidae	1	12	92.3	0	2	100
Lacertidae	35	0	0	22	0	0
Anguidae	0	1	100	0	1	100
Blanidae	2	0	0	1	0	0
Trogonophidae	0	1	100	-	-	-
Total	47	14	23.0	26	3	10.3

ofidios) son vivíparas (Gregory, 2009). La modalidad reproductora se distribuye por familias en el territorio español, de manera que son vivíparas la mayoría de las especies de nuestra fauna de Scincidae (la única excepción es *Eumeces algeriensis*, del norte de África), de Anguidae y Trogonophidae, mientras que son ovíparas las de las restantes familias (Tabla 1). La familia Lacertidae posee una especie vivípara (*Zootoca vivipara*) en la mayor parte de Europa, pero todas las poblaciones ibéricas de este lacértido son ovíparas (ver más adelante) (Figura 1).

Viviparismo: La transición entre el oviparismo y el viviparismo ha ocurrido en muchos linajes de vertebrados, incluyendo peces, anfibios, reptiles y mamíferos. Dentro de los reptiles, en el orden Squamata (saurios y ofidios) se estima que dicha transición ha ocurrido en más de 100 eventos evolutivos independientes (Shine, 1985; Blackburn, 1992, 2000a, 2006). La reproducción vivípara supone adaptaciones anatómicas y fisiológicas, pero también tiene importantes implicaciones ecológicas y comportamentales. Como fuerzas selectivas que han influido en la evolución de esta modalidad reproductora se han sugerido factores que podrían ser perjudiciales para los embriones en un nido, como temperaturas extremas, impredecibilidad ambiental,

entornos demasiado secos, depredación de los huevos y vulnerabilidad de los mismos ante ataques microbianos (Tinkle & Gibbons, 1977; Shine, 1985). De todos estos factores ambientales, el que se considera principal para este paso evolutivo en base a estudios comparados y experimentales, es el de las bajas temperaturas, denominado modelo “clima frío”, el cual considera que el viviparismo ha evolucionado como una adaptación a los climas fríos (Shine, 1983a, 1985, 2002; Andrews, 2000; Hodges, 2004). Según esta hipótesis, la ventaja del viviparismo en climas fríos reside en el comportamiento termorregulador de las hembras grávidas, por medio del cual, son capaces de mantener una temperatura adecuada (o, al menos, mejor que la disponible en el entorno) para el desarrollo embrionario, ya que, tanto la tasa de desarrollo como la viabilidad de los neonatos está directamente influida por la temperatura (Beuchat, 1988; Shine & Harlow, 1993; Lourdaís *et al.*, 2004). La termorregulación precisa de las hembras grávidas no sólo puede incrementar la tasa de desarrollo de los embriones, sino que también aumenta la probabilidad de producir fenotipos óptimos en los neonatos (Shine, 1995). En contraste con esto, las hembras de las especies ovíparas simplemente depositan sus huevos en un lugar con un entorno que es adecuado en el

momento de realizar la puesta, sin tener ningún control posterior sobre el ambiente térmico o hídrico en que se desarrollarán (Packard & Packard, 1988; Overall, 1994).

Las evidencias que han servido para construir y apoyar esta hipótesis de “clima frío” son principalmente el que las especies vivíparas están mayoritariamente representadas en zonas de elevadas latitudes y altitudes y que los orígenes del viviparismo están asociados con la reciente invasión de estas zonas donde, naturalmente, las temperaturas son bajas (Tinkle & Gibbons, 1977; Shine & Bull, 1979; Blackburn, 1982; Andrews, 2000).

La cuestión aún no está definitivamente resuelta. Otras fuerzas selectivas, diferentes al “clima frío” pueden conferir importantes ventajas a las especies vivíparas sobre las ovíparas, como la reducción de la presión de los depredadores o los competidores con la altitud, cambios en los límites fisiológicos del desarrollo embrionario, etc. (Hodges, 2004). Por otro lado, las especies ovíparas tienen generalmente una ventaja demográfica sobre las vivíparas, debido al largo período de gravidez de estas últimas, que limita su frecuencia reproductora (Gregory, 2009). En lo que respecta a los saurios españoles, se da la curiosa circunstancia de que las familias mayoritariamente representadas en los climas más cálidos (notablemente Scincidae, pero también Trogonophidae) son precisamente las que poseen el mayor número de especies vivíparas (Tabla 1), en contraste con lo que predice el modelo “clima frío”. Hay que tener en cuenta, sin embargo, que estas especies se encuentran en el límite norte de la distribución de esas familias, propias de climas cálidos.

En el caso de los saurios, la mayor parte de las especies vivíparas nutren a los embriones en desarrollo dentro del oviducto con el propio vitelo del huevo (viviparismo lecitotrófico), al igual



Foto Pedro Galán

Figura 1. Las poblaciones ibéricas de la lagartija de turbera (*Zootoca vivipara*) son ovíparas. Esta especie alcanza pesos relativos de la puesta muy elevados (90% del peso de la hembra en el ejemplar de la foto). Sierra de Ancares, Lugo.

que sucede con las especies ovíparas, aunque se ha reducido la cáscara exterior del huevo, lo que ocasiona la pérdida de las características morfológicas y bioquímicas asociadas a la producción de esta cáscara del huevo (Tinkle & Gibbons, 1977; Shine & Bull, 1979; Lee & Shine, 1998). Sin embargo, otras especies de saurios vivíparos (muchas menos que los anteriores) poseen características más complejas, como la alimentación materna del embrión en desarrollo mediante una placenta más o menos compleja (viviparismo matrotrofico o matrotrofia) (Stewart & Thompson, 2000; Thompson *et al.*, 2000).

Dentro de las diversas especies de saurios, se puede establecer una transición gradual entre el oviparismo y el viviparismo estricto: por un lado, en el oviparismo se dan diferentes grados de retención oviductal de los huevos. Por otro lado, en el viviparismo se dan diferentes grados de desarrollo de placentas, que van desde la simple retención oviductal de los huevos hasta el final de su desarrollo, sin ningún intercambio de nutrientes entre la madre y los embriones, hasta la formación de una placenta de complejidad similar a la de los mamíferos euterios (Blackburn, 2006) (Tabla 2). En el primer caso (oviparismo con retención oviductal de los huevos), dependiendo de la especie y/o población, el embrión se

TABLA 2. Modalidad reproductora: oviparismo y diferentes tipos de viviparismo en saurios.

Modalidad reproductora	Oviparismo		Viviparismo			
Tipo de nutrición del embrión	Lecitotrofia			Lecitotrofia-Matrotrofia		Matrotrofia sustancial
Tipo de oviparismo o viviparismo	Oviparismo con retención oviductal corta o moderada	Oviparismo con retención oviductal prolongada	Viviparismo lecitotrófico	Viviparismo con placenta simple	Viviparismo con incipiente matrotrofia	Viviparismo con placentotrofia sustancial, placenta compleja
Tipo de placenta			Tipo I	Tipo II	Tipo III	Tipo IV
Ejemplos	<i>Podarcis</i> , <i>Psammodromus</i> , <i>Acanthodactylus</i> (retención moderada) <i>Chamaeleo</i> (retención corta)	<i>Z. vivipara</i> (poblaciones ovíparas) <i>Iberolacerta</i>	<i>A. fragilis</i> <i>C. bedriagai</i> <i>Z. vivipara</i> (poblaciones vivíparas, no ibéricas)		<i>Chalcides striatus</i>	Algunos <i>Mabuya</i> (no ibéricos)

encuentra ya en un avanzado grado de desarrollo en el momento de la puesta (ver apartado siguiente). En el segundo caso (viviparismo), se han descrito cuatro tipos de placentación en Squamata vivíparos (ver revisión bibliográfica en Stewart & Thompson, 2000):

Tipo I: es la forma más común en los Squamata vivíparos. En realidad no se trata de una placenta y conlleva pocas modificaciones con respecto al tipo básico ovíparo, excepto que la cáscara del huevo se reduce o desaparece y estos huevos son retenidos en el oviducto materno a lo largo de todo el desarrollo embrionario. Se ha denominado en ocasiones a este tipo de viviparismo como “ovoviviparismo” (ver Blackburn, 1994). Se trata del modelo más simple e inespecífico, limitándose su función al intercambio de gases respiratorios y a la distribución de agua y de algunos iones inorgánicos hacia el embrión. La nutrición de este embrión, al igual que en las especie ovíparas es exclusivamente lecitotrofa. La gran mayoría de los Squamata vivíparos poseen este tipo de viviparismo (Yaron, 1985; Blackburn, 1993a).

Unas pocas especies de saurios han desarrollado placentas que son mucho más complejas en su estructura y más versátiles en sus capacidades. Tales placentas transfieren cantidades significativas de nutrientes orgánicos e inorgánicos desde el torrente circulatorio materno al feto (matrotrofia).

Tipo II. La placenta corioalantónica posee una posición superficial de los vasos sanguíneos del oviducto (útero), los cuales se sitúan dentro del espacio intrauterino, formando pliegues contra los cuales se juxtaponen las células coriónicas del embrión.

Tipo III. En contraste con la anterior, posee un considerable desarrollo de los tejidos maternos y embrionarios de la placenta, que se corresponde con una significativa cantidad de nutrientes que se transmiten a través de ella. Se desarrolla una zona elíptica adyacente al mesenterio del útero, (placenta elíptica o “placentoma”, Blackburn, 1985), que contiene pliegues vascularizados del útero y células alargadas uterinas y del epitelio coriónico.

El descubrimiento de una alantoplacenta especializada en especies neotropicales del géne-

ro *Mabuya* (Blackburn *et al.*, 1984; Blackburn & Vitt, 2002) permitió ampliar esta clasificación para incluir una cuarta categoría (en la que no están incluidos saurios ibéricos).

Tipo IV: existe una alantoplacenta caracterizada por la presencia de una modificación regional de la placenta corioalantónica adyacente al mesometrio (Blackburn *et al.*, 1984; Blackburn, 1993a).

La mayor parte de los estudios publicados sobre estos aspectos se centran en las descripciones histológicas de la ontogenia de los distintos tipos de placenta (por ejemplo, Blackburn, 1993a, Stewart & Thompson, 2000).

En lo que respecta a los saurios ibéricos, la especie vivípara mejor conocida es el lución común (*Anguis fragilis*), único ánguido de Europa Occidental (Völkl & Alfermann, 2007). Su viviparismo es lecitotrófico (según la clasificación de Blackburn, 2000b); las hembras paren juveniles completamente formados y no existe evidencia de la presencia de alantoplacenta, siendo su placenta de "Tipo I" (Figura 2).

La familia que posee mayor número de especies vivíparas, tanto en España como en el resto del Planeta, es la de los escíncidos (Scincidae), que es además la más diversa en número de especies de todos los saurios (Ghiara *et al.*, 1987). Dentro de ella, el género *Chalcides* es de un particular interés porque incluye 25 especies vivíparas (en España: 2 en la Península, 5 en el norte de África y 4 en las islas Canarias, total 11) que se diferencian principalmente en el grado de alargamiento del cuerpo y en la reducción de las extremidades (Caputo *et al.*, 1995; Carranza *et al.*, 2008). En base a esto, Pasteur (1981) ha subdividido el género en cinco grupos, de los cuales, las especies ibéricas pertenecen al grupo "ocellatus" (*C. bedriagai*) y al "chalcides" (*C. striatus*). La reciente filogenia del grupo establecida por Carranza *et al.* (2008) coincide a grandes rasgos con ellos.

En las dos especies de eslizones del género *Chalcides* presentes en la Península Ibérica se dan diferentes tipos de placenta. En el eslizón ibérico (*Chalcides bedriagai*), perteneciente al grupo de eslizones morfológicamente más primitivo (morfortipo "lagarto") es de Tipo I, mientras que la del eslizón tridáctilo (*C. striatus*), del grupo morfológicamente derivado, "serpentiforme", es de Tipo III (mucho más compleja, de función matrotrofica) (Caputo *et al.*, 2000). En estas especies "serpentiformes" o "nadadoras de herbazal" ("grass swimming") la elongación del cuerpo está asociada a cambios en la estrategia reproductora (Caputo *et al.*, 2000). Estas formas son vivíparas, como otros *Chalcides*, pero sus huevos tienen un pequeño diámetro, menor cantidad de vitelo y un reducido peso comparado con los de otras especies con proporciones corporales normales ("tipo lagarto"), como *C. ocellatus* o *C. bedriagai*. En ellas, la reducción en el tamaño del huevo y, por ello, de las reservas de vitelo para el embrión, está probablemente relacionado con la evolución de un órgano placentario altamente diferenciado: la placenta elíptica o placentoma, la cual parece estar altamente especializada en una elevada nutrición histotrófica del embrión (Blackburn, 1993b; Caputo *et al.*, 2000).



Foto Pedro Galán

Figura 2. Parto de *Anguis fragilis*, especie de saurio vivípara, pero de placenta simple, alimentándose los embriones del vitelo, como las especies ovíparas (nutrición lecitotrófica). Cerceda, A Coruña.

La especie "lacertiforme", de morfotipo más primitivo y placenta simple (*C. bedriagai*) ovula pocos huevos, pero con mucho vitelo (lecitotrofia), pariendo una media de 2.3 crías por parto (de 1 a 4). La especie "serpentiforme", de morfotipo más avanzado y placenta compleja (*C. striatus*) ovula más huevos, pero con poco vitelo (matrotrofia), pariendo una media de 4.5 crías por parto (hasta 11) (Galán, 2003a; Serantes, 2003; Serantes & Galán, 2007) (Figura 3). Otros trabajos que aportan información sobre la reproducción de los *Chalcides* ibéricos son los de Braña (1983), Pérez-Quintero (1988) y González de la Vega (1988) en *C. striatus* y los de Seva & Escarré (1976), López-Jurado *et al.* (1978) y Hailey *et al.* (1987) en *C. bedriagai*.

Existe muy poca información sobre la reproducción de las especies de *Chalcides* canarios. Es muy posible que presenten un tipo de viviparismo similar al de *C. bedriagai* (es decir, viviparismo lecitotrófico, sin existencia de alantoplacenta), pero no hay estudios al respecto.



Figura 3. *Chalcides striatus* es una especie vivípara, pero con una placenta compleja que permite la alimentación materna de los embriones (matrotrofia). Corrubedo, A Coruña.

Oviparismo y retención oviductal de la puesta: El viviparismo ha evolucionado del oviparismo (Lee & Shine, 1998). Se asume que el viviparismo tuvo como paso evolutivo previo un progresivo incremento de la retención de los huevos en los oviductos maternos antes de la puesta, mientras la embriogénesis continuaba (Braña *et al.*, 1991; Smith & Shine, 1997; Heulin *et al.*, 2002). Los saurios ovíparos retienen un cierto tiempo los huevos en los oviductos, antes de efectuar la puesta (Shine, 1983b; Gillette, 1993; Andrews & Mathies, 2000), por lo que el embrión ya se encuentra parcialmente desarrollado en el momento de la oviposición (Figuras 4 y 5) y, consecuentemente, se produce una reducción del período posterior de incubación (Shine, 1983a, 1983b), lo que optimiza la inversión parental de las hembras al modificarse también el fenotipo de los neonatos (Radder *et al.*, 2008), aunque esta modificación sólo se ha probado en unas pocas especies. Se considera que el viviparismo ha evolucionado a partir de esta situación, mediante la prolongación gradual de este período de retención oviductal de los huevos, complementado con una serie de cambios fisiológicos precisos, aunque también se ha sugerido una transición evolutiva brusca entre el oviparismo y el viviparismo (Blackburn, 2006).

Se ha planteado la hipótesis de que la retención oviductal ha evolucionado para acelerar el desarrollo embrionario, según el modelo "clima frío" para la evolución del viviparismo en Squamata. Sin embargo, Braña & Ji (2007) han demostrado que las hembras grávidas de *Podarcis muralis* seleccionan temperaturas corporales relativamente bajas. La disminución de las temperaturas corporales durante la gravidez es contrario a lo esperado de esta hipótesis, por lo que Braña & Ji (2007) plantean una hipótesis alternativa de la optimización del desarrollo embrionario. Más recientemente, en un trabajo realizado con *Zootoca vivipara*, Rodríguez-Díaz *et al.* (en prensa)



Figura 4. En algunas especies de saurios, la retención oviductal de la puesta es corta y el embrión se encuentra en una fase poco avanzada en el momento de la oviposición. Embrión de *Psammodromus algirus*, fase 25 (tablas de Dufaure & Hubert, 1961). Playa de Lariño, A Coruña.



Figura 5. Pero en otras especies, el embrión se encuentra en una fase muy avanzada, siendo el grado de desarrollo máximo en el momento de la puesta en *Zootoca vivipara*. Embrión de lagartija de turbera, fase 33. Sierra de Xistral, Lugo.

muestran que las hipótesis de clima frío y manipulación materna no son necesariamente incompatibles. Al igual que en *P. muralis*, la disminución de la temperatura que seleccionan las hembras durante la gestación no tiene prácticamente ninguna repercusión sobre el tiempo de incubación y, sin embargo, evita temperaturas elevadas que son desfavorables para el desarrollo.

La duración de la retención intrauterina de la puesta depende de la especie y puede suponer entre el 20% y el 80% del total del tiempo de desarrollo embrionario (Blackburn, 1982; Andrew & Mathies, 2000; Heulin *et al.*, 2002). El origen de una modalidad de reproducción vivípara dentro de un linaje de saurios, o la emergencia del viviparismo en los Squamata, puede ser visto como un extremo dentro de un continuo de retención oviductal (de menos tiempo a más tiempo), y no como una novedad evolutiva puntual que precisa de bruscos cambios fisiológicos (Surget-Groba *et al.*, 2006). Así, por ejemplo, un gran número de especies de saurios vivíparas (como *Anguis fragilis*) muestran una nutrición lecitotrófica del embrión (a partir de la yema o vitelo), exactamente igual que sucede en las

especies ovíparas (Yaron, 1985; Blackburn, 1993a). Y, por otro lado, también muchas especies vivíparas de Squamata (*Anguis fragilis*, las poblaciones vivíparas de *Zootoca vivipara*, etc.) retienen una fina membrana de huevo envolviendo al embrión durante toda la gestación (Blackburn, 1993a; Guillette, 1993; Qualls, 1996). Sin embargo, es interesante destacar que existen muy pocas especies que pongan huevos donde los embriones se encuentren en estados de desarrollo intermedio (entre el estadio 33 y el 40), lo que sugiere que esta transición hacia el viviparismo ocurre muy rápidamente o que las formas intermedias no son adaptativas (Blackburn, 1995).

En un estudio pionero realizado por Braña *et al.* (1991) se examinaron los estadios de desarrollo embrionario en el momento de la puesta, según las tablas de Dufaure & Hubert (1961), en diez poblaciones de siete especies de lacértidos del norte de España. Las que mostraron un mayor grado de desarrollo embrionario (y, por lo tanto, de duración de la retención oviductal de la puesta) fueron *Zootoca vivipara* (estadios 30 al 34; generalmente 33-34) (Figura 5) e *Iberolacerta monticola* (28 al 31). Por el contra-

rio, las que mostraron un menor desarrollo fueron *Podarcis bocagei* (22 al 26) y *Podarcis hispanica* (dos formas diferentes, *hispanica* s. str. y *sebastiani*, del 24 al 27). Otras especies mostraron desarrollos intermedios en el momento de la puesta: *Podarcis muralis* (25 al 29; generalmente 26 al 29, Braña & Ji, 2000, 2007), *Lacerta schreiberi* (27 y 28) y *Lacerta bilineata* (26 al 29). Los resultados de este estudio también señalaron que las especies con mayor grado de retención oviductal alcanzaban mayores altitudes en la zona.

En el norte de la Península Ibérica vive una especie de lacértido que en el conjunto de su distribución mundial muestra una doble modalidad reproductora: vivípara y ovípara (las otras dos únicas especies conocidas por el momento en que sucede esto son *Lerista bougainvilli* y *Saiphos equallis*, dos escíncidos australianos). Se trata de la lagartija de turbera (*Zootoca vivipara*) cuyas poblaciones ibéricas, situadas en el extremo occidental de su extensísima distribución geográfica, son ovíparas (Braña, 1986; Braña & Bea, 1987; Heulin, 1988) (Figura 1). Por el contrario, las poblaciones de la mayor parte de su rango geográfico, desde el centro de Francia y las Islas Británicas hasta Escandinavia, Rusia y norte de Asia, son vivíparas. El "grupo ovíparo occidental", alopátrico del anterior, sólo se encuentra en el norte de España y sur de Francia (Heulin & Guillaume, 1989). En estas poblaciones (elevadas recientemente al rango de subespecie: *Z. v. louis-lantzi*, Arribas, 2009), la duración del período de gestación es menor y los huevos son depositados cuando el embrión se encuentra en la fase 33-34 de desarrollo. La cáscara de los huevos está calcificada (si bien, en algunos casos pueden aparecer zonas descalcificadas), mientras que en las poblaciones vivíparas sólo existe una fina membrana transparente y carente de calcificación (Grénot & Heulin, 1990). Recientemente se han encontrado otras poblaciones ovíparas diferentes: el "grupo

ovíparo oriental", localizado en el norte de Italia, sur de Austria, Eslovenia y Croacia (Heulin *et al.*, 2000; Ghielmi *et al.*, 2001). Los huevos de estas poblaciones orientales tienen cáscaras más gruesas y los embriones se encuentran menos desarrollados en el momento de la puesta que los del grupo occidental, que incluye a las poblaciones españolas (Heulin *et al.*, 2002).

De manera tradicional se ha considerado que la modalidad ovípara es la forma ancestral, de la que ha evolucionado recientemente la modalidad vivípara (a juzgar por la escasa distancia genética entre ambos grupos, Bea *et al.*, 1990), posiblemente en el último período glacial, permitiendo esta forma de reproducción la colonización de las zonas más septentrionales de Eurasia (Heulin *et al.*, 1993). Se suponía en un principio que las poblaciones vivíparas eran monofiléticas y que, por ello, este modo de reproducción había tenido un único origen en esta especie, a partir de poblaciones ovíparas (Surget-Groba *et al.*, 2001). Sin embargo, un estudio posterior de estos autores en el que se analizaron muchas más poblaciones de lagartija de turbera de todo su rango de distribución, sugirió que ni las poblaciones vivíparas ni las ovíparas eran monofiléticas (Surget-Groba *et al.*, 2006) y que, por ello, se han producido varios cambios evolutivos en la modalidad reproductora. Según señalan estos autores, el escenario más parsimonioso podría indicar un único origen del viviparismo seguido por una reversión hacia el oviparismo. Esta posibilidad de reversión del viviparismo ha originado un intenso debate (ver bibliografía en Surget-Groba *et al.*, 2006). De confirmarse esta transición en *Zootoca vivipara*, sería la primera vez que tal evento se documentase.

Existen en los Pirineos otras tres especies de lacértidos con un período de retención oviductal de la puesta casi tan prolongado como en *Z. vivipara louis-lantzi*. Se trata de las tres lagartijas

pirenaicas del género *Iberolacerta* que ponen huevos con los embriones en los estadios de desarrollo 30, 31 y 32, según las tablas de Dufaure & Hubert (1961) (Arribas & Galán, 2005), el cual se corresponde con un corto período de incubación (medias de 30, 34 y 36 días para *I. aranica*, *I. bonnali* e *I. aurelioi*, respectivamente) y es interpretado como una adaptación a las condiciones de alta montaña pirenaica donde viven estas especies (Arribas & Galán, 2005). Estos autores destacan que este hecho ha tenido lugar en las mismas áreas geográficas que *Z. vivipara*: las zonas montañosas de las penínsulas europeas meridionales, que se encuentran próximas a los límites norteños de los refugios glaciales y, presumiblemente, tuvieron condiciones climáticas más duras que otras zonas más meridionales.

2. Ecología de la nidificación

Selección de los lugares de puesta. Todos los Squamata ovíparos depositan sus puestas en nidos subterráneos, generalmente excavados por las hembras, donde los huevos están en contacto con el sustrato y a menudo cubiertos por él (Deeming, 2004) (Figura 6). Una excepción son los gecnidos que poseen huevos con cáscaras rígidas, calcificadas, más resistentes a la deshidratación, y los pueden depositar en ambientes abiertos, pegados a superficies (Dunson, 1982).

La selección de los lugares de oviposición es una de las principales formas de cuidado parental en la mayoría de las especies ovíparas de reptiles (Iraeta *et al.*, 2007). Las características físicas de estos "nidos" subterráneos donde se desarrollan las puestas, muy especialmente la humedad y la temperatura, son de capital importancia para el éxito de la incubación, ya que las condiciones hídricas y térmicas durante el desarrollo de los huevos afectan de manera directa a la duración de la embriogénesis, a la supervivencia de los embriones y a la talla corporal y características de

los recién nacidos (Packard & Packard, 1988; Van Damme *et al.*, 1992; Deeming, 2004). La temperatura durante la incubación determina la tasa del desarrollo embrionario (Van Damme *et al.*, 1992; Shine, 2004) y, como consecuencia, la duración de la incubación y el momento de la eclosión. Este momento es crucial para la supervivencia de los neonatos (Olsson & Shine, 1997a; Iraeta *et al.*, 2006). Por otro lado, los huevos de la mayor parte de los reptiles, además de ser ectotérmicos, son ectohídricos, esto es, precisan absorber agua del sustrato que los rodea durante su desarrollo. Por ello, y gracias a su cáscara elástica, su masa y su volumen se incrementa durante la incubación por esta absorción del agua de su entorno, hasta más del 60% de su peso inicial (Vitt & Cooper, 1985; Packard, 1991; Deeming, 2004).

Por todo esto, la selección que realiza la hembra de un ambiente adecuado donde ubicar el nido será la que determine las condiciones a las que se verán expuestos los huevos (Overall, 1994). De esta elección dependerá tanto el éxito de la incubación como las características fenotípicas



Foto Pedro Galán

Figura 6. Los saurios ovíparos depositan sus puestas en "nidos" subterráneos, excavados por la hembra, donde los huevos se desarrollan, dependiendo del ambiente térmico y absorbiendo humedad del sustrato. Hembra y puesta de *Iberolacerta monticola*. Teixido, A Coruña.

de los neonatos (talla corporal, velocidad de carrera, etc.) que van a influir en su supervivencia (Van Damme *et al.*, 1992; Shine & Harlow, 1996; Shine, 2004). Algunos de estos efectos pueden persistir durante largo tiempo, hasta casi dos años después del nacimiento (Elphick & Shine, 1998). También con la adecuada ubicación de las puestas está relacionado otro importante factor que incide sobre su supervivencia, como es la tasa de depredación de los huevos (Andrews, 1988).

Se posee poca información sobre la selección de los lugares de anidamiento de los saurios ibéricos en condiciones naturales, dada la dificultad de localizar en el campo estos lugares de puesta (Galán, 1994, 1996b). En una población gallega de lagartija de Bocage (*Podarcis bocagei*) estudiamos la selección de los lugares de puesta, observando que las hembras seleccionaron preferentemente para depositar los huevos los puntos con pendientes del terreno acusadas (taludes), orientados al sur, a cierta altura sobre el nivel del suelo y desprovistos de cobertura vegetal. Estos lugares eran los que recibían una radiación solar máxima (orientación meridional y ausencia de cobertura vegetal) y, por lo tanto, la temperatura del suelo alcanza unos valores más elevados. Por otro lado, la fuerte pendiente y la altura sobre el nivel del suelo hacía que estos puntos fuesen también los mejor drenados, evitándose la acumulación de agua (Galán, 1996b). En zonas ibéricas de clima Mediterráneo más acentuado, con sustratos mucho más secos, los reptiles deberán seleccionar zonas de mayor humedad edáfica y excavar a considerable profundidad para encontrar la humedad necesaria para el desarrollo de los huevos (Belinsky *et al.*, 2004).

La gran amplitud térmica que se produce a lo largo del ciclo diario sobre la superficie del suelo en las zonas de los nidos, sometidas a la máxima insolación y desprovistas de cobertura vegetal, queda considerablemente amortiguada

a la profundidad donde se localizaron las puestas. La presencia de cámaras de aire dentro del nido, así como su frecuente situación bajo piedras (38%) contribuyó también a su aislamiento térmico (Galán, 1996b).

En lo que respecta a otros saurios ibéricos, Iraeta *et al.* (2007) estudiaron la selección de los lugares de puesta de *Psammmodromus algirus* en el laboratorio, mediante gradientes térmicos, relacionando los resultados obtenidos con el efecto de la temperatura sobre el tiempo de incubación y el fenotipo de los neonatos. La duración de la incubación decreció de manera muy marcada cuando la temperatura se incrementó. Sorprendentemente, el período de eclosiones fue posterior al observado en el campo, en condiciones naturales. Esta disparidad puede ser debida a diversas causas; por ejemplo, las hembras podrían seleccionar temperaturas del nido relativamente bajas porque las demasiado elevadas pueden afectar a la supervivencia de los embriones o porque una eclosión demasiado temprana (que se produciría a temperaturas más altas) podría forzar a los juveniles a enfrentarse con oportunidades de crecimiento menores a causa de la sequía estival de los ambientes mediterráneos que habitan.

Como se ha indicado, los huevos de los saurios necesitan absorber humedad, siendo las cáscaras en la mayoría de las especies flexibles y permeables al agua. La presencia de esta humedad edáfica es, por lo tanto, necesaria para completar con éxito el desarrollo embrionario (Packard & Packard, 1988; Packard, 1991; Belinsky *et al.*, 2004). Los incubados en suelos húmedos producen neonatos de mayor tamaño corporal que los incubados en suelos más secos. Marco *et al.* (2004a) comprobaron experimentalmente como la disponibilidad de agua durante la incubación en el suelo afecta a la masa de los huevos y a la talla de los neonatos. Estos autores observaron en puestas de

Lacerta schreiberi que los huevos incubados en suelos secos absorbieron menos agua y produjeron neonatos más pequeños. Sin embargo, en su estudio experimental, los diferentes niveles de potencial hídrico del suelo no influyeron ni en la duración de la incubación ni en el éxito de eclosión. También comprobaron como la agregación de los huevos en las puestas influye en su capacidad de absorción de agua: cuando el potencial hídrico del suelo es medio, los huevos agregados absorbieron menos agua y los neonatos eclosionaron con tamaños menores que los huevos aislados (Marco *et al.*, 2004a).

Además del ambiente hídrico, el ambiente térmico durante la incubación de los huevos influye en muchos aspectos del fenotipo de los neonatos de los reptiles (Birchard, 2004; Braña & Ji, 2007). Durante la última década se han realizado muchos trabajos de investigación que muestran que la temperatura es probablemente el principal factor ambiental que influye en el desarrollo temprano en los vertebrados ectotérmicos (Deeming, 2004). En contraste con lo que sucede con las aves, los embriones de reptiles se desarrollan adecuadamente dentro de un amplio rango de temperaturas de incubación (Birchard, 2004; Booth, 2004). El ambiente térmico varía considerablemente a lo largo del período de incubación de los huevos, tanto entre poblaciones como dentro de la misma población, entre años, entre sucesivas puestas de un mismo individuo, e incluso en una misma puesta, a lo largo del ciclo diario (temperaturas altas durante el día y bajas durante la noche) (Castilla & Swallow, 1996; Marco & Pérez-Mellado, 1998; Shine & Elphick, 2001; Shine, 2004). Las condiciones térmicas durante el desarrollo embrionario pueden afectar de manera profunda la morfología, la fisiología y el comportamiento de los neonatos (Elphick & Shine, 1998). En las especies de saurios ibéricos, se han demostrado importantes efectos térmicos sobre

la embriogénesis en *Podarcis muralis* (Van Damme *et al.*, 1992; Ji & Braña, 1999; Braña & Ji, 2000, 2007). En la lagartija roquera parece existir un umbral térmico situado entre los 29° C y los 32° C, de manera que los neonatos procedentes de puestas incubadas por encima de esa temperatura manifiestan diferencias morfológicas y responden peor en funciones tales como la locomoción y el crecimiento (Van Damme *et al.*, 1992; Braña & Ji, 2000). Sin embargo, el crecimiento y el desarrollo son procesos que pueden encontrarse disociados durante la embriogénesis: el desarrollo temprano del embrión se caracteriza por la diferenciación de tejidos y la organogénesis, con cambios rápidos en la morfología externa del embrión; mientras que el desarrollo posterior se caracteriza por el crecimiento en tamaño y los cambios fisiológicos (Braña & Ji, 2007). La diferenciación embrionaria y la formación de membranas extraembrionarias se encuentra muy avanzada antes de que se produzcan un cambio sustancial en el tamaño del embrión (Andrews, 2004). Según demuestran Braña *et al.* (1991) y Braña & Ji (2000, 2007), las hembras de *Podarcis muralis* depositan los huevos con embriones que se encuentran en los estadios 26-28 según las tablas de desarrollo de Dufaure & Huberts (1961), lo que representa aproximadamente los dos tercios de su desarrollo morfológico (teniendo en cuenta que la eclosión se produce en el estadio 40), pero menos del 1% del crecimiento en peso hasta la eclosión. Por ello, la mayor parte de la diferenciación embrionaria tiene lugar en fases tempranas del desarrollo, mientras que el crecimiento es mucho más intenso en las últimas fases. Teniendo esto en cuenta, Braña & Ji (2007) demostraron experimentalmente en este lacértido que la variación térmica durante la incubación afecta de forma diferente al fenotipo de los neonatos dependiendo de la fase de la incubación en que se produzca.

No sólo el ambiente hídrico y térmico del nido son importantes, otras características del suelo pueden afectar también a la incubación. La contaminación del sustrato afecta al desarrollo embrionario de los saurios (Marco *et al.*, 2004b). Un bajo pH tiene un efecto negativo sobre el intercambio de agua en el huevo, el tamaño de los neonatos y sus características locomotoras (Marco *et al.*, 2005). Estos autores experimentaron con huevos de *Iberolacerta cyreni* incubados en sustratos con diferente grado de acidez, observando que el pH no tuvo efectos sobre la duración de la incubación ni sobre la supervivencia del embrión, pero los recién nacidos provenientes de huevos incubados en suelos ácidos (pH de 4) tuvieron un menor peso y tamaño, así como una menor velocidad de carrera. Estos efectos pueden ser parcialmente explicados por la alteración de los procesos de absorción de agua durante la incubación que se producen a pH bajo (Marco *et al.*, 2005).

Los huevos infértiles y los no viables dentro de un nido pueden hacer decrecer el éxito de incubación de los restantes huevos de la puesta, ya que los agentes patógenos oportunistas (hongos) pueden utilizar estos huevos para colonizar la puesta. Moreira & Barata (2005) comprobaron experimentalmente en puestas de *Iberolacerta monticola* de la Serra da Estrela (Portugal) que los hongos colonizaban tanto los huevos no fértiles como los fértiles que morían durante la incubación, expandiendo la infección fúngica a los huevos adyacentes. En los huevos que sufrieron infección por hongos pero sobrevivieron, las crías nacieron antes y fueron más pequeñas que en los no infectados. Sin embargo, otro experimento realizado en el campo no corroboró los efectos patógenos que se observaron en el laboratorio ni confirmaron que las puestas con huevos muertos sufrieran una mayor depredación (Moreira & Barata, 2005).

Los depredadores pueden ocasionar pérdidas en los nidos de los saurios. En Galicia, observamos al ofidio sauriófago *Coronella austriaca* consumiendo huevos de *Podarcis bocagei* e *Iberolacerta monticola* en nidos situados bajo piedras (Galán & Fernández, 1993; Galán, inédito).

En *Iberolacerta aurelioi*, el díptero *Sarcophaga protuberans* es un depredador natural de sus huevos en los nidos naturales, situados bajo piedras en la alta montaña pirenaica. En estas altitudes, la puesta de la mosca está sincronizada con la de las lagartijas. Se observó que las larvas destruyen las puestas del saurio y pupan, no saliendo el adulto hasta pasar un periodo de frío y retornar el calor, es decir, coincidiendo con la puesta de las lagartijas al año siguiente. El número de puestas de lagartija pallaresa parasitadas llega a un 25 % (n = 24 puestas) (Pape & Arribas, 1999).

Puestas comunales: En muchas poblaciones de saurios (y de otros tipos de reptiles) las hembras realizan puestas comunales. Es decir, una elevada proporción de los huevos son depositados dentro de unos pocos nidos comunales y no en nidos individuales (Graves & Duvall, 1995; Radder & Shine, 2007). La distribución filogenética de esta características sugiere múltiples cambios evolutivos, tanto en la existencia como en la frecuencia relativa de la oviposición comunal (Graves & Duvall, 1995). Según destacan Radder & Shine (2007), claramente existen dos razones potenciales (no mutuamente excluyentes) para que las hembras realicen la puesta de huevos de manera comunal: (1) "Restricción": los nidos seleccionados ofrecen condiciones óptimas de incubación (térmicas, hídricas, antidepredatorias) en ambientes donde tales condiciones son escasas, lo que fuerza a muchas hembras a utilizar el mismo lugar. (2) "Adaptación": existe un beneficio de mayor eficacia ("fitness") para los huevos puestos en grandes agrupaciones, por lo que las hembras los agrupan con este propósito (Radder & Shine, 2007).

En el estudio de Galán (1996b), más de la mitad de las puestas encontradas de *Podarcis bocagei* (55.3%, n = 47) se encontraron agrupadas. Estos agrupamientos se observaron siempre en las zonas térmicamente más favorables de la parcela de estudio, es decir, las áreas que recibían mayor radiación solar: puntos elevados de los taludes, sin cobertura vegetal, con pendientes acusadas y orientadas al sur (Galán, 1996b). En poblaciones de *Psammodromus algirus* situadas en dos zonas extremas de la Península Ibérica (Galicia y Andalucía) se encontraron también puestas agrupadas (Pleguezuelos *et al.*, 2004), así como en *Zootoca vivipara* de Asturias (Braña, 1986).

En general, la nidificación comunal ha sido descrita en reptiles en situaciones de alta densidad, por hembras atraídas por huevos ya puestos, por una elevada afinidad social intraespecífica o por la falta de sitios de nidificación adecuados (ver revisión bibliográfica en Pleguezuelos *et al.*, 2004). En los casos aquí estudiados, la cuarta posibilidad parece la que mejor se ajusta.

3. Ciclos reproductores – estacionalidad de la reproducción

La distribución en el tiempo de los eventos reproductores bajo las restricciones ambientales debidas a la estacionalidad (es decir, la selección de los períodos anuales más favorables para la espermatogénesis, vitelogénesis, apareamientos, gestación, puestas, incubación y nacimientos), es uno de los sucesos más críticos de la biología de los saurios (James & Shine, 1985; Carretero, 2006). La Península Ibérica, aunque plenamente incluida dentro de las zonas templadas de la tierra, posee una gran diversidad climática, así como un rango de latitudes y altitudes también muy amplio, además de otros factores, como el grado de continentalidad (mayor o menor proximidad de la costa). Todos ellos condicionan

en gran medida la estacionalidad de la reproducción y los ciclos reproductores de las diferentes especies de saurios, e incluso los de las poblaciones de una misma especie que viven sometidas a diferentes condicionantes climáticos y altitudinales. Por lo tanto, aunque en líneas generales los ciclos reproductores de las especies ibéricas de saurios son estacionales, existe una marcada variabilidad, tanto interespecífica como intraespecífica, en relación a la latitud, la altitud y al grado de continentalidad.

Del mismo modo, se ha comprobado que existe variabilidad en la fenología reproductora entre diferentes años, relacionado principalmente con la climatología, es decir, con el número de días en que se dan condiciones favorables para la actividad de los reptiles. El ambiente térmico de cada año, así como su régimen de precipitaciones, van a influir directamente en el número de horas que pueden desarrollar actividad los individuos de las diferentes especies, así como en la disponibilidad trófica.

Las condiciones climáticas favorables para la reproducción de los saurios pueden variar según la zona geográfica considerada. Así, por ejemplo, un gran número de estudios sobre la ecología reproductora de saurios han sido realizados en zonas desérticas, tropicales o subtropicales del Planeta. En todos ellos se destaca que los años o los períodos lluviosos son los más favorables; por ejemplo, en *Mabuya* en África (Patterson, 1991), en *Sceloporus* en Arizona, USA (Smith *et al.*, 1995), en *Microlophus* en las Islas Galápagos (Jordan & Snell, 2002), etc. En estas zonas, más o menos áridas, un incremento de las precipitaciones supone una mayor disponibilidad de alimento. Sin embargo, en las zonas del norte ibérico de clima Atlántico, pertenecientes a la región Eurosiberiana, los años lluviosos son los más desfavorables, ya que al reducirse el número de horas de actividad por los días cubiertos, disminuye el tiempo dedicado a

la alimentación y a la termorregulación y, por ello, es menor la acumulación de reservas para la reproducción (por ejemplo, en *Podarcis bocagei* en Galicia: Galán, 1997, 1999).

En los ciclos reproductores de los machos, el tipo de espermatogénesis está adaptado a las condiciones climáticas y a las condiciones generales de reproducción (fenología reproductora de las hembras, ciclos de recursos, reservas, etc.). Este proceso de diferenciación celular se produce generalmente cuando las temperaturas ambientales superan los 20°C (Schleich *et al.*, 1996), por lo que en nuestras zonas templadas tiene lugar una diapausa invernal. En función de en qué fase de la maduración de los espermatozoides se produce esta pausa invernal, se diferencian tres tipos principales de espermatogénesis (Saint-Girons, 1963): (i) Postnupcial o estival: la producción de esperma comienza después del período reproductor y termina antes del invierno (característico de muchos ofidios y quelonios). (ii) Prenupcial: la fase de multiplicación se produce en otoño y la de maduración en primavera, antes del período reproductor. Los reptiles de este ciclo producen esperma antes o durante la estación reproductora. (iii) Tipo mixto (prenupcial + postnupcial): la pausa invernal interrumpe la maduración de los espermatozoides, que concluye en la primavera siguiente (Saint-Girons, 1963; Licht, 1984; Carretero, 2006). La mayor parte de los saurios ibéricos pertenecen al tipo mixto, aunque también hay especies del tipo prenupcial, como *Acanthodactylus erythrurus* (Castilla *et al.*, 1992). Sin embargo, esta clasificación supone una simplificación excesiva, ya que la fase final de la espermatogénesis puede ser altamente variable entre especies (Carretero, 2006; Carretero *et al.*, 2006). Según recientes investigaciones, una población de *Podarcis muralis* introducida en Ohio (USA) muestra una espermatogénesis prenupcial (Gribbins & Gist, 2003), mientras que la descrita

para las poblaciones europeas es de tipo mixto (Saint Girons & Duguy, 1970). En otra especie ibérica, *Tarentola mauritanica*, el ciclo espermatogénico es potencialmente continuo a lo largo de todo el año (Angelini *et al.*, 1983).

El ciclo reproductor de las hembras depende de las reservas grasas acumuladas, que son invertidas en la vitelogénesis (p. ej., Fitch, 1970; Derickson, 1976; Braña, 1983; Galán, 1996c; Roig *et al.*, 2000). En las especies ibéricas, la gran mayoría se reproduce anualmente (ver apartado "Frecuencia de la puesta") y, dentro de éstas, se pueden diferenciar a grandes rasgos a las de ciclo monoestro (una sola puesta anual) de las de ciclo poliestro (más de una puesta anual) (Figura 7). En el primer caso, se da en las hembras un período de vitelogénesis primaveral tras el que se produce la ovulación, la fecundación y la puesta. Tras ella tiene lugar la incubación de los huevos a lo largo del verano, produciéndose las eclosiones al final de éste. Las especies vivíparas presentan un ciclo muy similar, en el que se sustituye el período de incubación externa de los huevos por el de gestación (por ejemplo, en *Chalcides striatus* y *C. bedriagai*). Las especies poliestras presentan varios períodos de vitelogénesis, ovulación, fecundación y puesta a lo largo de la estación reproductora. En ellas, las primeras puestas suelen tener lugar en abril o mayo (a veces en marzo en zonas meridionales) y, a intervalos de aproximadamente un mes, otras puestas sucesivas, hasta la última en el mes de julio (en algunas poblaciones insulares se pueden prolongar hasta agosto) (Figura 7).

Ambos ciclos pueden darse en una misma especie, dependiendo de las condiciones ambientales y demográficas. Las hembras pueden realizar una o más puestas en función del nivel de reservas, la capacidad de captación de recursos y la posición en el compromiso ("trade-off") entre crecimiento y reproducción.

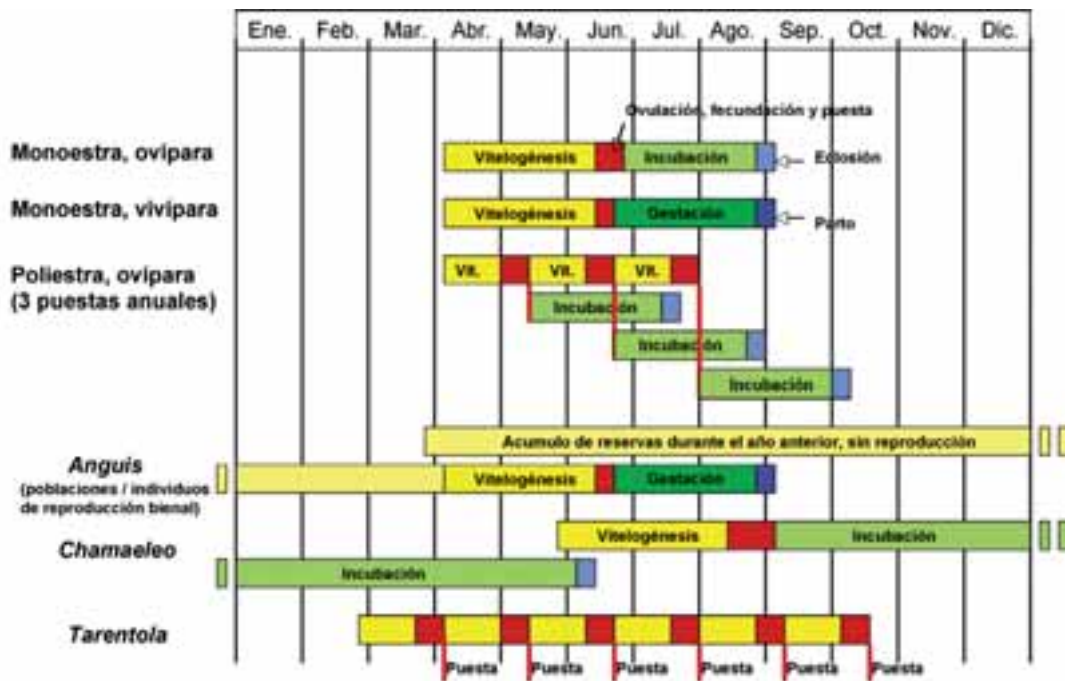


Figura 7. Representación esquemática de diferentes tipos de ciclos reproductores de los saurios ibéricos (véase texto). Dibujo: Pedro Galán.

Así, aunque lo habitual es que las poblaciones de montaña realicen una sola puesta y las de baja altitud dos o más (por ejemplo, en *Iberolacerta monticola*; Braña *et al.*, 1990; Rúa & Galán, 2003), un año particularmente favorable, las hembras podrían hacer dos puestas en montaña y lo contrario en zonas bajas. De igual modo, dentro de una misma población puede darse esta variabilidad; así, las hembras con menos reservas y mayor inversión en crecimiento (las más jóvenes) suelen realizar una sola puesta, mientras que las que tienen más reservas y menor inversión en crecimiento, pueden realizar varias (hasta tres puestas en *Podarcis bocagei* y *P. hispanica*; Galán, 1997, 2003b).

En la fauna ibérica, las variaciones sobre este modelo básico, que es común en la mayor parte de los lacértidos y escíncidos, se da en

algunos gecónidos como en *Tarentola*, donde las puestas anuales pueden ser hasta de siete al año, extendiéndose desde principios de la primavera hasta principios del otoño. En el extremo opuesto, *Chamaeleo chamaeleon* presenta un ciclo monoestro muy desplazado hacia el final del verano, produciéndose las puestas en septiembre, por lo que los huevos pasan todo el invierno y la siguiente primavera enterrados en los nidos, no eclosionando hasta el año siguiente (Figura 7). Finalmente, algunas hembras de *Anguis fragilis* presentan una reproducción bienal, de manera que se reproducen cada dos años, acumulando reservas grasas durante el primero, que son utilizadas al año siguiente, cuando se produce la vitelogenénesis, la fecundación, la gestación y los partos. Esta última estrategia es muy común en ofidios vivíparos, como *Vipera seoanei*.

Estrategia reproductora de las hembras.

Aunque la adquisición de la energía para la reproducción y su forma de distribución cubre un amplio continuo, se suele abordar la estrategia reproductora de los reptiles en términos de una dicotomía entre “capital breeding” (la energía para la reproducción proviene de reservas previamente almacenadas) e “income breeding” (la energía para la reproducción proviene del alimento consumido durante la estación reproductora) (Jönsson, 1997; Bonnet *et al.*, 1998, 2001). Ambos tipos de estrategia de reparto de recursos está asociada a costes y beneficios. El almacenamiento de energía a largo plazo puede permitir a los “capital breeders” enfrentarse a ambientes impredecibles o con baja disponibilidad de alimento (Calow, 1979; Santos & Llorente, 2004), mientras que los “income breeders” pueden incrementar su producción reproductora más rápidamente en respuesta a un incremento temporal de alimento (Jönsson, 1997). Debido a que la particular fisiología de los animales ectotermos (como son los reptiles) facilita el almacenamiento a largo plazo de la energía y a menudo se dan tasas bajas de alimentación, el punto de vista tradicional sugiere que el *capital breeding* puede ser más eficiente energéticamente que el *income breeding* en ectotermos (Bonnet *et al.*, 1998). De manera consistente con esta idea, las reservas de energía almacenada, por ejemplo, en los cuerpos grasos ventrales, son utilizadas como combustible para la reproducción en muchas especies de animales ectotermos, incluyendo los saurios y otros Squamata (Doughty & Shine, 1997; Madsen & Shine, 1999). Sin embargo, estas dos estrategias pueden darse juntas en una misma especie e incluso dentro de un mismo individuo. Las hembras de numerosas especies de saurios pueden cambiar estacionalmente estas dos estrategias, de manera que en la primera puesta del año actúan como “capital breedig” (utilizan para formar esa puesta

las reservas que han acumulado el año anterior, que han guardado en los “paquetes” de grasa abdominal que se invierten casi íntegramente en la vitelogénesis), mientras que en la segunda o sucesivas puestas del mismo año actúan como “income breeding” (utilizando para la vitelogénesis los nutrientes que consumen durante ese mismo período). Esto ha sido probado en tres especies de lacértidos del norte ibérico: *Iberolacerta monticola*, *Podarcis bocagei* y *P. muralis* (Braña *et al.*, 1992).

En algunas especies que pueden realizar varias puestas durante un mismo año, se ha comprobado una disminución estacional del tamaño de la puesta, que ha sido interpretado según este cambio de estrategia en la adquisición de la energía necesaria para la reproducción (Ji & Braña, 2000).

Recientes estudios realizados con saurios no ibéricos (*Amphibolurus*) revelaron que las hembras utilizan tanto las reservas de energía internas como el alimento recién consumido para la reproducción y que, además, este patrón no cambió estacionalmente entre las primeras y segundas puestas anuales (Warner *et al.*, 2008). Curiosamente, estos autores demostraron que los lípidos de los huevos derivaron principalmente de las reservas anteriores (*capital*), mientras que las proteínas de los huevos derivaron tanto de las reservas anteriores (*capital*) como de las recién adquiridas (*income*), lo que parece demostrar que la estrategia de reparto de energía para la reproducción puede diferir entre los diferentes componentes de los huevos (Warner *et al.*, 2008).

Variabilidad reproductora entre hembras de la población. Es preciso destacar que el modelo general de una reproducción continua a lo largo del período reproductor, con fases sucesivas de ovulación y puesta en especies poliestras, es válido solamente al nivel del conjunto de la pobla-

ción. A un nivel individual existe una elevada variabilidad. Por ejemplo, a igual tamaño corporal y edad, las hembras con mayores reservas lipídicas en sus cuerpos grasos ventrales comienzan antes la reproducción y pueden realizar varias puestas. Si además hay diferencias en tamaño corporal o edad entre diferentes hembras, la variabilidad en el inicio de la puesta, las características de éstas y la frecuencia de puesta puede ser muy elevada. Así, las hembras de dos años de *Podarcis bocagei* suelen realizar una única puesta anual, de pocos huevos, mientras que las mayores, de 4 ó 5 años, pueden realizar hasta tres puestas, cada una con un superior número de huevos (Galán, 1997, 1999).

La variación entre diferentes hembras en la cronología de la reproducción es una dimensión crucial en las diferentes estrategias reproductoras entre individuos, con consecuencias muy importantes en la eficacia biológica, relacionadas con la "calidad" de las hembras. Así, podemos considerar como hembras "en mejor estado" dentro de la población las de mayor tamaño corporal a igual edad (han tenido mayores tasas de crecimiento el año anterior, o los años anteriores) y las de mayor índice de condición corporal (tienen mayores niveles de reservas acumuladas). Estas hembras "en mejor estado" realizan la puesta o el parto antes en el período reproductor, tienen un mayor tamaño de la puesta o camada, pueden repetir más veces la puesta, poseen un mayor éxito de eclosión o parto y sus crías tienen mayores tasas de supervivencia anuales (Olsson & Shine, 1997a; Galán, 1997, 1999; Warner & Shine, 2007).

Momento de eclosión. El momento en que se produce la eclosión de los juveniles puede ser determinante del éxito de la reproducción. En líneas generales, nacer pronto, dentro del ciclo anual, puede ser especialmente ventajoso en las regiones de clima templado si el tiempo disponi-

ble para el crecimiento de los juveniles antes del invierno es limitado (Olsson & Shine, 1997a; Galán, 1999, 2004). Sin embargo, nacer demasiado pronto puede ocasionar dificultades a los neonatos, debido a la escasez de alimento durante el verano, por la sequía que caracteriza este período en los climas de tipo Mediterráneo, predominantes en la Península Ibérica (Iraeta *et al.*, 2006).

En una población gallega de *Podarcis bocagei*, las tasas de mortalidad de los juveniles nacidos de las últimas puestas del año (efectuadas en julio y eclosionadas en septiembre) fueron significativamente mayores durante su primer año de vida que las de los juveniles provenientes de las primeras puestas anuales (efectuadas en mayo y eclosionadas en julio). Estos últimos alcanzaban su primer invierno con una talla mucho mayor y con unas reservas grasas muy superiores (Galán, 1999 e inédito).

4. Madurez sexual: edad de la primera reproducción

La edad y el tamaño en que tiene lugar la primera reproducción son características muy importantes en la estrategia vital de un organismo. Ambas pueden ejercer una influencia muy marcada en la demografía de las poblaciones de saurios (Tinkle *et al.*, 1970; Heulin, 1985; Dunham *et al.*, 1988). En términos generales se puede decir que existen dos estrategias de maduración en los reptiles: madurez temprana frente a madurez tardía. Cada una de ellas, presumiblemente, refleja las presiones de la selección natural bajo determinadas condiciones ambientales (James, 1991; Bauwens & Díaz-Uriarte, 1997; Bauwens, 1999). Un determinado individuo podría dejar más descendientes si alcanza la madurez sexual más rápidamente que otro individuo de su población. Sin embargo, esta ventaja sólo se mantendrá si no se produce una reducción en el futuro éxito reproductor como resultado de esta precoz adquisición de la

madurez. Por ello, en muchos casos, una adquisición tardía de la madurez puede resultar más ventajosa si este retraso es compensado por tamaños de puesta superiores (dado que alcanza la madurez con una talla corporal mayor) y unas mayores tasas de supervivencia juvenil y adulta (Tinkle *et al.*, 1970; Galán, 1996a, 1999; Bauwens, 1999).

La adquisición de la madurez sexual en los saurios, como en la mayor parte de los reptiles, está asociada a alcanzar una talla mínima corporal y no una edad mínima. Dado que el crecimiento de los saurios está directamente relacionado con las condiciones ambientales (temperatura, número de días en que es posible la actividad al año, disponibilidad trófica), se puede dar una amplia variabilidad entre poblaciones de una misma especie (Heulin, 1985; Bauwens & Verheyen, 1987; Mateo & Castanet, 1994) así como entre diferentes años en una misma población (Bauwens & Verheyen, 1987; Heulin *et al.*, 1994). En una población del lacértido *Podarcis bocagei* de A Coruña, observamos también una cierta variabilidad interindividual y estacional en este tamaño mínimo, el cual disminuía de marzo a julio, conforme el período reproductor avanzaba (Galán, 1996a). Entre distintos individuos, la adquisición de esta madurez varió entre uno y dos años de edad. Algo menos de la mitad de los ejemplares de una cohorte dada alcanzaron la madurez y se reprodujeron con una edad de 11-12 meses, mientras que el resto de los individuos no alcanzó la madurez hasta los dos años de vida (Galán, 1996a). Se pudo comprobar que los individuos jóvenes que maduraban con sólo un año de edad, eran aquellos que provenían de las primeras puestas efectuadas el año precedente, nacidos mayoritariamente en julio. Los que nacían más tardíamente (en agosto y septiembre), maduraban a los dos años de edad (Galán, 1996a). Este patrón parece ser común en muchas especies de saurios, como en otras *Podarcis* además de

P. bocagei (*P. hispanica*: 1 ó 2 años de edad; Galán, 2003b), *Iberolacerta monticola* (2 ó 3 años, Rúa & Galán, 2003), *Gallotia galloti* (2 ó 3 años, Castanet & Báez, 1988), *Chalcides bedriagai* (2 ó 3 años, Galán, 2003a), *Iberolacerta aurelioi* (4 ó 5 años, Arribas & Galán, 2005), *Gallotia stehlini* (4 ó 5 años, Castanet & Báez, 1991).

También es un hecho frecuente (aunque no generalizado) el que cada sexo madure a una edad diferente. Así, por ejemplo, los machos de *Lacerta schreiberi* maduran con dos años de edad, mientras que las hembras lo hacen con tres (Marco, 1995), unas edades similares a las de las poblaciones ibéricas de *Anguis fragilis* (Ferreiro & Galán, 2004), aunque en otras de las islas Británicas, estas edades se prolongan a los 3-4 años en los machos y 4-5 en las hembras (Platenberg, 1999). En otras muchas especies, sin embargo, ambos sexos maduran a una misma edad, aunque no necesariamente con un mismo tamaño, variando en este caso las tasas de crecimiento entre sexos (Galán, 1996a).

En general, las especies con maduración más precoz son las de menor tamaño corporal. Así, *Psammotromus hispanicus* (el menor lacértido ibérico) puede alcanzar la talla de madurez a los tres meses de vida, reproduciéndose al año siguiente, con sólo 8-9 meses de edad (Pascual González & Pérez-Mellado, 1989; Carretero & Llorente, 1991). En el otro extremo se encuentran las especies de mayor tamaño, como *Timon lepidus* (con 3 ó 4 años de edad, Mateo & Castanet, 1994) o *Gallotia stehlini* (con 4 ó 5 años, Castanet & Báez, 1991). Sin embargo, las especies (o poblaciones) que viven a grandes altitudes son una excepción a este patrón. Por ejemplo, *Iberolacerta aurelioi*, de pequeño tamaño, pero que vive por encima de los 2000 m en el Pirineo, tarda 4 ó 5 años en alcanzar la madurez (Arribas & Galán, 2005). Esto se debe al limitado período de actividad anual en estas zonas elevadas, que se traducen en un cre-

cimiento anual muy restringido, que retrasa considerablemente la edad a que se adquiere la talla mínima de madurez.

La edad de madurez y la longevidad total se encuentran correlacionadas, tanto a nivel de especie como de población (Olsson & Shine, 2002). En los ejemplos anteriores, *Psammodromus hispanicus* que se reproduce a los 8-9 meses de edad, suele tener una longevidad media inferior al año (Pascual González & Pérez-Mellado, 1989; Carretero & Llorente, 1991), mientras que, en el otro extremo, *Timon lepidus* o *Gallotia stehlini* pueden alcanzar los 11 años en libertad (Castilla & Castanet, 1986; Castanet & Báez, 1991). En este caso también se cumple el retraso de las poblaciones que viven a grandes altitudes: *Iberolacerta aranica*, del tamaño de un pequeño *Podarcis* (que habitualmente no sobrepasan los 5-6 años de edad en zonas de baja altitud, Galán, 1999), puede alcanzar los 14 años de longevidad (Arribas, 2007).

5. Cantidad y calidad de los descendientes producidos

Tamaño de la puesta. Se han publicado un gran número de trabajos sobre el tamaño de la puesta (o camada en las especies vivíparas) de saurios, que van desde datos meramente anecdóticos hasta estudios detallados que documentan su variabilidad individual y temporal en poblaciones con individuos marcados. En los grupos que existen en la Península Ibérica, este tamaño se suele considerar fijo (entre 1 y 2 huevos, generalmente esta segunda cantidad) en las familias Gekkonidae y Blaniidae y variable (entre 2 -raramente 1- y 35 -raramente 40) en el resto de las familias (ver revisión bibliográfica en Bauwens & Díaz-Uriarte, 1997; Salvador, 1998 y Carrascal & Salvador, 2009). Sin embargo, la escasa información que se posee sobre las poblaciones ibéricas de salamangas y culebrillas ciegas parece indicar que incluso estos grupos tienen también un tamaño

variable de la puesta, aunque muy restringido: entre 1 y 3 huevos en *Blanus cinereus* (Gil *et al.*, 1994) y entre 1 y 2 en *Hemidactylus turcicus* y *Tarentola mauritanica* (González de la Vega, 1988), así como en las *Tarentola* macaronésicas (Salvador, 2007; Salvador & Brown, 2007) (Figura 8).

Hay que destacar que en la isla de Alborán ha sido citada la presencia de una especie de gecónido norteafricano, *Saurodactylus mauritanicus* (Mateo, 2002), que aporta un aspecto inédito en la reproducción de la herpetofauna española: la miniaturización (Vences *et al.*, 2004), es decir, la puesta de huevos extremadamente pequeños y únicos (esta especie pone un solo huevo globular de 5 mm de diámetro), en combinación con una elevada frecuencia de puestas (hasta 8 al año). Este tipo de reproducción se da en especies que son, a su vez, muy pequeñas (menos de 30 mm de longitud hocico-cloaca en esta especie).

El patrón general que surge de los estudios realizados en especies con un número de huevos variable, es que el tamaño de la puesta se incrementa con el de la madre, tanto dentro de una misma población como entre diferentes especies (Dunham *et al.*, 1988; Bauwens & Díaz-Uriarte, 1997; Bauwens, 1999). Sin embargo, en las especies de menor talla, con tamaños de puesta reducidos, esta relación no está tan clara o no se da. Por ejemplo, en los lacértidos *Psammodromus hispanicus* (Pascual González & Pérez-Mellado, 1989; Carretero & Llorente, 1991; Pérez-Quintero, 1996) o en algunas poblaciones de *Podarcis hispanica* (Braña *et al.*, 1991; Braña, 1996).

La especie de saurio de la Península Ibérica que posee un mayor tamaño de puesta es *Chamaeleo chamaeleon*, que llega a poner hasta 35 huevos (se han citado hasta 40 en otras poblaciones) (Díaz-Paniagua *et al.*, 2002; Díaz-Paniagua & Cuadrado, 2003). En los lacértidos, las especies de mayor tamaño tienen puestas más numerosas (medias de hasta 17 huevos en *Timon lepidus*,



Foto Pedro Galán

Figura 8. Los gecónidos, a diferencia del resto de los saurios, ponen huevos de cáscara rígida calcificada y tienen generalmente un tamaño de la puesta muy bajo (de 1 a 2 huevos). *Tarentola boettgeri* que acaba de poner un huevo y aún se le aprecia otro en su interior. Maspalomas, Gran Canaria.

15 en *Lacerta schreiberi* o 13 en *Lacerta bilineata*) (Figura 9) y las menores, de sólo 1 a 4 huevos (pequeñas *Podarcis*, *Algyroides*, *Scelarcis*, etc.) (véase revisión bibliográfica en Salvador, 1998 y en Carrascal & Salvador, 2009).

Frecuencia de la puesta. La reproducción es anual en la mayoría de las especies de saurios ibéricos, con determinadas excepciones en las especies de vida fundamentalmente hipogea, como Blanidae y Anguidae, en las que, en función de las reservas almacenadas por la hembra, puede ser bienal o irregular. Sin embargo, según los datos obtenidos en poblaciones de *Anguis fragilis* de Galicia, la mayoría de las hembras pueden reproducirse anualmente, al menos en períodos favorables. En contraste con esto, en la mayor parte de las poblaciones europeas que se han estudiado, las hembras adultas no suelen reproducirse cada año. El ciclo es normalmente bienal en Gran Bretaña (Patterson, 1983; Smith, 1990; Platenberg, 1999). En Holanda, el porcentaje de hembras grávidas varía entre el 31% y el 81% en diferentes años (Stumpel, 1985). En Asturias, Braña (1983) indica un porcentaje del 65% de hembras grávidas en el período repro-

ductor. En A Coruña, por el contrario, el 89% de las hembras se reprodujeron anualmente, por lo que en estas poblaciones (que viven en zonas costeras templadas y húmedas) predomina el ciclo reproductor anual en las hembras (Ferreiro & Galán, 2004). Dentro de una misma población de *Anguis*, la frecuencia de la reproducción depende principalmente del tamaño corporal (las hembras más grandes se reproducen con mayor frecuencia que las más pequeñas) y de las condiciones ambientales (Ferreiro & Galán, 2004).



Foto Pedro Galán

Figura 9. Los grandes lacértidos ponen un elevado número de huevos por puesta, aunque de tamaño proporcionalmente pequeño. *Lacerta schreiberi*. Baldaio, A Coruña.

En las otras especies de saurios ibéricos vivíparos (*Chalcides striatus* y *C. bedriagai*) las hembras adultas realizan un parto anual (Galán, 2003a, 2003c; Serantes, 2003).

En poblaciones de especies potencialmente poliestras, la frecuencia de la puesta en un mismo período reproductor está relacionada principalmente con la edad y el tamaño de la hembra (Bauwens & Verheyen, 1987; Galán, 1997) y con la duración del período de oviposición (Braña, 1983; Braña *et al.*, 1990; Galán, 1991, 1997). Las hembras de mayor tamaño, que inician la actividad reproductora más pronto, pueden realizar dos o más puestas anuales (Braña *et al.*, 1990; Galán, 1997), mientras que los ejemplares más pequeños suelen retrasar la reproducción hasta que la estación ya está avanzada y realizan una única puesta anual (Braña, 1983; Galán, 1996a, 1997). Así, en poblaciones gallegas de baja altitud de *Iberolacerta monticola*, potencialmente diéstricas, sólo el 39% de las hembras realizó dos puestas en la temporada y estas fueron de mayor edad (más de 3 años) y significativamente más grandes que el 61% restante, que sólo efectuó una puesta (Rúa & Galán, 2003). En poblaciones de alta montaña asturianas y portuguesas de esta misma especie, la práctica totalidad de las hembras realizan una única puesta anual (Braña *et al.*, 1990; Moreira *et al.*, 1999), al igual que sucede con la especie altimontana *Iberolacerta cyreni* en el Guadarrama (Elvira & Vigal, 1985) o en las tres especies del género *Iberolacerta* pirenaicas (Arribas & Galán, 2005). Este hecho se debe a la menor duración del período anual de actividad y reproductor debido a las restrictivas condiciones climáticas de la alta montaña.

La frecuencia anual de la puesta también varía en función de la climatología de cada año. En *Podarcis bocagei*, especie potencialmente poliestra (hasta tres puestas anuales), sólo el 5.6% de las hembras adultas reptieron tres veces

la puesta en el año 1990, relativamente lluvioso, mientras que esta proporción ascendió al 11.4% en año 1991, con mejores condiciones climatológicas (Galán, 1997, 1999).

Dentro de una misma población, el tamaño de las hembras es el mayor determinante de la inversión reproductora: las más grandes son las que poseen una mayor fecundidad anual al realizar más puestas por año y estar formadas éstas por un mayor número de huevos que las de las más pequeñas. Sin embargo, en estudios comparados entre diferentes especies de lacértidos, se ha observado que la frecuencia de la puesta es la única variable reproductora que no se ve influida por el tamaño de la hembra, la cual condiciona todas las restantes características reproductoras (Bauwens & Díaz-Uriarte, 1997; Amat, 2008).

Peso relativo de la puesta. El peso relativo de la puesta, PRP (índice resultante de dividir el peso de la puesta o camada por el peso de la hembra sin los huevos) es una medida muy utilizada para medir el “esfuerzo reproductor” en los reptiles (realmente, medir la “inversión instantánea de la hembra en la presente reproducción”, Pianka & Vitt, 2003), a pesar de que se trata de una estimación parcial del mismo (Vitt & Congdon, 1978; Vitt & Price, 1982). Se ha indicado que este índice está en función de la forma del cuerpo y de la ecología general de la especie en cuestión, con valores bajos (inferiores a 0.33) en especies de morfotipo grácil y estrategia de escape basada en la velocidad y de “búsqueda activa” en la alimentación, y valores altos (mayores de 0.34) en especies de morfotipo robusto, con conducta críptica y comportamiento de “sentarse y esperar” (“sit and wait”) en la caza (Vitt & Congdon, 1978).

Este modelo no se ajusta bien a las especies de saurios ibéricas, pues algunas poseen valores que se solapan claramente entre estas dos categorías, como por ejemplo, *Podarcis muralis* (entre

0.24 y 0.47; Braña *et al.*, 1991; Braña, 1993; Ji & Braña, 2000). En este lacértido se ha descrito un cambio en la estrategia de huida ante los depredadores cuando las hembras están grávidas y disminuye su velocidad de carrera, reduciendo su patrón de actividad (Braña, 1993).

Otras especies de lacértidos poseen valores de PRP muy altos, como las lagartijas serranas (*Iberolacerta monticola* o *I. aranica*, con valores medios de 0.54 y 0.56 respectivamente; Rúa & Galán, 2003; Arribas & Galán, 2005), siendo los mayores de todos, los de *Zootoca vivipara*, que puede alcanzar hasta 0.81 (Bauwens & Thoen, 1981; Bauwens *et al.*, 1986) o incluso 1.02 (Pilorge *et al.*, 1983) (valores medios de 0.43 a 0.84 en poblaciones ibéricas, Braña, 1986; Galán, inédito) (Figura 1).

Las especies vivíparas de saurios ibéricos poseen valores relativamente bajos, como 0.28 en *Anguis fragilis* (Ferreiro & Galán, 2004) y 0.24-0.28 en *Chalcides striatus* y *C. bedriagai* (Galán, 2003a, 2003c, Serantes, 2003). Los valores más bajos de todos se encontrarían, dentro de los saurios de nuestra fauna, en los gecónidos, lo que se correspondería con un elevado número de puestas anuales (Shine, 1992).

Variabilidad en las características reproductoras entre poblaciones de una misma especie. En las especies de saurios ampliamente repartidas por la mayor parte de la Península Ibérica pueden darse importantes diferencias en las características reproductoras entre poblaciones que ocupan áreas de climatología contrastada. Un buen ejemplo de esta variabilidad en las estrategias reproductoras dentro de una misma especie es la existencia en *Timon lepidus* de al menos tres diferentes (Mateo & Castanet, 1994): (1º) Poblaciones del centro, sur, suroeste y noroeste de la Península Ibérica (subespecie nominal): hembras adultas de gran tamaño, de madurez sexual tardía (32 meses) y una única

puesta al año, que les supone un gran esfuerzo reproductor. (2º) Poblaciones de la costa noroccidental ibérica (subespecie *T. l. ibericus*): hembras adultas pequeñas, de madurez sexual temprana (21 meses), también con un única puesta al año, de huevos pequeños, pero con un elevado esfuerzo reproductor. (3º) Poblaciones del este y sureste ibérico (subespecie *T. l. nevadensis*): hembras adultas de gran tamaño, que pueden realizar más de una puesta al año (dos en años favorables), pero con un reducido esfuerzo reproductor en cada una de ellas (Castilla & Mateo, 1987; Castilla & Bauwens, 1989; Mateo & Castanet, 1994). En todos estos casos, las diferencias ambientales afectarían al crecimiento y a través de éste, a la edad y tamaño de maduración; en consecuencia, las hembras que maduran más tarde y con mayor tamaño tendrían mayor inversión reproductora que las más precoces (Stearns & Koella, 1986), de forma similar a lo que ocurre entre individuos de la misma población, ya comentado más atrás.

6. Covariación entre las características reproductoras

Tamaño y número de huevos y neonatos.

Un principio fundamental en la teoría de las estrategias vitales es el compromiso (“trade-off”) existente entre el número de huevos producido y su tamaño, ya que una cantidad limitada de energía destinada a la reproducción puede ser repartida en unos pocos huevos de gran tamaño o muchos huevos pequeños. Existe, por lo tanto, una correlación negativa entre el tamaño del huevo y el tamaño de la puesta (Sinervo & Licht, 1991; Sinervo, 1994; Bauwens, 1999; Amat, 2008).

La importancia de los “compromisos” (“trade-offs”) y las “limitaciones” (“constraints”) físicas y energéticas en estos aspectos (tamaño y número de huevos) es obvia. Un viejo debate sobre la biología de los reptiles se refiere a los

principales determinantes del “rendimiento reproductor”. Si el tamaño de la puesta y el de las crías se relacionan con el tamaño de la madre y las dos primeras variables también se encuentran relacionadas entre sí ¿cuáles son los factores causales y limitantes de estas relaciones?

Para intentar contestar a esta pregunta, se han planteado dos hipótesis generales:

1º. Factores energéticos limitados: reparto de la energía disponible entre el mantenimiento, el crecimiento y la reproducción. El límite superior de la inversión reproductora lo marca la disponibilidad de recursos, que varía en relación a la disponibilidad de alimento. Es, pues, una cuestión de recursos y se puede dar una importante variación intraespecífica (Ballinger, 1983; James & Whitford, 1994).

2º. Factores físicos limitantes: el espacio disponible para los huevos en la cavidad abdominal de la hembra es la que marca el límite superior de la inversión reproductora. Es, por lo tanto, una cuestión de espacio y se da en este caso una gran variación interespecífica (Vitt & Congdon, 1978; Shine, 1992).

James & Whitford (1994) y Olsson & Shine (1997b) opinan que los recursos (disponibilidad trófica) parecen ser los responsables de diferencias entre distintas hembras de la misma población en rendimiento reproductor, pero con un máximo marcado por limitaciones físicas del volumen abdominal.

Dentro de los estudios comparados de las estrategias reproductoras de los saurios, destaca el análisis multivariante realizado por Bauwens & Díaz-Uriarte (1997) para los Lacertidae. Este análisis establece para este grupo de saurios un eje unidimensional de las estrategias vitales, con dos extremos, ordenando a las especies en función de su tamaño.

Los análisis realizados por estos autores demuestran una estrecha covariación entre las

diferentes características reproductoras, que, con excepción de la frecuencia de la puesta, se correlacionaron positiva y significativamente con el tamaño medio del cuerpo de las hembras adultas (ver también Amat, 2008). Por lo tanto, las especies de tamaño grande son más longevas, maduran más tarde y con mayor talla, y ponen más huevos por puesta que las más pequeñas. Sin embargo, el número de puestas anuales es menor. Con el tamaño de los huevos y de las crías se da una relación interesante: aunque este tamaño es mayor en términos absolutos en las especies grandes, sin embargo, resulta proporcionalmente menor que en las especies de pequeño tamaño corporal (Figura 10). Bauwens & Díaz-Uriarte (1997) y Bauwens (1999) señalan, a este respecto, que las tres especies de lacértidos de menor tamaño de su estudio, nacen con un tamaño corporal (longitud hocico-cloaca) que es, como media, el 44% del tamaño medio del adulto. Sin embargo, el tamaño de los neonatos de las tres especies mayores fue sólo el 29% del tamaño adulto.

La relación entre el tamaño de la puesta y la talla corporal de la madre es alométrica, lo que indica que el número de huevos se incrementa desproporcionadamente con el tamaño de la hembra. Así, las especies grandes de lacértidos ponen más huevos que las especies pequeñas tanto en términos relativos como absolutos. Por lo tanto, el cambio fundamental que se produce en relación a las diferencias de tamaño entre especies, no es la cantidad relativa de energía invertida en la reproducción, sino el reparto que se hace de esta inversión entre crías poco numerosas pero relativamente grandes (las especies pequeñas, “lagartijas”) o bien, entre crías más numerosas pero relativamente pequeñas (las especies grandes, “lagartos”) (Bauwens & Díaz-Uriarte, 1997; Bauwens, 1999) (Figura 10).

Los saurios ovíparos de pequeño tamaño corporal (las “lagartijas”), que poseen reducidos

tamaños de puesta, cuando disponen de un mayor acopio de reservas para la reproducción y/o las hembras de mayor talla de la población, tienden a incrementar el tamaño de cada huevo que ponen más que el número total de huevos puestos, resultado de ello una relación positiva y significativa entre el tamaño (y peso) del huevo y la talla de la madre. Sin embargo, los saurios de gran tamaño (los “lagartos”), en similares circunstancias, tienden a incrementar el número de huevos puestos y no su tamaño (Frankenberg & Werner, 1992; Marco *et al.*, 1994). Pero en algunas especies, ambas características (el tamaño del huevo y el número de huevos puestos) se correlacionan positivamente con la talla corporal de la madre. Este último caso ha sido descrito en poblaciones gallegas de *Podarcis bocagei* (Galán, 1997, 1999) y de *Iberolacerta monticola* (Rúa & Galán, 2003). Especialmente esta última especie, a pesar de ser una “lagartija” por su talla, parece adoptar una estrategia similar a la utilizada por las especies grandes de lacértidos (“lagartos”), con grandes tamaños de puesta (más de 10 huevos). En *Anguis fragilis* también se observó este tipo de relación, teniendo las hembras más grandes de la población un mayor número de crías y

un tamaño medio de éstas mayor que las hembras más pequeñas (Ferreiro & Galán, 2004).

Es interesante destacar que, a diferencia de otros grupos zoológicos, el patrón de covariación de las estrategias vitales “r-K” no se cumple en muchos saurios, ya que en ellos se produce una estrecha relación entre una alta tasa de mortalidad adulta con una baja tasa de fecundidad (Bauwens, 1999).

7. Cambios en las características reproductoras en poblaciones insulares

En las poblaciones animales que viven en islas se producen procesos evolutivos diferenciales entre los que se han descrito cambios en el tamaño de la puesta en lagartos (Grant, 1998). Las poblaciones insulares de saurios ponen un número menor de huevos, pero de tamaño muy grande, comparado con los de tierra firme (Kramer, 1946; Case, 1983). Este hecho también se ha confirmado en especies de saurios endémicas de las islas Columbretes (Castilla & Bauwens, 1996, 2000b), Baleares (Carretero *et al.*, 1995; Castilla & Bauwens, 2000a) y Macaronésicas (Rodríguez-Domínguez & Molina-Borja, 1998; Galán & Vicente, 2003). Así, por ejemplo, *Podarcis lilfordi* de la isla

Figura 10. Diferentes tamaños y formas de huevos de lacértidos en el momento de la puesta. De izquierda a derecha: *Teira dugesii* (especie insular), *Podarcis bocagei*, *Iberolacerta monticola*, *Lacerta schreiberi* y *Timon lepidus*.





Figura 11. Puesta de lagartija de Madeira (*Teira dugesii*). Como en otros endemismos insulares, está compuesta por pocos huevos (sólo dos, en este caso), pero de tamaño desproporcionadamente grande.

de Cabrera (Balears, España) o *Teira dugesii* de la de Madeira (Portugal), tienen un tamaño corporal medio de 60-62 mm (longitud hocico-cloca), es decir, muy similar al de los lacértidos continentales *Podarcis bocagei* o *Podarcis muralis* (55-60 mm), sin embargo, su tamaño medio de la puesta es de sólo 2.5 y 2.4 huevos respectivamente (frente a 4.1 y 5.6 en *P. bocagei* y *P. muralis*). Por otro lado, los pesos medios de los huevos en estas especies insulares son de 0.63 y 0.66 gramos respectivamente, frente a 0.26 y 0.27 gramos, es decir, dos veces y media más grandes (Braña *et al.*, 1991; Galán, 1997; Castilla & Bauwens, 2000b; Galán & Vicente, 2003) (Figuras 10 y 11). Este hecho marca una clara tendencia hacia la maximización del tamaño de los neonatos a costa de su número, lo que es común en muchos otros taxones insulares (Grant, 1998). Este drástico cambio demográfico y de la talla de los neonatos en las especies insulares, se encuentra probablemente relacionado con la elevada competencia intraespecífica que existe en estas poblaciones debida a la ausencia (o escasez) de especies depredadoras y competidoras. La selección natural favorece a los neonatos de gran tamaño, que compiten ventajosamente. Como consecuencia de esta selección sobre tamaños grandes de las crías, cada hembra tiene

un bajo número de descendientes (Sinervo & Licht, 1991; Olsson & Shine, 1997b; Svensson & Sinervo, 2000) (Figura 11).

Estos cambios han tenido lugar en especies que llevan aisladas períodos superiores a un millón de años (normalmente de varios millones), presentes en islas generalmente oceánicas y que ya no tienen poblaciones conespecíficas en tierra firme. Sin embargo, en poblaciones de saurios que han permanecido aisladas por períodos de tiempo mucho más cortos, de sólo unos miles de años (durante el Holoceno), que están presentes en islas continentales, estos cambios no se han dado (Galán, 2003b, 2003c). En estas últimas, las poblaciones insulares pertenecen a la misma especie que las de la tierra firme próxima, como por ejemplo, *Podarcis carbonelli* en las Berlengas (Vicente, 1989) o *P. hispanica* en las Cíes (Galán, 2003b). En ellas, las características reproductoras (especialmente el tamaño de la puesta y el de los huevos) no difieren significativamente de las poblaciones continentales conespecíficas de similar tamaño corporal (Galán, 2003a, 2003b). Se ha intentado correlacionar este hecho con la gran diferencia en tiempo de aislamiento, por lo que en estas últimas no se habría producido aún una divergencia evolu-

tiva detectable. Alternativamente, se ha planteado también que las presiones selectivas sobre las características reproductoras podrían haberse mantenido similares a las de tierra firme, por lo que tal cambio no se daría, o bien, que existe una limitación física del tamaño de los huevos, condicionados por la anchu-

ra de la cintura pélvica materna en especies de pequeño tamaño corporal (Galán, 2003b, 2003c).

AGRADECIMIENTOS: Quiero expresar mi agradecimiento al Dr. F. Braña por la revisión crítica realizada del manuscrito y por todas las ideas y conocimientos aportados.

REFERENCIAS

- Amat, F. 2008. Exploring female reproductive tactics: trade-offs between clutch size, egg mass and newborn size in lacertid lizards. *Herpetological Journal*, 18: 147-153.
- Andrews, R.M. 1988. Demographic correlates of variable egg survival for a tropical lizard. *Oecologia*, 76: 376-382.
- Andrews, R.M. 2000. Evolution of viviparity in squamate reptiles (*Sceloporus* spp.): a variant of the cold-climate model. *Journal of Zoology*, London., 250: 243-253.
- Andrews, R.M. 2004. Patterns of embryonic development. 75-102. In: Deeming, D.C. (ed.). *Reptilian Incubation: Environment, Evolution, and Behaviour*. Nottingham University Press. Nottingham.
- Andrews, R.M. & Mathies, T. 2000. Natural history of reptilian development: Constraints on the evolution of viviparity. *BioScience*, 50: 227-238.
- Angelini, F., Ciarcia, G., Picariello, O. & D'Alterio, E. 1983. The annual spermatogenic cycle of *Tarentola mauritanica* L. (Reptilia, Gekkonidae). *Amphibia-Reptilia*, 4: 171-184.
- Arribas, O.J. 2007. *Isòria Naturau e Evolucion dera Cernalba Ananesa*, Iberolacerta aranica. Conselh Generau d'Aran. Huesca.
- Arribas, O.J. 2009. Morphological variability of the Cantabro-Pyrenean populations of *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787) with description of a new subspecies (Squamata: Sauria: Lacertidae). *Herpetozoa*, 21 (3/4): 123-146.
- Arribas, O.J. & Galán, P. 2005. Reproductive characteristics of the Pyrenean high-mountain lizards: *Iberolacerta aranica* (Arribas, 1993), *I. aurelioi* (Arribas, 1994) and *I. bonnali* (Lantz, 1927). *Animal Biology*, 55 (2): 163-190.
- Ballinger, R.E. 1983. Life-history variations. 241-260. In Huey, R.B., E.R. Pianka, and T.W. Schoener (eds.), *Lizard Ecology*. Harvard University Press, Cambridge.
- Bauwens, D. 1999. Life-history variations in lacertid lizards. *Natura Croatica*, 8: 239-252.
- Bauwens, D. & Díaz Uriarte, R. 1997. Covariation of life-history traits in lacertid lizards: a comparative study. *American Naturalist*, 149: 91-111.
- Bauwens, D., Heulin, B. & Pilorge, Th. 1986. Variations spatio-temporelles des caractéristiques démographiques dans et entre populations du lézard *Lacerta vivipara*. 531-536. In: Centre National de la Recherche Scientifique (ed.). *Actas du Colloque Biologie des Populations*. Univ. Claude Bernard, Lyon.
- Bauwens, D. & Thoen, C. 1981. Escape tactics and vulnerability to predation associated with reproduction in the lizard *Lacerta vivipara*. *Journal of Animal Ecology*, 50: 733-743.
- Bauwens, D. & Verheyen, R.F. 1987. Variation of reproductive traits in a population of the lizard *Lacerta vivipara*. *Holarctic Ecology*, 10:120-127.
- Bea, A., Guillaume, C.P., Arrayago, M.J., Heulin, B. & Pasteur, G. 1990. Phénotypes enzymatiques du Lézard vivipare (*Lacerta (Zootoca) vivipara* Jacq.): premières données comparatives entre populations ovipares et vivipares. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences. Serie III, Sciences de la Vie (Paris)*, 310 (3): 237-243.
- Belinsky, A., Ackerman, R.A., Dmi'el, R. & Ar, A. 2004. Water in reptilian eggs and hatchlings. 125-141. In: Deeming, D. C. (ed.). *Reptilian Incubation: Environment, Evolution, and Behaviour*. Nottingham University Press. Nottingham.
- Beuchat, C.A. 1988. Temperature effects during gestation in a viviparous lizard. *Journal of Thermal Biology*, 13: 135-142.
- Birchard, G.F. 2004. Effects of incubation temperature. 103-123 In: Deeming, D.C. (ed.). *Reptilian Incubation: Environment, Evolution, and Behaviour*. Nottingham University Press. Nottingham.
- Blackburn, D.G. 1982. Evolutionary origins of viviparity in the Reptilia. I. Sauria. *Amphibia-Reptilia*, 3: 185-205.
- Blackburn, D.G. 1985. Evolutionary origins of viviparity in the Reptilia. II. Serpentes, Amphisbaenia, and Ichtyosauria. *Amphibia-Reptilia*, 5: 259-291.
- Blackburn, D.G. 1992. Convergent evolution of viviparity, matrotrophy, and specializations for fetal nutrition in reptiles and other vertebrates. *American Zoologist*, 32: 313-321.
- Blackburn, D.G. 1993a. Standardized criteria for the recognition of reproductive modes in squamate reptiles. *Herpetologica*, 49 (1): 118-132.
- Blackburn, D.G. 1993b. Chorioallantoic placentation in squamate reptiles: structure, function, development, and evolution. *Journal of Experimental Zoology*, 266: 414-430.
- Blackburn, D.G. 1994. Discrepant usage of the term ovoviviparity in the herpetological literature. *Herpetological Journal*, 4: 65-72.
- Blackburn, D.G. 1995. Saltationism and punctuated equilibrium models for the evolution of viviparity and placentation. *Journal of Theoretical Biology*, 174: 199-216.
- Blackburn, D.G. 2000a. Reptilian viviparity: past research, future directions, and appropriate models. *Comparative Biochemistry and Physiology-Part A. Molecular and Integrative Physiology*, 127: 391-409.

- Blackburn, D.G. 2000b. Classification of the reproductive patterns of the amniotes. *Herpetological Monographs*, 14: 371-377.
- Blackburn, D.G. 2006. Squamate reptiles as model organism for the evolution of viviparity. *Herpetological Monographs*, 20: 131-146.
- Blackburn, D.G. & Vitt, L. J. 2002. Specializations of the chorioallantoic placenta in the Brazilian scincid lizard, *Mabuya heathi*: a new placental morphotype for reptiles. *Journal of Morphology*, 254: 121-131.
- Blackburn, D.G., Vitt, L.J. & Beuchat, C.A. 1984. Eutherian-like reproductive specializations in a viviparous reptiles. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 81: 4860-4863.
- Bonnet, X., Bradshaw, D. & Shine, R. 1998. Capital versus income breeding: an ectothermic perspective. *Oikos*, 83: 333-342.
- Bonnet, X., Naulleau, G., Shine, R. & Lourdaï, O. 2001. Short-term versus long-term effects of food intake on reproductive output in a viviparous snake, *Vipera aspis*. *Oikos*, 92: 297-308.
- Booth, D.T. 2004. Artificial incubation. 253-263. In: Deeming, D.C. (ed.). *Reptilian Incubation: Environment, Evolution, and Behaviour*. Nottingham University Press. Nottingham.
- Braña, F. 1983. La reproducción de los saurios de Asturias (Reptilia; Squamata): ciclos gonadales, fecundidad y modalidades reproductoras. *Revista de Biología de la Universidad de Oviedo*, 1 (1): 29-50.
- Braña, F. 1986. Ciclo reproductor y oviparismo de *Lacerta vivipara* en la Cordillera Cantábrica. *Revista Española de Herpetología*, 1: 273-291.
- Braña, F. 1993. Shifts in body temperature and escape behaviour of female *Podarcis muralis* during pregnancy. *Oikos*, 66: 216-222.
- Braña, F. 1996. Sexual dimorphism in lacertid lizards: male head increase vs female abdomen increase? *Oikos*, 75: 511-523.
- Braña, F., Bea, A. & Arrayago, M.J. 1991. Egg retention in lacertid lizards: relationships with reproductive ecology and the evolution of viviparity. *Herpetologica*, 47 (2): 218-226.
- Braña, F. & Bea, A. 1987. Bimodalité de la reproduction chez *Lacerta vivipara* (Reptilia, Lacertidae). *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, 44: 1-5.
- Braña, F., González, F. & Barahona, A. 1992. Relationships between ovarian and fat body weights during vitellogenesis for three species of lacertid lizards. *Journal of Herpetology*, 26: 515-518.
- Braña, F. & Ji, X. 2000. Influence of incubation temperature on morphology, locomotor performance and early growth of hatchling wall lizards (*Podarcis muralis*). *Journal of Experimental Zoology*, 286: 422-433.
- Braña, F. & Ji, X. 2007. The selective basis for increased egg retention: early incubation temperature determines hatchling phenotype in wall lizards (*Podarcis muralis*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 92: 441-447.
- Braña, F., Arrayago, M.J., Bea, A. & Barahona, A. 1990. Ciclo reproductor y de cuerpos grasos de *Lacerta monticola cantabrica*. Comparación entre dos poblaciones situadas a diferente altitud. *Amphibia-Reptilia*, 11: 41-52.
- Calow, P. 1979. The cost of reproduction - a physiological approach. *Biological Reviews*, 54: 23-40.
- Caputo, V., Guarino, F. M. & Angelini, F. 2000. Body elongation and placental evolution in the scincid lizard genus *Chalcides* (Squamata, Scincidae). *Italian Journal of Zoology*, 67: 385-391.
- Caputo, V., Lanza, B. & Palmieri, R. 1995. Body elongation and limb reduction in the genus *Chalcides* Laurenti 1768 (Squamata, Scincidae): a comparative study. *Tropical Zoology*, 8: 95-152.
- Carranza, S., Arnold, E.N., Geniez, Ph., Roca, J. & Mateo, J.A. 2008. Radiation, multiple dispersal and parallelism in the skinks, *Chalcides* and *Sphenops* (Squamata: Scincidae), with comments on *Scincus* and *Scincopus* and the age of the Sahara Desert. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 46: 1071-1094.
- Carrascal, L.M. & Salvador, A. (eds.). 2009. *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles*. Museo Nacional de Ciencias Naturales. Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org/> [Consulta: 15 de junio de 2009].
- Carretero, M.A. 2006. Reproductive cycles in Mediterranean lacertids: plasticity and constraints. 33-54. In: Corti, C., Lo Cascio, P. & Biaggini, M. (eds.). *Mainland and insular lacertid lizards: a Mediterranean perspective*. Firenze University Press. Firenze.
- Carretero, M.A. & Llorente, G.A. 1991. Reproducción de *Psammodromus hispanicus* en un arenal costero del nordeste ibérico. *Amphibia-Reptilia*, 12: 395-408.
- Carretero, M.A., Ayllón, E. & Llorente, G. (comisión permanente de taxonomía de la AHE). 2009. *Lista patrón actualizada de los anfibios y reptiles de España. Actualizada a enero de 2009*. Asociación Herpetológica Española. http://www.herpetologica.org/documentos/lista_patron_2009.pdf [Consulta: 15 de junio de 2009].
- Carretero, M.A., Llorente, G., Santos, X. & Montori, A. 1995. Características reproductoras de una población introducida de *Podarcis pityusensis*. *Revista Española de Herpetología*, 9: 93-102.
- Carretero, M.A., Ribeiro, R., Barbosa, D., Sá-Sousa, P. & Harris, D.J. 2006. Spermatogenesis in two Iberian *Podarcis* lizards: relationships with male traits. *Animal Biology*, 56: 1-12.
- Case, T.J. 1983. Niche overlap and the assembly of island lizard communities. *Oikos*, 41: 427-433.
- Castanet, J. & Báez, M. 1988. Data on age and longevity in *Gallotia galloti* (Sauria, Lacertidae) assessed by skeletochronology. *Herpetological Journal*, 1: 218-222.
- Castanet, J. & Báez, M. 1991. Adaptation and evolution in *Gallotia* lizards from the Canary Islands: age, growth, maturity and longevity. *Amphibia-Reptilia*, 12: 81-102.
- Castilla, A.M. & Bauwens, D. 1989. Reproductive characteristics of the lacertid lizard *Lacerta lepida*. *Amphibia-Reptilia*, 10: 445-452.

- Castilla, A.M. & Bauwens, D. 1996. *La lagartija de las Islas Columbretes. Biología y conservación*. Generalitat Valenciana. Conselleria de Agricultura y Medio Ambiente. Valencia.
- Castilla, A.M. & Bauwens, D. 2000a. Reproductive characteristics of the island lacertid lizard *Podarcis lilfordi*. *Journal of Herpetology*, 34: 390-396.
- Castilla, A.M. & Bauwens, D. 2000b. Reproductive characteristics of the lacertid lizard *Podarcis atrata*. *Copeia*, 2000 (3): 748-756.
- Castilla, A.M. & Castanet, J. 1986. Growth, age and longevity of *Lacerta lepida* assessed by skeletochronology. 331-336. In: Rocoek, Z. (ed.). *Studies in Herpetology (Proceedings of the Third Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica)*. Charles University. Prague.
- Castilla, A.M. & Swallow, J.G. 1995. Artificial egg-laying sites for lizards: a conservation strategy. *Biological Conservation*, 72: 387-391.
- Castilla, A.M. & Swallow, J.G. 1996. Thermal dependence of incubation duration under a cycling temperature regime in the lizard, *Podarcis hispanica atrata*. *Journal of Herpetology*, 30: 247-253.
- Castilla, A.M., Barbadillo, L.J. & Bauwens, D. 1992. Annual variation in reproductive traits in the lizard *Acanthodactylus erythrurus*. *Canadian Journal of Zoology*, 70: 395-402.
- Castilla, M.A. & Mateo, J.A. 1987. Comparative study of the reproduction of *Lacerta lepida* (Reptilia: Lacertidae) in different regions of Spain. 91-94. In: Van Gelder, J.J., Strijbosch, H. & Bergers, P.J.M. (eds.), *Proceedings of the Fourth Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica*. Faculty of Sciences. Nijmegen.
- Deeming, D.C. (ed.). 2004. *Reptilian Incubation: Environment, Evolution, and Behaviour*. Nottingham University Press. Nottingham.
- Derickson, W.K. 1976. Lipid storage and utilization in Reptiles. *American Zoologist*, 16: 711-723.
- Díaz-Paniagua, C. & Cuadrado, M. 2003. Influence of incubation conditions on hatching success, embryo development and hatchling phenotype of common chameleon (*Chamaeleo chamaeleon*) eggs. *Amphibia-Reptilia*, 24: 429-440.
- Díaz-Paniagua, C., Cuadrado, M., Blázquez, M.C. & Mateo, J.A. 2002. Reproduction of *Chamaeleo chamaeleon* under different environmental conditions. *Herpetological Journal*, 12: 99-104.
- Doughty, P. & Shine, R. 1997. Detecting life history trade-offs: measuring energy stores in capital breeders reveals costs of reproduction. *Oecologia*, 110: 508-513.
- Dufaure, J.P. & Hubert, J. 1961. Table de développement du lézard vivipare: *Lacerta (Zootoca) vivipara* Jacquin. *Archives d'Anatomie Microscopique et de Morphologie Expérimentale*, 50: 309-328.
- Dunham, A.E. 1981. Populations in a fluctuating environment: the comparative population ecology of the iguanid lizards *Sceloporus merriami* and *Urosaurus ornatus*. *Miscellaneous Publications Museum of Zoology, University of Michigan*, 158: 1-62.
- Dunham, A.E. 1994. Reproductive ecology. Introduction. 3-5. In: Vitt, L.J. & Pianka, E.C. (eds.). *Lizard Ecology: Historical and Experimental Perspectives*. Princeton Univ. Press. Princeton.
- Dunham, A.E., Miles, D.B. & Reznick, D.N. 1988. Life history patterns in squamate reptiles. 443-511. In: Gans, C. & Huey, R.B. (ed.). *Biology of the Reptilia. Vol. 16*. Wiley, New York.
- Dunson, W.A. 1982. Low water vapor conductance of hard-shelled eggs of the gecko lizards *Hemidactylus* and *Lipidodactylus*. *Journal of Experimental Zoology*, 219: 377-379.
- Elphick, M.J. & Shine, R. 1998. Longterm effects of incubation temperatures on the morphology and locomotor performance of hatchling lizards (*Bassiana duperreyi*, Scincidae). *Biological Journal of Linnean Society*, 63: 429-447.
- Elvira, B. & Vigal, C.R. 1985. Further data on the reproduction of *Lacerta monticola cyreni* (Sauria, Lacertidae) in Central Spain. *Amphibia-Reptilia*, 6: 173-179.
- Ferreiro, R. & Galán, P. 2004. Reproductive ecology of the slow worm (*Anguis fragilis*) in the Northwest Iberian Peninsula. *Animal Biology*, 54 (4): 353-371.
- Fitch, H.S. 1970. Reproductive cycles in lizards and snakes. *University of Kansas Museum of Natural History Miscellaneous Publications*, 52: 1-247.
- Frankenberg, E. & Werner, Y.L. 1992. Egg, clutch and maternal sizes in lizards: intra- and interspecific relations in near-eastern Agamidae and Lacertidae. *Herpetological Journal*, 2: 7-18.
- Galán, P. 1991. Notas sobre la reproducción de *Lacerta monticola* (Sauria, Lacertidae) en las zonas costeras de Galicia (Noroeste de España). *Revista Española de Herpetología*, 5: 109-123.
- Galán, P. 1994. Conducta de puesta, de eclosión y de los recién nacidos en *Podarcis bocagei*. *Doñana, Acta Vertebrata*, 21 (2): 169-182.
- Galán, P. 1996a. Sexual maturity in a population of the lacertid lizard *Podarcis bocagei*. *Herpetological Journal*, 6: 87-93.
- Galán, P. 1996b. Selección de lugares de puesta en una población del lacértido *Podarcis bocagei*. *Revista Española de Herpetología*, 10: 97-108.
- Galán, P. 1996c. Reproductive and fat body cycles of the lacertid lizard *Podarcis bocagei*. *Herpetological Journal*, 6: 20-25.
- Galán, P. 1997. Reproductive ecology of the lacertid lizard *Podarcis bocagei*. *Ecography*, 20: 197-209.
- Galán, P. 1999. Demography and population dynamics of the lacertid lizard *Podarcis bocagei* in Northwest Spain. *Journal of Zoology, London*, 249: 203-218.
- Galán, P. 2003a. Female reproductive characteristics of the viviparous skink *Chalcides bedriagai pistaciae* (Reptilia, Squamata, Scincidae) from an Atlantic beach in north-west Spain. *Amphibia-Reptilia*, 24: 79-85.
- Galán, P. 2003b. Reproductive characteristics of an insular population of the lizard *Podarcis hispanica* from north-west Spain (Cíes islands, Galicia). *Copeia* 2003 (3): 657-665.
- Galán, P. 2003c. *Anfibios y reptiles del Parque Nacional de las Islas Atlánticas de Galicia. Faunística, biología y conservación*. Serie Técnica. Organismo Autónomo Parques Nacionales. Ministerio de Medio Ambiente. Madrid.

- Galán, P. 2004. Structure of a population of the lizard *Podarcis bocagei* in Northwest Spain: variations in age distribution, size distribution and sex ratio. *Animal Biology*, 54 (1): 57-75.
- Galán, P. & Fernández, G. 1993. *Anfibios e réptiles de Galicia*. Ediciones Xerais. Vigo.
- Galán, P. & Vicente, L. 2003. Reproductive characteristics of the insular lacertid *Tëina dugesii*. *Herpetological Journal*, 13 (3): 149-154.
- Ghiara, G., Angelini, F., Zerani, M., Gobbetti, A., Cafiero, G. & Caputo, V. 1987. Evolution of viviparity in Scincidae (Reptilia, Lacertilia). *Acta Embriologiae et Morphologiae Experimentalis*, 8 (2-3): 187-201.
- Ghielmi, S., Heulin, B., Surget-Groba, Y. & Guillaume, C.-P. 2001. Identification de populations ovipares de *Lacerta (Zootoca) vivipara* en Italie. *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, 98: 19-29.
- Gil, M.J., Guerrero, F. & Pérez-Mellado, V. 1994. Clutch size and reproductive frequency of *Blanus cinereus* in Central Spain. *Acta Biologica Cracoviensia, Series Zoologia*, 36: 37-40.
- Gillis, R. & Ballinger, R.E. 1992. Reproductive ecology of red-chinned lizards (*Sceloporus undulatus erythrocheilus*) in Southcentral Colorado: comparisons with other populations of a wide-ranging species. *Oecologia*, 89: 236-243.
- González de la Vega, J.P. 1988. *Anfibios y reptiles de la provincia de Huelva*. J.P. González de la Vega (ed.). Huelva.
- Grant, P.R. (ed.). 1998. *Evolution on islands*. Oxford University Press. Oxford.
- Graves, B.M. & Duvall, D. 1995. Aggregation of squamate reptiles associated with gestation, oviposition, and parturition. *Herpetological Monographs*, 9: 102-119.
- Gregory, P.T. 2009. Northern lights and seasonal sex: the reproductive ecology of cool-climate snakes. *Herpetologica*, 65: 1-13.
- Grenot, C. & Heulin, B. 1990. Sur la plasticité écophysiologique du lézard vivipare: *Lacerta vivipara* (Reptilia, Lacertidae). *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, 54: 1-22.
- Gribbins, K.M. & Gist, D.H. 2003. Cytological evaluation of spermatogenesis within the germinal epithelium of the male European wall lizard, *Podarcis muralis*. *Journal of Morphology*, 258: 296-306.
- Guillette, L.J.Jr. 1993. The evolution of viviparity in lizards. Ecological, anatomical, and physiological correlates lead to new hypotheses. *Bioscience*, 43 (11): 742-751.
- Hailey, A., Rose, C.A. & Pulford, E. 1987. Food consumption, thermoregulation and ecology of the skink *Chalcides bedriagai*. *Herpetological Journal*, 1: 144-153.
- Herrera, C.M. 2009. Inhóspita dulzura. *Quercus*, 279: 6-7.
- Heulin, B. 1985. Maturité sexuelle et âge à la première reproduction dans une population de plaine de *Lacerta vivipara*. *Canadian Journal of Zoology*, 63: 1773-1777.
- Heulin, B. 1988. Observations sur l'organisation de la reproduction et sur les comportements sexuels et agonistiques chez *Lacerta vivipara*. *Vie Milieu*, 38 (2): 177-187.
- Heulin, B. & Guillaume, C.-P. 1989. Extension géographique des populations ovipares de *Lacerta vivipara*. *Revue d'Ecologie*, 44: 39-45.
- Heulin, B., Ghielmi, S., Vogrin, N., Surget-Groba, Y. & Guillaume, C.-P. 2002. Variation in eggshell characteristics and in intra-uterine egg retention between two oviparous clades of the lizard *Lacerta vivipara*: insight into the oviparity-viviparity continuum in Squamates. *Journal of Morphology*, 252: 255-262.
- Heulin, B., Guillaume, C.-P., Bea, A. & Arrayago, M.J. 1993. Interpretation biogéographique de la bimodalité de reproduction du lézard *Lacerta vivipara* -Jacquin-(Sauria, Lacertidae): un modèle pour l'étude de l'évolution de la viviparité. *Biogeographica*, 69: 3-13.
- Heulin, B., Guillaume, C.-P., Vogrin, N., Surget-Groba, Y. & Tadic, Z. 2000. Further evidence of the existence of oviparous populations of *Lacerta (Zootoca) vivipara* in the NW of the Balkan Peninsula. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris. Série III Sciences de la Vie*, 323: 461-468.
- Heulin, B., Osenege, K. & Michel, D. 1994. Survie et incubation des oeufs dans deux populations ovipares de *Lacerta vivipara*. *Amphibia-Reptilia*, 15: 199-219.
- Hodges, W.L. 2004. Evolution of viviparity in horned lizards (*Phrynosoma*): testing the cold-climate hypothesis. *Journal of Evolutionary Biology*, 17: 1230-1237.
- Huey, R.B., Pianka, E.R. & Schoener, T.W. (eds.). 1983. *Lizard Ecology: Studies of a Model Organism*. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts.
- Iraeta, P., Díaz, J.A. & Bauwens, D. 2007. Nest-site selection by *Psammodromus algirus* in a laboratory thermal gradient. *Journal of Herpetology*, 41: 360-364.
- Iraeta, P., Monasterio, C., Salvador, A. & Díaz, J.A. 2006. Mediterranean hatchling lizards grow faster at higher altitude: a reciprocal transplant experiment. *Functional Ecology*, 20: 865-872.
- James, C. & Shine, R. 1985. The seasonal timing of reproduction: a tropical-temperate comparison in Australian lizards. *Oecologia*, 67: 464-474.
- James, C.D. 1991. Growth rates and ages at maturity of sympatric scincid lizards (*Ctenotus*) in Central Australia. *Journal of Herpetology*, 25 (3): 284-295.
- James, C.D. & Whitford, W.G. 1994. An experimental study of phenotypic plasticity in the clutch size of a lizard. *Oikos*, 70: 49-56.
- Ji, X. & Braña, F. 1999. The influence of thermal and hydric environments on embryonic use of energy and nutrients, and hatchling traits, in the wall lizards (*Podarcis muralis*). *Comparative Biochemistry and Physiology*, 124: 205-213.
- Ji, X. & Braña, F. 2000. Among clutch variation in reproductive output and egg size in the wall lizard (*Podarcis muralis*) from a lowland population of Northern Spain. *Journal of Herpetology*, 34 (1): 54-60.
- Jönsson, K.I. 1997. Capital and income breeding as alternative tactics of resource use in reproduction. *Oikos*, 78: 57-66.
- Jordan, M.A. & Snell, H.L. 2002. Life history trade-offs and phenotypic plasticity in the reproduction of Galápagos lava lizards (*Microlophus delanonis*). *Oecologia*, 130: 44-52.

- Kramer, G. 1946. Veränderungen von nachkommenziffer und nachkommengrosse sowie der altersverteilung von inseleidechsen. *Zeitschrift für Naturforschungsgeschichte*, 1: 700-710.
- Lack, D. 1954. *The natural regulation of animal numbers*. Clarendon Press. Oxford.
- Lee, M.S.Y. & Shine, R. 1998. Reptilian viviparity and Dollo's law. *Evolution*, 52: 1441-1450.
- Licht, P. 1984. Seasonal cycles in reptilian reproductive physiology. 206-282. In: Lamming, E. (ed.). *Marshall's physiology of reproduction. Vol. 1. Reproductive Cycle of Vertebrates*. Churchill Livingstone. Edinburgh - New York.
- López-Jurado, L.F., Jordano, P. & Ruiz, M. 1978. Ecología de una población insular mediterránea del eslizón ibérico, *Chalcides bedriagai* (Sauria, Scincidae). *Doñana, Acta Vertebrata*, 5: 19-34.
- Lourdais, O.R., Shine, R., Bonnet, X., Guillon, M. & Naulleau, G. 2004. Climate affects embryonic development in a viviparous snake, *Vipera aspis*. *Oikos*, 104: 551-560.
- Madsen, T. & Shine R. 1999. The adjustment of reproductive threshold to prey abundance in a capital breeder. *Journal of Animal Ecology*, 68: 571-580.
- Marco, A. 1995. Edad de adquisición de madurez sexual y variación interanual del tamaño corporal en una población del lagarto *Lacerta schreiberi*. *Revista Española de Herpetología*, 9: 103-111.
- Marco, A. & Pérez-Mellado, V. 1998. Influence of clutch date on egg and hatchling sizes in the annual clutch of *Lacerta schreiberi*. *Copeia*, 1998 (1): 145-150.
- Marco, A., Díaz-Paniagua, C. & Hidalgo-Vila, J. 2004a. Influence of egg aggregation and soil moisture on incubation of flexible-shelled lacertid lizard eggs. *Canadian Journal of Zoology*, 82: 60-65.
- Marco, A., Hidalgo-Vila, J. & Díaz-Paniagua, C. 2004b. Toxic effects of ammonium nitrate fertilizer on flexible-shelled lizard eggs. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 73: 125-131.
- Marco, A., López-Vicente, M.L. & Pérez-Mellado, V. 2005. Soil acidification negatively affects embryonic development of flexible-shelled lizard eggs. *Herpetological Journal*, 15: 107-111.
- Marco, A., Pérez-Mellado, V. & Gil Costa, M.J. 1994. Reproductive strategy in a montane population of the lizard *Lacerta schreiberi* (Sauria: Lacertidae). *Herpetological Journal*, 4: 49-55.
- Mateo, J.A. 2002. *Sauroidactylus mauritanicus* Duméril & Bibron, 1836. Geco de Alborán. 175-179. In: Pleguezuelos, J.M., Márquez, R. & Lizana, M. (eds.). *Atlas y libro rojo de los anfibios y reptiles de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-A.H.E., Madrid.
- Mateo, J.A. & Castanet, J. 1994. Reproductive strategies in three Spanish populations of the ocellated lizard, *Lacerta lepida* (Sauria, Lacertidae). *Acta Oecologica*, 15 (2): 215-229.
- Moreira, P.L., Almeida, A.P., Rosa, H.D., Paulo, O.S. & Crespo, E.G. 1999. Bases para a conservação da Lagartixa-da-montanha, *Lacerta monticola*. *Estudos de Biologia e Conservação da Natureza* nº 25: 1-68. Lisboa.
- Moreira, P.L. & Barata, M. 2005. Egg mortality and early embryo hatching caused by fungal infection of Iberian rock lizard (*Lacerta monticola*) clutches. *Herpetological Journal*, 15: 265-272.
- Olsson, M. & Shine, R. 1997a. The seasonal timing of oviposition in sand lizards (*Lacerta agilis*): why early clutches are better. *Journal of Evolutionary Biology*, 10: 369-381.
- Olsson, M. & Shine, R. 1997b. The limits to reproductive output: offspring size versus number in the sand lizard (*Lacerta agilis*). *American Naturalist*, 149: 179-188.
- Olsson, M. & Shine, R. 2002. Growth to death in lizards. *Evolution*, 56 (9): 1867-1870.
- Overall, K.L. 1994. Lizard egg environments. 51-72. In: Vitt, L.J. & Pianka, E.R. (eds.). *Lizard Ecology: Historical and Experimental Perspectives*. Princeton University Press. Princeton, NJ.
- Packard, G.C. 1991. Physiological and ecological importance of water to embryos of oviparous reptiles. 213-228. In: Deeming, D.C. & Ferguson, M.W.J. (eds.). *Egg incubation: its effects on embryonic development in birds and reptiles*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Packard, G.C. & Packard, M.J. 1988. The physiological ecology of reptilian eggs and embryos. 523-606. In: Gans, C. & Huey, R.B. (eds.). *Biology of the Reptilia*. Vol. 16 B. Liss. New York.
- Pape, T. & Arribas, O.J. 1999. *Sarcophaga protuberans* Pandelle - An Old World predator of lizard eggs (Diptera: Sarcophagidae; Reptilia: Lacertidae). *Studia Dipterologica*, 6: 73-87.
- Pascual González, J.A. & Pérez-Mellado, V. 1989. Datos sobre la reproducción y el crecimiento de *Psammodromus hispanicus* Fitzinger, 1826 en un medio adhesionado de la España Central. *Doñana, Acta Vertebrata*, 16 (1): 45-55.
- Pasteur, G. 1981. A survey of the species groups of the Old World scincid genus *Chalcides*. *Journal of Herpetology*, 15: 1-16.
- Patterson, J.W. 1983. Frequency of reproduction, clutch size, and clutch energy in the lizard *Anguis fragilis*. *Amphibia-Reptilia*, 4: 195-203.
- Patterson, J.W. 1991. Rainfall and reproduction in females of the tropical lizard *Mabuya striata striata*. *Oecologia*, 86: 419-423.
- Pérez-Quintero, J.C. 1988. Biometría y reproducción del eslizón tridáctilo, *Chalcides chalcides striatus* (Cuvier), en las marismas del Odiel (Huelva). *Revista Española de Herpetología*, 3: 15-27.
- Pérez-Quintero, J.C. 1996. Reproductive characteristics of three Mediterranean lizards: *Psammodromus algirus* (L.), *Psammodromus hispanicus* (Fitzinger) and *Acanthodactylus erythrurus* (Schinz). *Amphibia-Reptilia*, 17: 197-208.
- Pianka, E.R. 1970. Comparative autoecology of the lizard *Cnemidophorus tigris* in different parts of its geographic range. *Ecology*, 51: 703-720.
- Pianka, E.R. & Vitt, L.J. 2003. *Lizards. Windows to the Evolution of Diversity*. University of California. California.
- Pilorge, T., Xavier, F. & Barbault, R. 1983. Variations in litter size and reproductive effort within and between some populations of *Lacerta vivipara*. *Holarctic Ecology*, 6: 381-386.

- Platenberg, R.J. 1999. *Population ecology and conservation of the slow-worm Anguis fragilis in Kent*. Tesis doctoral (PhD. thesis). University of Kent at Canterbury.
- Pleguezuelos, J.M., Galán, P. & Fernández-Cardenete, J.R. 2004. Communal nesting of *Psammotromus algirus* (Linnaeus, 1758), under extreme environmental conditions. *Amphibia-Reptilia*, 25: 333-336.
- Pough, F.H., Andrews, R.M., Cadle, J.E., Crump, M.L., Savitzky, A.H. & Wells, K.D. 2004. *Herpetology* (3rd ed.). Prentice Hall, Inc. New Jersey.
- Qualls, C.P. 1996. Influence of the evolution of viviparity on eggshell morphology in the lizard *Lerista bouganvillii*. *Journal of Morphology*, 228: 119-125.
- Radder, R.S., Elphick, M.J., Warner, D.A., Pike, D.A. & Shine, R. 2008. Reproductive modes in lizards: measuring fitness consequences of the duration of uterine retention of eggs. *Functional Ecology*, 22: 332-339.
- Radder, R.S. & Shine, R. 2007. Why do female lizards lay their eggs in communal nests? *Journal of Animal Ecology*, 76: 881-887.
- Rodríguez-Díaz, T., González, F., Ji, X. & Braña, F. (en prensa). Effects of incubation temperature on hatchling phenotypes in an oviparous lizard with prolonged egg retention: are the two main hypotheses on the evolution of viviparity compatible? *Zoology*.
- Rodríguez-Domínguez, M.A. & Molina-Borja, M. 1998. Reproduction of the endangered Hierro giant lizard *Gallotia simonyi machadoi*. *Journal of Herpetology*, 32: 498-504.
- Roig, J.M., Carretero, M.A. & Llorente, G.A. 2000. Reproductive cycle in a Pyrenean oviparous population of the common lizard (*Zootoca vivipara*). *Netherlands Journal of Zoology*, 50 (1): 15-27.
- Rúa, M. & Galán, P. 2003. Reproductive characteristics of a lowland population of an alpine lizard: *Lacerta monticola* (Squamata, Lacertidae) in north-west Spain. *Animal Biology*, 53 (4): 347-366.
- Saint-Girons, H. 1963. Spermatogénèse et évolution cyclique des caractères sexuels secondaires chez les Squamata. *Annales des Sciences Naturelles-Zoologie et Biologie Animale*. 12e serie, 5: 461-478.
- Saint-Girons, H. & Duguy, R. 1970. Le cycle sexuel de *Lacerta muralis* L. en plaine et en montagne. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle* (Paris), 42: 609-625.
- Salvador, A. 2007. Perenquén majoretero - *Tarentola angustimentalis*. In: Carrascal, L.M. & Salvador, A. (eds.). *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles*. Museo Nacional de Ciencias Naturales. Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org/> [Consulta: 15 de junio de 2009]
- Salvador, A. (Coordinador) 1998. Reptiles. In: Ramos, M.A. et al. (eds.). *Fauna Ibérica, vol. 10*. Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid.
- Salvador, A. & Brown, R. P. 2007. Perenquén de Boettger - *Tarentola boettgeri*. In: Carrascal, L.M. & Salvador, A. (eds.). *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles*. Museo Nacional de Ciencias Naturales. Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org/> [Consulta: 15 de junio de 2009]
- Santos, X. & Llorente, G.A. 2004. Lipid dynamics in the viperine snake, *Natrix maura*, from the Ebro Delta (NE Spain). *Oikos*, 105: 132-140.
- Schleich, H.H., Kästle, W. & Kabisch, K. 1996. *Amphibians and Reptiles of North Africa*. Koeltz Scientific Books. Koenigstein.
- Serantes, P. 2003. *Biología reproductora de dos especies del género Chalcides (Reptilia, Squamata, Scincidae), en una localidad litoral del noroeste ibérico*. Memoria inédita trabajo tutelado. DEA. Universidad de A Coruña.
- Serantes, P. & Galán, P. 2007. Demografía, estado de conservación y amenazas de la población de eslizón ibérico (*Chalcides bedriagai*) de la playa de Lariño (A Coruña). *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 18: 15-20.
- Seva, E. & Escarré, A. 1976. El eslizón ibérico, *Chalcides bedriagai*, en el medio insular de Nueva Tabarca, provincia de Alicante. *Mediterránea*, 1: 61-115.
- Shine, R. 1983a. Reptilian viviparity in cold climates: testing the assumptions of an evolutionary hypothesis. *Oecologia* (Berl.), 57: 397-405.
- Shine, R. 1983b. Reptilian reproductive modes: the oviparity-viviparity continuum. *Herpetologica*, 39 (1): 1-8.
- Shine, R. 1985. The evolution of viviparity in reptiles: an ecological analysis. 605-694. In: Gans, C. & Billett, F. (eds.). *Biology of Reptilia. Vol. 15*. John Wiley and Sons. New York. U.S.A.
- Shine, R. 1992. Relative clutch mass and body shape in lizards and snakes: is reproductive investment constrained or optimized. *Evolution*, 46 (3): 828-833.
- Shine, R. 1995. A new hypothesis for the evolution of viviparity in reptiles. *American Naturalist*, 145: 809-823.
- Shine, R. 2002. Reconstructing an adaptationist scenario: what selective forces favor the evolution of viviparity in montane reptiles? *American Naturalist*, 160: 582-593.
- Shine, R. 2004. Seasonal shifts in nest temperature can modify the phenotypes of hatchling lizards, regardless of overall mean incubation temperature. *Functional Ecology*, 18: 43-49.
- Shine, R. & Bull, J.J. 1979. The evolution of live-bearing in lizards and snakes. *American Naturalist*, 113: 905-923.
- Shine, R. & Elphick M.J. 2001. The effect of short-term weather fluctuations on temperatures inside lizard nests, and on the phenotypic traits of hatchling lizards. *Biological Journal of the Linnean Society*, 72: 555-565.
- Shine, R. & Harlow, P. 1993. Maternal thermoregulation influences offspring viability in a viviparous lizard. *Oecologia*, 96: 122-127.
- Shine, R. & Harlow, P.S. 1996. Maternal manipulation of offspring phenotypes via nest-site selection in an oviparous lizard. *Ecology*, 77: 1808-1817.
- Sinervo, B. 1994. Experimental test of reproductive allocation paradigms. 73-90. In: Vitt, L.J. & Pianka, E.R. (eds.). *Lizard Ecology: Historical and Experimental Perspectives*. Princeton University Press. Princeton, NJ.
- Sinervo, B. & Licht, P. 1991. Proximate constraints on the evolution of egg size, number, and total clutch mass in lizards. *Science*, 252: 1300-1302.

- Smith, G.R., Ballinger, R.E. & Rose, B.R. 1995. Reproduction in *Sceloporus virgatus* from the Chiricahua mountains of Southeastern Arizona with emphasis on annual variation. *Herpetologica*, 51: 342-349.
- Smith, N.D. 1990. *The ecology of slow-worm (Anguis fragilis L.) in Southern England*. Tesis doctoral (MPhil. thesis). University of Southampton.
- Smith, S.A. & Shine, R. 1997. Intraspecific variation in reproductive mode within the scincid lizard *Saiphos equalis*. *Australian Journal of Zoology*, 45: 435-445.
- Stearns, S.C. 1989. Trade-offs in life-history evolution. *Functional Ecology*, 3: 259-268.
- Stearns, S.C. & Koella, J. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in life-history traits: Predictions for norms of reaction for age- and size-at-maturity. *Evolution*, 40: 893-913.
- Stewart, J.R. & Thompson, M.B. 2000. Evolution of placentation among squamate reptiles: Recent research and future directions. *Comparative Biochemistry and Physiology-Part A. Molecular and Integrative Physiology*, 127A: 411-431.
- Stumpel, A.H.P. 1985. Biometrical and ecological data from a Netherlands population of *Anguis fragilis* (Reptilia, Sauria, Anguillidae). *Amphibia-Reptilia*, 6: 181-194.
- Surget-Groba, Y., Heulin, B., Guillaume, C.-P., Thorper, R.S., Kupriyanova, L., Vogrin, N., Maslak, R., Mazzotti, S., Venczel, M., Ghira, I., Odierna, G., Leontyeva, O., Monney, J.C. & Smith, N. 2001. Intraspecific phylogeography of *Lacerta vivipara* and the evolution of viviparity. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 18: 449-459.
- Surget-Groba, Y., Heulin, B., Guillaume, C.-P., Puky, M., Semenov, D., Orlova, V., Kupriyanova, L., Ghira, I. & Smajda, B. 2006. Multiple origins of viviparity, or reversal from viviparity to oviparity? The European common lizard (*Zootoca vivipara*, Lacertidae) and the evolution of parity. *Biological Journal of the Linnean Society*, 87: 1-11.
- Svensson, E. & Sinervo, B. 2000. Experimental excursions on adaptive landscapes: density-dependent selection on egg size. *Evolution*, 54: 1396-1403.
- Thompson, M.B., Stewart, J.R. & Speake, B.K. 2000. Comparison of nutrient transport across the placenta of lizards differing in placental complexity. *Comparative Biochemistry and Physiology-Part A. Molecular and Integrative Physiology*, 127A: 469-479.
- Tinkle, D.W. & Dunham, A.E. 1983. Demography of the tree lizard, *Urosaurus ornatus*, in central Arizona. *Copeia*, 1983: 585-598.
- Tinkle, D.W. & Dunham, A.E. 1986. Comparative life histories of two syntopic sceloporine lizards. *Copeia*, 1986: 1-18.
- Tinkle, D.W. & Gibbons, J.W. 1977. The distribution and evolution of viviparity in reptiles. *Miscellaneous Publications. Museum of Zoology. University of Michigan*, 154: 1 - 55.
- Tinkle, D.W., Dunham, A.E. & Congdon, J.D. 1993. Life history and demographic variation in the lizard *Sceloporus graciosus*: a long-term study. *Ecology*, 74 (8): 2413-2429.
- Tinkle, D.W., Wilbur, H.M. & Tilley, S.G. 1970. Evolutionary strategies in lizard reproduction. *Evolution*, 24: 55-74.
- Van Damme, R., Bauwens, D., Braña, F. & Verheyen, R.F. 1992. Incubation temperature differentially affects hatching time, egg survival, and hatching performance in the lizard *Podarcis muralis*. *Herpetologica*, 48: 220-228.
- Vences, M., Galán, P., Miramontes, K. & Vieites, D.R. 2004. Weak expression of reproductive seasonality in a dwarf gecko (*Lygodactylus verticillatus*) from arid south-western Madagascar. *Journal of Arid Environments*, 56: 329-338.
- Vicente, L.A. 1989. *Sobre a História natural dos répteis da ilha Berlenga. A síndrome de insularidade*. Tesis doctoral. Universidad de Lisboa.
- Vitt, L.J. & Cooper, W.E. 1985. The relationship between reproduction and lipid cycling in the skink *Eumeces laticeps* with comments on brooding ecology. *Herpetologica*, 41 (4): 419-432.
- Vitt, L.J. & Congdon, J.D. 1978. Body shape, reproductive effort, and relative clutch mass in lizards: resolution of a paradox. *American Naturalist*, 112: 595-608.
- Vitt, L.J. & Pianka, E.R. (eds.). 1994. *Lizard Ecology: Historical and Experimental Perspectives*. Princeton University Press. Princeton, NJ.
- Vitt, L.J. & Price, H.J. 1982. Ecological and evolutionary determinants of relative clutch mass in lizards. *Herpetologica*, 38 (1): 237-255.
- Völk, W. & Alfermann, D. 2007. *Die Blindschleiche. Die vergessene Echse*. Laurenti Verlag. Bielefeld.
- Warner, D.A. & Shine, R. 2007. Fitness of juvenile lizards depends on seasonal timing of hatching, not offspring body size. *Oecologia*, 154: 65-73.
- Warner, D.A., Bonnet, X., Hobson, K.A. & Shine, R. 2008. Lizards combine stored energy and recently acquired nutrients flexibly to fuel reproduction. *Journal of Animal Ecology*, 77: 1242-1249.
- Williams, G.C. 1966. Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *American Naturalist*, 100: 687-690.
- Yaron, Z. 1985. Reptile placentation and gestation: structure, function, and endocrine control. 527-603. In: Gans, C. & Billett, F. (eds.). *Biology of Reptilia. Vol. 15*. John Wiley and Sons. New York. U.S.A.
- Zug, G.R., Vitt, L.J. & Caldwell, J.P. 2001. *Herpetology. (2^a ed.)*. Academic Press. San Diego, CA.