

# VARIACIÓN ONTOGENÉTICA EN LA EFICIENCIA DE *GALLOTIA GALLOTI* COMO DISPERSOR DE SEMILLAS:

Implicaciones para la conservación del bosque termoesclerófilo de Tenerife.



Raquel Rodríguez Izquierdo | [sraquelri@gmail.es](mailto:sraquelri@gmail.es)

 Universidad  
de La Laguna

 IPNA  
CSIC

 CSIC  
CONSEJO SUPERIOR DE INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS

Trabajo de Fin de Máster | Máster en Biodiversidad Terrestre y Conservación en Islas.



# MEMORIA TRABAJO DE FIN DE MÁSTER

*Máster en Biodiversidad Terrestre y Conservación en Islas*

*Curso 2018 - 2019*



---

***VARIACIÓN ONTOGENÉTICA EN LA EFICIENCIA DE  
GALLOTIA GALLOTI COMO DISPERSOR DE SEMILLAS:***

***Implicaciones para la conservación del bosque  
termoesclerófilo de Tenerife.***

---

Alumna | Raquel Rodríguez Izquierdo.

Tutores | Aarón González Castro, Néstor Pérez Méndez y Manuel Nogales Hidalgo.

Créditos de la cubierta:

- Imagen de *Gallotia galloti*: Manuel Marrero.
- Imagen del paisaje: Raquel Rodríguez Izquierdo.

## Agradecimientos

Son varias las personas y entidades que han hecho posible que este trabajo saliera adelante.

En primer lugar, quiero agradecer al IPNA – CSIC, y a todo el equipo humano que hay detrás, por acogerme y permitirme hacer de sus instalaciones mi segunda casa durante los meses que ha durado esta aventura. En especial a Alfredo Valido, por ceder los datos biométricos que han sido tan importantes para este estudio.

También tengo que dar las gracias a mis tutores, que han sabido guiarme en cada paso, entender mis limitaciones y preocuparse de que esta experiencia no fuera únicamente una etapa más que superar, sino una nueva oportunidad para aprender, mejorar y disfrutar del trabajo que me gusta hacer. Sin su supervisión y sus correcciones habría dormido más horas, pero nunca habría conseguido sacar el máximo partido de esta vivencia.

A Néstor Pérez Méndez le debo todo mi respeto por depositar su confianza en mí para desarrollar y sacar adelante este trabajo. Además, le agradezco el estar presente, aun estando lejos, con aportaciones siempre interesantes y enriquecedoras.

Agradezco especialmente a Aarón González Castro todo el esfuerzo, la implicación y el interés que ha puesto a lo largo de la evolución de este proyecto. No solo supervisando de cerca cada paso, sino también tomando parte activa en los trabajos, siempre con una actitud positiva, paciente y con un trato humano sobresaliente.

No me puedo olvidar de Raphaël Grell, mi compañero de campo y de fatigas. Su disponibilidad a ayudar sin descanso, su buen humor y su positivismo, han hecho que las largas jornadas de campo fueran un poquito menos largas y mucho más divertidas.

Por último, mi más profundo agradecimiento a mis padres, que siempre me han apoyado y han tenido palabras de aliento para mí. Sin su constante esfuerzo y dedicación, nunca hubiera tenido el privilegio de formarme y sacar adelante este proyecto.

# Índice<sup>1</sup>

<b>Resumen</b> .....	1
<b>Abstract</b> .....	2
<b>1. Introducción</b> .....	3
1.1. <i>Objetivos</i> .....	7
<b>2. Historia natural del bosque termoesclerófilo</b> .....	8
<b>3. Material y métodos</b> .....	11
3.1. Área de estudio .....	11
3.2. <i>Muestreo de excrementos y asignación de tamaños corporales</i> .....	13
3.3. <i>Componente cuantitativo de la SDE</i> .....	16
3.4. <i>Componente cualitativo de la SDE</i> .....	16
3.5. <i>Estimación de la SDE total proporcionada por lagartos grandes y pequeños</i> .....	19
<b>4. Análisis de datos</b> .....	21
<b>5. Resultados</b> .....	23
<b>6. Discusión</b> .....	28
6.1. <i>Riqueza de especies dispersadas</i> .....	29
6.2. <i>Componente cuantitativo de la SDE</i> .....	30
6.3. <i>Componente cualitativo de la SDE</i> .....	31
6.4. <i>Seed Dispersal Effectiveness SDE</i> .....	32
<b>7. Implicaciones para la conservación del bosque termoesclerófilo.</b> .....	33
<b>8. Futuras líneas de investigación.</b> .....	34
<b>9. Conclusiones</b> .....	35
<b>10. Referencias</b> .....	37
<b>Anexos</b> .....	43
<b>Anexo I</b> .....	44
<b>Anexo II</b> .....	45
<b>Anexo III</b> .....	47

1. El índice, los títulos, imágenes, tablas y todas las referencias del texto están vinculados para facilitar la lectura del documento.

## Resumen

En ambientes insulares, los lagartos tienden a incluir en su dieta una mayor proporción de materia vegetal con respecto a los del continente. Por tanto, estos animales son elementos clave para la dinámica de las plantas en muchas comunidades insulares, donde consumen una considerable cantidad de frutos. En Canarias, de hecho, se ha demostrado que los lagartos del género endémico *Gallotia* juegan un papel muy importante en los sistemas de dispersión de semillas de muchas de las especies de plantas que producen frutos carnosos. Sin embargo, a día de hoy, no se conoce a ciencia cierta si la efectividad de los lagartos como dispersores de semillas varía significativamente a lo largo de la ontogenia de estos saurios. Por lo tanto, este trabajo tiene como objetivo principal la comparación de la efectividad de la dispersión de semillas (*SDE*, por sus siglas en inglés) proporcionada por individuos grandes y pequeños de lagartizón *Gallotia galloti* (Oudart, 1839) a un grupo de plantas representativas de los bosques termoesclerófilos, uno de los hábitats más amenazados de las islas macaronésicas. Los resultados de esta investigación muestran que los machos adultos dispersan una mayor riqueza de plantas que los lagartos juveniles y las hembras. Además, considerando la cantidad y la calidad de la dispersión, los lagartos grandes proporcionan mayor *SDE* a las plantas frente a aquella proporcionada por los pequeños. Estos resultados podrían tener importantes implicaciones para la conservación del bosque termoesclerófilo de Tenerife en un contexto de cambio global, en el que los depredadores exóticos invasores, sin llegar a causar la extinción de especies nativas, pueden provocar la reducción progresiva de su talla corporal.

## Abstract

In island environments, lizards tend to include plant materials into their diet at a higher proportion than in the mainland surroundings. They are considered as key elements for plant dynamics in many islands communities, where they consume a great amount of fruits. In the Canary Islands, it has been evidenced that *Gallotia* lizards are among the most important seed dispersers of fleshy-fruited plant species. However, if lizards' effectiveness as seed dispersers changes or not throughout their ontogeny is still unknown. Hence, this study compares the "seed dispersal effectiveness" (*SDE*) provided by large and small-sized individuals of the common Canary lizard *Gallotia galloti* (Oudart 1839) to a group of plant species representative of the thermo-sclerophyllous shrubland, one of the most threatened habitats in the macaronesian islands. The results of this study show that large male lizards disperse a greater wealth of plants species than juveniles and female lizards. In addition, considering the quantity and quality of dispersal, large-sized lizards provide a higher *SDE* to plants than small-sized lizards. These results might have important consequences for the conservation of the thermos-sclerophyllous shrubland from Tenerife within a context of global change, where invasive alien predators, although without driving native species to extinction, can lead to their body size reduction.

## 1. Introducción.

En el año 2000, los investigadores Paul Crutzen y Eugene F. Stoermer, hablaban por primera vez de del concepto temporal “Antropoceno” para definir la actual época geológica (Crutzen, 2002). Según estos autores, en esta época, los seres humanos se han convertido en una fuerza de cambio tan notable, que es necesario describir una nueva etapa que explique ese impacto en los ecosistemas (Crutzen, 2002). En este contexto, las actividades humanas están ejerciendo cambios cada vez mayores en el medio ambiente a todas las escalas, llegando a superar la capacidad de carga de los ecosistemas. Ello ha desencadenado una ola de extinciones sin precedentes en cuanto a su velocidad y magnitud, por lo que el ser humano es considerado el responsable de la llamada “sexta gran extinción” de la Historia de la Tierra (Barnosky *et al.*, 2011).

Apenas estamos comenzando a comprender cómo son los patrones de pérdida de especies y cómo estos cambios condicionan a la estructura y composición de las comunidades (Cavender-Bares *et al.*, 2009), ya que estas perturbaciones no afectan por igual a todos los taxones, ni tampoco, ocurren por igual en todos los territorios (Dirzo *et al.*, 2014). Así pues, una quinta parte de los reptiles (entiéndase saurópsidos no aves) europeos están considerados como amenazados, llegando a una situación de riesgo incluso superior a la de las aves y los mamíferos (Cox & Temple, 2009). A esto, se suma que, aproximadamente, el 75% de las extinciones de especies animales ocurridas en los últimos 400 años, han tenido lugar en islas (Barnosky *et al.*, 2011). De hecho, solo en Canarias, se encuentran 3 de los lacértidos más amenazados del mundo (G.

*intermedia* (Hernández, Nogales & Martín, 2000), *G. gomerana* Hutter, 1985 y *G. simonyi* (Steindachner, 1889) según la Lista Roja de la UICN (2019).

Al contrario de lo que puede ocurrir en sistemas continentales, donde los lagartos son principalmente insectívoros, en ambientes insulares suelen alimentarse mayoritariamente de plantas (Pérez-Mellado & Corti, 1993; Van Damme, 1999; Cooper & Vitt, 2002; Valido & Olesen, 2019). Las Islas Canarias no son una excepción, ya que los lagartos del género endémico *Gallotia* presentan una dieta omnívora en la que incorporan gran cantidad de especies vegetales con frutos carnosos (Valido *et al.*, 2003; Rodríguez *et al.*, 2008). No obstante, los lagartos juveniles tienden a presentar una dieta eminentemente insectívora y, a medida que crecen, van incorporando progresivamente una mayor cantidad de frutos carnosos en su dieta (Valido, 1999; Rodríguez *et al.*, 2008).

Las interacciones entre plantas y animales frugívoros son a menudo complejas, pero cruciales para el ciclo de reproducción de las plantas con frutos carnosos (Jordano, 2014). Los fenómenos de endozoocoria mejor estudiados, son los mediados por vertebrados frugívoros que, a cambio de obtener como recompensa la pulpa nutritiva del fruto, actúan como agentes dispersantes de las semillas (Jordano, 2014). Este tipo de interacciones permite que las semillas se alejen de las plantas madre, colonizando nuevos sitios (Howe & Smallwood, 1982) y evitando así, la mayor probabilidad de competencia, depredación y afección por parásitos que suele existir en la proximidad de las plantas madre (Janzen, 1970; Connell, 1971), además de promover el flujo de genes dentro y entre las poblaciones (Hamrick *et al.*, 1993). Esto está también relacionado con el tratamiento digestivo de los animales (Traveset & Verdú, 2002), cuyos tiempos

de retención variarán dependiendo del tamaño del cuerpo del animal, influyendo en la viabilidad y germinación de las semillas (Karasov, 1990).

En un contexto de cambio global como el actual, las relaciones mutualistas de dispersión de semillas parecen ser cada vez más frágiles, debido a la pérdida de biodiversidad por causas predominantemente de origen antrópico, ya sea de forma directa o indirecta (Dirzo *et al.*, 2014). La especificidad de interacciones, así como la alta dependencia recíproca existentes entre las especies de frutos carnosos y los lagartos insulares (González-Castro *et al.*, 2012; González-Castro *et al.*, 2015), hace muy difícil que, tras la extinción de una especie, sus interacciones sean fácilmente reemplazadas por nuevas interacciones. Es por ello que la pérdida de estas relaciones de dependencia mutua, además de disminuir el potencial de regeneración natural de las plantas, podrían ocasionar la pérdida del flujo genético que se genera mediante la dispersión de las semillas (Pérez-Méndez *et al.*, 2018), con el consecuente impacto en la variación genética de las poblaciones vegetales (Pérez-Méndez *et al.*, 2018).

Por otro lado, la degradación del proceso de dispersión de semillas podría ser el resultado, entre otros motivos, de la reducción del tamaño corporal de los dispersores (Galetti *et al.*, 2008), que muchas veces es consecuencia de la depredación directa por parte de especies exóticas invasoras (Pérez-Méndez, 2016), como son principalmente los gatos asilvestrados (*Felis catus* Linnaeus, 1758; ver Nogales & Medina, 2009 para efectos en Canarias). En este sentido, se ha demostrado que la pérdida de las especies “gigantes” de lagartos del género *Gallotia* puede conllevar la degradación de los servicios de dispersión de semillas, produciendo cambios importantes en la dinámica demográfica de las poblaciones de plantas (Pérez-Méndez *et al.*, 2015). Sin embargo, la forma en

que la pérdida de los individuos de mayor tamaño (reducción de talla intraespecífica), afecta a los procesos de dispersión de semillas y reclutamiento, todavía no está del todo clara (Pérez-Méndez *et al.*, 2018a). Por lo tanto, el objetivo general de este estudio es evaluar si la reducción de tallas dentro de una misma especie, como *Gallotia galloti* (Oudart, 1839), provoca una disminución en la eficiencia de la dispersión de semillas.

El estudio de la ***Seed Dispersal Effectiveness*** (en adelante *SDE*), nos permite medir la contribución que realizan los lagartos -y cualquier animal frugívoro- como dispersores de las semillas. La *SDE* incluye dos componentes: uno cuantitativo, que se estima como el número de semillas dispersadas, y otro cualitativo, que se basa en la probabilidad de que cada semilla dispersada dé lugar a una nueva planta con posibilidades de llegar a la etapa adulta (Schupp *et al.*, 2010). A su vez, este último componente cualitativo, tiene dos subcomponentes; uno directo (tratamiento digestivo del animal) y otro indirecto (calidad del sitio de deposición de semillas para la germinación de estas y la supervivencia de las plántulas). Por lo tanto, la *SDE* proporcionada por un dispersor, se puede estimar mediante la siguiente expresión:

$$SDE = \text{Comp. Cuantitativo} \times \text{Comp. Cualitativo}$$

Hasta la fecha, se sabe que los lagartos juegan un papel fundamental en el proceso de dispersión de semillas en el bosque termoesclerófilo (Rodríguez *et al.*, 2008; González-Castro *et al.*, 2015). No obstante, la calidad de la dispersión de semillas puede depender del tamaño corporal del animal, por lo que cabría esperar que los lagartos de mayor tamaño dispersasen un mayor número de semillas (Jordano, 2014), así como que la componente cualitativa también fuera diferente entre ambos tamaños.

Por un lado, el tratamiento digestivo y su efecto sobre la germinación de semillas, puede diferir entre lagartos grandes y pequeños. En este sentido, se ha observado que el efecto escarificante del tracto digestivo de lagartos grandes sobre la testa de las semillas, puede mejorar considerablemente su germinación en algunas especies como *Withania aristata* (Pérez-Méndez *et al.*, 2018b).

Por otro lado, sería previsible que la deposición espacial de las semillas variase entre individuos grandes y pequeños, en función de diversos factores como diferencias en el comportamiento de termorregulación (Tang *et al.*, 2013) o en el uso del hábitat. Esa diferencia en el patrón espacial de deposición de semillas puede tener consecuencias posteriores sobre el reclutamiento de plántulas, ya que los diferentes tipos de microhábitats pueden ser diferentes en cuanto a la idoneidad para la germinación y supervivencia de plántulas (Schupp *et al.*, 2010). Con todo ello, es esperable que la *SDE* sea diferente para lagartos grandes y pequeños.

### 1.1. Objetivos.

En este estudio se pretende evaluar si la efectividad de los lagartos como dispersores de semillas varía significativamente a lo largo de su ontogenia. Por ello, los objetivos específicos que nos ayudarán a dar respuesta a esta pregunta serán los siguientes:

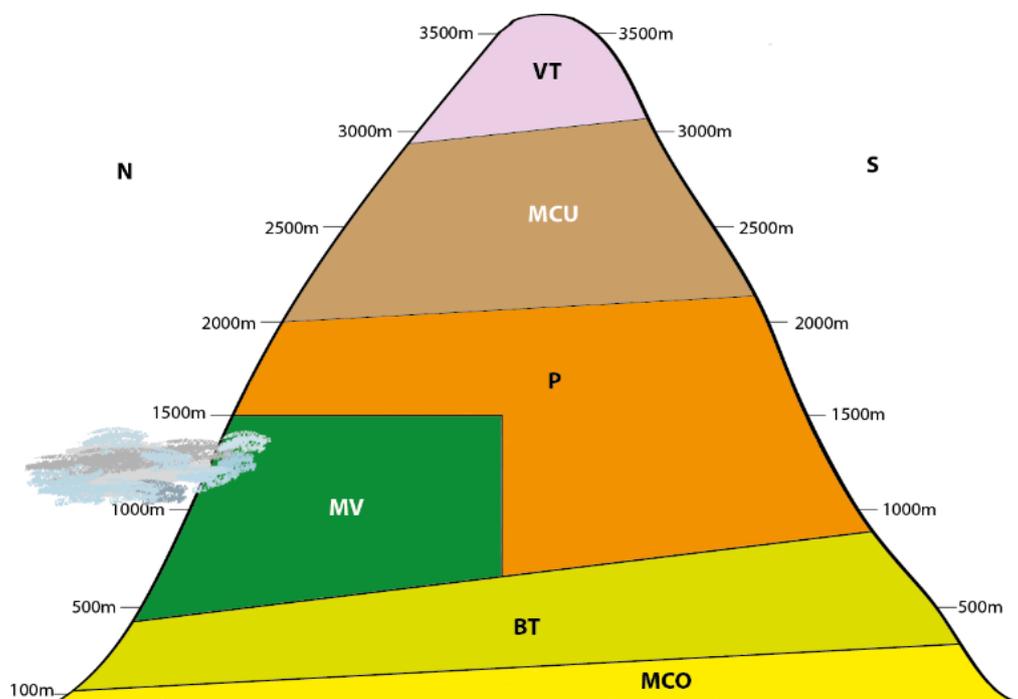
- Estudiar si existen diferencias significativas en el número de especies vegetales con frutos carnosos que son dispersadas por lagartos grandes y pequeños.

- Comparar si la cantidad de semillas dispersadas y la calidad de dispersión varía en función de la talla corporal de los animales.
- Para aquellas especies vegetales de las que se disponga de información suficiente sobre los aspectos de la *SDE* proporcionada por lagartos grandes y pequeños, simular el reclutamiento de plántulas que sería mediado por lagartos de distinta talla.

## **2. Historia natural del bosque termoesclerófilo.**

Según del Arco Aguilar *et al.* (2006), el bosque termoesclerófilo (*Cl. Rhamno crenulatae-Oleetalia cerasiformis*, A. Santos 1983 [*nom. inv. propos.* Rivas-Martínez *et al.*, 2002]) es una formación vegetal de fruticedas y bosques abiertos perennifolios de hoja dura que se desarrollan sobre suelos poco profundos, pero bien estructurados, de la Subregión Canario-Madeirense (del Arco Aguilar *et al.*, 2006) dentro de la Región Mediterránea. En Canarias, esta formación se encuentra potencialmente localizada entre el matorral costero y el monteverde (Fig. 1), aproximadamente entre 0-200 y 500 m en las vertientes a barlovento y, colindando con el matorral costero y el pinar, entre los 300-500 y 700-900 m en las vertientes a sotavento (Fernández-Palacios *et al.*, 2008). Por lo que se halla, sobre todo, en las medianías de las islas (del Arco Aguilar *et al.*, 2006). Su desarrollo óptimo de crecimiento, comprende el cinturón de vegetación correspondiente al piso bioclimático del Infra-Termomediterráneo semiárido superior y semiárido inferior (del Arco Aguilar *et al.*, 2010). Se caracteriza por presentar veranos cálidos y secos e inviernos húmedos y frescos, con

precipitaciones medias anuales que oscilan entre los 250 y 450 mm, y una temperatura media anual entre 15 y 19 °C (González *et al.*, 1986; Marzol, 2000; Fernández-Palacios *et al.*, 2008).



**Figura. 1.** Esquema de la catena altitudinal de la vegetación potencial de Canarias: MCO: matorral costero, BT bosque termoesclerófilo, MV monteverde, P pinar, MCU matorral de cumbre y VT comunidad de violeta del Teide. La figura tomó como modelo la isla de Tenerife. Ilustración basada en del Arco *et al.* (2006) y Fernández-Palacios *et al.* (2008).

Los elementos del matorral termoesclerófilo tienen su origen en la vegetación mediterránea, con géneros en común como *Asparagus*, *Jasminum*, o *Rhamnus* (Fernández-Palacios *et al.*, 2008). No obstante, estos bosques presentan en Canarias especies únicas (endemismos canarios) y especies en común con otros archipiélagos de las islas macaronésicas (endemismos macaronésicos), como son el aderno (*Heberdenia excelsa* (Aiton) Banks ex DC), el granadillo (*Hypericum canariense* L.), el tasaigo (*Rubia fruticosa* Aiton), el jazmín silvestre (*Jasminum odoratissimum* L.), el espinero (*Rhamnus crenulata* Aiton) o el guaydil (*Convolvulus floridus* L. f.), entre otras especies (del Arco Aguilar *et al.*, 2010).

En este ecosistema, es común la presencia de especies como el lagarto tizón (*Gallotia* spp.), del que se sabe que actúa como dispersor en diferentes islas (Rodríguez *et al.*, 2008; González-Castro *et al.*, 2015; Nogales *et al.*, 2016). También, es común encontrar aves como el mirlo (*Turdus merula* Linnaeus, 1758), el petirrojo (*Erithacus rubecula* (Linnaeus, 1758)), la curruca cabecinegra (*Sylvia melanocephala* (Gmelin, 1789)) o la curruca capirotada (*S. atricapilla* (Linnaeus, 1758)). Otros animales, como la paloma rabiche (*Columba junoniae* Hartert, 1916), el cuervo (*Corvus corax* Linnaeus, 1758) o los lagartos gigantes del género *Gallotia*, que fueron abundantes en el pasado pero que, a día de hoy, se han vuelto muy escasos o están al borde de la desaparición, pudieron haber actuado como importantes agentes dispersores de semillas (Nogales *et al.*, 1999; Valido, 1999; Martín & Lorenzo, 2001).

El bosque termoesclerófilo, por su ubicación en las medianías, se ha visto claramente expugnable frente al ser humano desde su llegada a Canarias. Ya desde tiempos prehistóricos, la utilización de este entorno como lecho de asentamientos humanos y como fuente de recursos (Rodríguez-Delgado & Marrero-Gómez, 1990) ha ocasionado que su superficie se haya visto drásticamente reducida, hasta convertirse en uno de los hábitats más fragmentados y amenazados de los archipiélagos macaronésicos (González *et al.*, 1986; del Arco Aguilar *et al.*, 2006; Fernández-Palacios *et al.*, 2008). Esta formación vegetal, que llegó a ocupar más de 70.000 ha de la superficie insular, se encuentra relegada, a día de hoy, a solo el 11% (Fernández-Palacios *et al.*, 2008). Según los autores, en el caso de Tenerife, de las aproximadamente 30.000 ha que esta formación vegetal ocupaba en el pasado, en la actualidad solamente llega a cubrir apenas 440 ha.

### 3. Material y métodos.

#### 3.1. Área de estudio.

El trabajo de campo para este estudio se realizó entre los meses de febrero y mayo de 2019, en una superficie aproximada de 3 ha, en las laderas de Los Adernos (El Pleito) y Cecilia (UTM: 28R 317.523E 3.138.253N y 319.973E 3.138.321N, respectivamente; Fig. 2a). Ambas localidades pertenecen al término municipal de Buenavista del Norte (Tenerife) y constituyen una de las mejores representaciones del bosque termoesclerófilo propio de las medianías del norte de Tenerife (Fernández-Palacios *et al.*, 2008; del Arco Aguilar *et al.*, 2010) (Fig. 2b).



**Figura 2.** [a] Situación de la zona de estudio en la isla de Tenerife (imagen: Museos de Tenerife, La Naturaleza y El Hombre, Jornadas técnicas de Geodiversidad de Canarias, 2016. Ortofoto GRAFCAN). [b] Vista panorámica del área de estudio (imagen: Raquel Rodríguez).



Algunas de las especies vegetales que producen frutos carnosos (tanto exóticas, como nativas y endémicas) más abundantes en el área de estudio y que aparecieron con frecuencia en los excrementos de lagartos analizados aparecen incluidas en la Figura 3, mientras que los vertebrados frugívoros más comunes en la zona se muestran en la Figura 4.

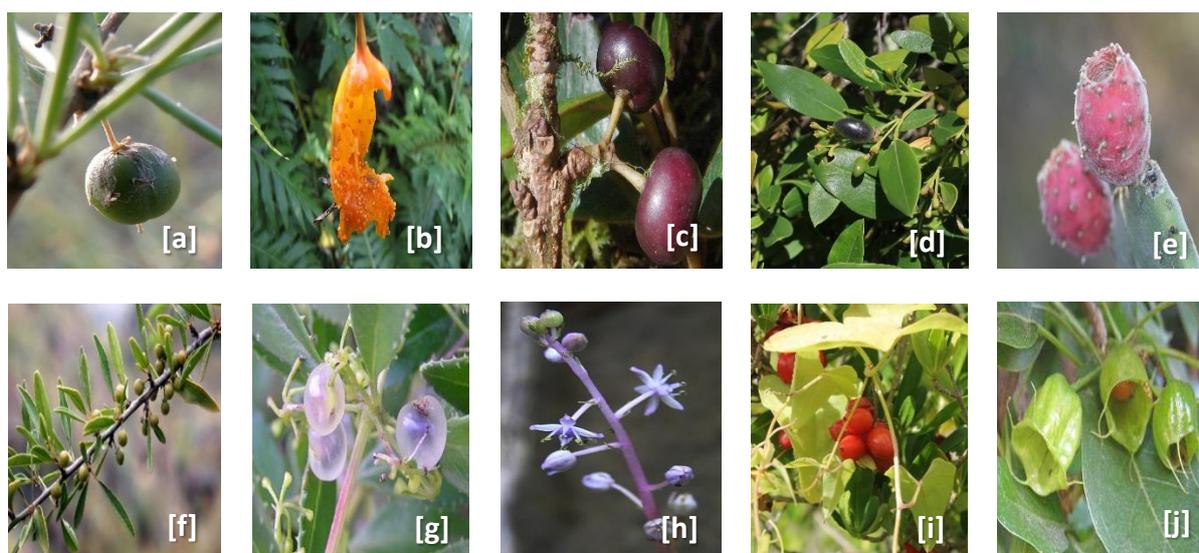


Foto	Especie vegetal	Nombre común
a	<i>Asparagus plocamoides</i> <i>Asparagus umbellatus</i>	Esparragón
b	<i>Canarina canariensis</i>	Bicacarera
c	<i>Heberdenia excelsa</i>	Aderno
d	<i>Jasminum odoratissimum</i>	Jazmín silvestre
e	<i>Opuntia tomentosa</i> <i>Opuntia maxima</i>	Tunera
f	<i>Rhamnus crenulata</i>	Espinero
g	<i>Rubia fruticosa</i>	Tasaigo
h	<i>Scilla haemorrhoidalis</i>	Cebolla almorrana
i	<i>Tamus edulis</i>	Norsa
j	<i>Withania aristata</i>	Orobal

**Figura 3.** Especies vegetales cuyas semillas se encontraron dentro de los excrementos de lagarto analizados.

Fuentes de las imágenes de los frutos carnosos consumidos por lagartos en el área de estudio: [a], [f], [g], [h], [i] [www.floradecanarias.com](http://www.floradecanarias.com); [b] <https://commons.wikimedia.org>; [c] <http://www3.gobiernodecanarias.org/medusa/wiki/>; [d], [i] Raquel Rodríguez; [e] <http://herbanwmex.net/>



<b>Foto</b>	<b>Especie animal</b>	<b>Nombre común</b>
<b>a</b>	<i>Gallotia galloti</i>	Lagarto tizón
<b>b</b>	<i>Erithacus rubecula</i>	Petirrojo
<b>c</b>	<i>Turdus merula</i>	Mirlo
<b>d</b>	<i>Sylvia atricapilla</i>	Curruca capirotada
<b>e</b>	<i>Sylvia melanocephala</i>	Curruca cabecinegra

**Figura. 4.** Especies frugívoras más comunes en el área de estudio.

Fuentes de las imágenes de los frugívoros más comunes en el área de estudio: **[a]** Raquel Rodríguez; **[b]**, **[c]**, **[d]**, **[e]**, **[f]** <http://www.seo.org>

### 3.2. Muestreo de excrementos y asignación de tamaños corporales.

El estudio del patrón espacial de la deposición de las semillas se realizó distinguiendo entre dos tipos de microhábitats: **abiertos** (sin cobertura vegetal) y **cerrados** (bajo cubierta vegetal). En cada uno de ellos se colocaron trampas de semillas consistentes en mallas (tela mosquitera) de material plástico gris, con 900 cm<sup>2</sup> de superficie y con una luz de malla de 1 mm (para proporcionar buen drenaje), donde se colectaban los excrementos de lagarto (Fig. 5).



**Figura. 5.** Ejemplo de trampas de semillas colocadas en; **a)** microhábitat abierto y, **b)** microhábitat cerrado.

En total se colocaron 150 trampas de semillas distribuidas por toda el área de estudio (75 en microhábitat abierto y 75 en microhábitat cerrado). Debido a la pendiente del terreno y la difícil accesibilidad, las trampas se establecieron de forma paralela a diferentes caminos y veredas que cruzan el área de estudio (Fig. 6). Estas fueron visitadas cada dos semanas a lo largo de 4 meses y se colectaron e identificaron los excrementos de lagarto que pudiera haber en ellas. Mediante su posterior análisis en el laboratorio, se pudo identificar y cuantificar las semillas dispersadas por cada tipo de lagarto.



**Figura 6.** Distribución de la totalidad de las trampas (n = 150) a lo largo de la zona de estudio. Mapa diseñado con *ArcGIS Desktop* 10.5. versión 10.5.0.6491.

Además de las excretas encontradas en las trampas de semillas, también se colectaron excrementos presentes a lo largo de los diversos transectos que

cruzaban el área de estudio, pero localizados fuera de las trampas. Esto permitió detectar interacciones frugívoras de los lagartos con plantas presentes en la zona pero que, dada su rareza, sus semillas pudieran no aparecer en los excrementos colectados en las trampas de semillas.

Además, se tomó *in situ* la medida del diámetro de cada excreta con un calibrador digital para poder estimar la longitud hocico-cloaca (LHC) del animal siguiendo un modelo de regresión lineal basado en el diámetro de la excreta. Este modelo de regresión se parametrizó utilizando datos cedidos por A. Valido (datos no publicados), y utiliza el diámetro del excremento como variable predictora del tamaño corporal (LHC) del animal ( $y = 0.19503x + 1.89206$ ;  $n = 24$ ,  $r_p = 0.62$ ,  $R^2 = 0.39$ ). Con base en análisis discriminantes, conviene aclarar que los excrementos asociados a lagartos pequeños (LHC < 105 mm) podrían corresponder a juveniles o a hembras, mientras que los excrementos asignados a lagartos grandes (LHC  $\geq$  105 mm) corresponderían a machos adultos (Pérez-Méndez, datos no publicados).

Posteriormente, todos los excrementos que habían sido colectados y asignados a alguna de las dos clases de talla corporal, fueron analizados en el laboratorio bajo una lupa binocular con la ayuda de pinzas y aguja enmangada, a fin de contar e identificar las semillas contenidas dentro de cada excreta. Esto permitió identificar cada una de estas semillas a nivel de especie o género, utilizando la colección de semillas de referencia del IPNA-CSIC, y saber el número de especies vegetales que eran dispersadas por lagartos grandes y pequeños, así como el número de semillas de cada especie que apareció en cada excremento.

### 3.3. Componente cuantitativo de la SDE.

Contabilizar únicamente el número de semillas aparecidas en las excretas, produciría un sesgo en cualquier comparación entre lagartos grandes y pequeños en lo que se refiere a su importancia cuantitativa (cantidad de semillas) como dispersores de semillas. Esto es así porque el número de excrementos -y, por tanto, de semillas- por superficie, dependerá de la densidad de los lagartos y de la frecuencia con la que depositan sus excrementos (variables que ya de por sí, estarán influenciadas por el tamaño de los lagartos).

Sin embargo, basándose únicamente en las muestras colectadas en las trampas de semillas, fue posible determinar la cantidad de semillas por unidad de superficie que eran depositadas en cada tipo de microhábitat por cada tipo de talla de lagarto (grande o pequeño) sin que las conclusiones se vieses sesgadas por las diferentes densidades de lagartos grandes y pequeños. Estos datos se utilizaron para comparar el componente cuantitativo de la SDE aportada por ambos tipos de lagartos, tanto agrupando la totalidad de semillas, como diferenciando para cada especie vegetal independientemente. En este último caso -el de comparación para cada especie vegetal por separado-, el estudio se centró solamente en aquellas especies cuyas semillas hubiesen sido depositadas en las trampas de semillas por ambos tipos de lagartos. Estas fueron; *Rubia fruticosa*, *Jasminum odoratissimum* y *Withania aristata*.

### 3.4. Componente cualitativo de la SDE.

El componente cualitativo de la SDE fue evaluado solo para tres especies vegetales (*J. odoratissimum*, *R. fruticosa* y *W. aristata*); las únicas cuyo

componente cuantitativo de la *SDE* pudo estimarse tanto por parte de lagartos grandes como pequeños. Tal y como se explicó en la introducción, cabe recordar que el componente cualitativo de la *SDE* posee dos subcomponentes asociados; uno directo, que dependerá del tratamiento digestivo del animal, y otro indirecto que es consecuencia de la calidad del sitio de deposición de las semillas, para la germinación y supervivencia de las plántulas. Todo ello, en su conjunto, determinará las probabilidades de reclutamiento de las nuevas plántulas.

Si bien es cierto que en pocos meses (previsto a partir de octubre de 2019) se desarrollarán experimentos de germinación con las semillas halladas durante el trabajo de campo, es necesario puntualizar que, a fin de poder concluir la memoria en plazos para su presentación durante el presente curso académico, el componente cualitativo de la dispersión se ha estimado usando datos procedentes de estudios previos con las mismas especies vegetales que aquí nos ocupan. Para evaluar la germinación de las semillas en función del tamaño de los lagartos, se utilizaron los datos de los experimentos mostrados por González-Castro *et al.* (2015) y Pérez-Méndez *et al.* (2018).

Se tomaron los datos obtenidos de las siembras realizadas con *J. odoratissimum*, *R. fruticosa* y *W. aristata* (véase el Anexo I de esta memoria), para estudiar el efecto en la germinación causado por los lagartos grandes y pequeños. No obstante, para *J. odoratissimum* hubo que asumir similitud en el efecto causado por lagartos grandes y pequeños, ya que González-Castro *et al.* (2015) no discernió a esos niveles. En estos experimentos de germinación se asignaron 3 tratamientos para estudiar la influencia del tratamiento digestivo en las semillas. Estos consistieron en: [a] sembrar semillas provenientes de excretas de lagartos grandes, [b] de lagartos pequeños y [c] semillas “control”

que no hubieran sido ingeridas por lagartos, consistentes en semillas extraídas de plantas madre y manualmente depulpadas.

La siembra de las semillas se realizó en pocillos de 4 cm<sup>2</sup> y 5 mm de profundidad. Además, se hizo en un invernadero con condiciones abióticas controladas (un sustrato estándar compuesto de 50% de tierra, 25% de turba y 25% de arena volcánica), un régimen natural de luz-oscuridad y temperatura. Los pocillos fueron regados cada dos días y la germinación fue monitorizada cada 5 días, entre octubre y marzo del siguiente año (seis meses), coincidiendo con la mayor parte del periodo lluvioso en Canarias y que coincide con la emergencia de las plántulas. Esto permitió determinar las probabilidades de germinación de semillas “control” y la germinación de semillas que habían sido ingeridas por los lagartos.

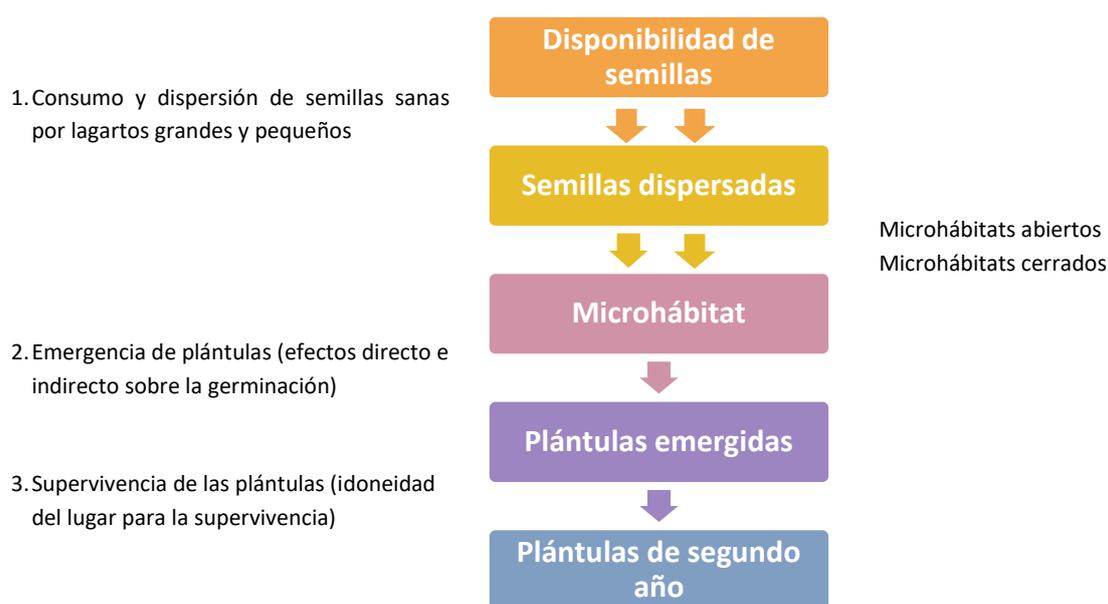
Por otro lado, para evaluar el efecto indirecto del componente cualitativo de la *SDE* se estudió el porcentaje de semillas que germinaron en cada tipo de microhábitat. Para ello, se utilizaron los datos obtenidos por González-Castro *et al.* (2015) mediante un experimento de germinación en el campo (Anexo II). En dicho estudio, se estableció un total de 10 parcelas (1 m<sup>2</sup>) por cada tipo de microhábitat. El experimento de germinación comenzó en octubre de 2010 y concluyó en marzo de 2011 coincidiendo con el régimen de lluvias, y la germinación se siguió cada dos semanas (véase González-Castro *et al.*, 2015 para más detalles).

Para evaluar la idoneidad de cada microhábitat para la supervivencia de plántulas se utilizaron los datos obtenidos por González-Castro *et al.* (2015) (Anexo III). El registro de la supervivencia comenzó justo antes de la estación seca (la más desfavorable para el establecimiento de las plántulas). En ese

momento, se identificaron y marcaron todas las plántulas encontradas en 40 parcelas (de 2 m<sup>2</sup>, cada uno) distribuidos equitativamente en cada tipo de microhábitat. Luego, tras la época estival, se revisaron las mismas parcelas y se registraron aquellas plántulas que aún seguían vivas.

### 3.5. Estimación de la SDE total proporcionada por lagartos grandes y pequeños.

La SDE fue estimada como la densidad de plántulas de cada especie vegetal contribuida por lagartos grandes o lagartos pequeños en la zona de estudio. Para ello, se utilizó un modelo estocástico de simulación (Fig. 7) que sigue los procesos de reclutamiento de plántulas, y que fue parametrizado con valores de los componentes cuantitativos y cualitativos de la SDE medidos en el campo y en invernadero (Tabla 1), tal y como se ha explicado previamente en las secciones “3.3. Componente cuantitativo de la SDE” y “3.4 Componente cualitativo de la SDE”.



**Figura. 7.** Esquema conceptual del modelo de simulación del reclutamiento de plántulas para especies dispersadas por lagartos grandes y pequeños.

**Tabla 1.** Parámetros usados en el modelo y cuyos valores empíricos se tomaron siguiendo las metodologías previamente explicadas. Son mostradas la media; mediana y el rango (entre paréntesis).

<b>Parámetro</b>	<b><i>Jasminum</i></b>	<b><i>Rubia</i></b>	<b><i>Withania</i></b>
<b><i>Semillas dispersadas</i></b>			
Lagartos Grandes			
Cerrado	0; 0 (0–0)	0,11; 0 (0–6)	0,12; 0 (0–5)
Abierto	0,78; 0 (0–15)	1,24; 0 (0–45)	0,16; 0 (0–6)
Lagartos Pequeños			
Cerrado	0; 0 (0–0)	0,08; 0 (0–3)	0; 0 (0–0)
Abierto	0,07; 0 (0–3)	0,17; 0 (0–5)	0,04; 0 (0–3)
<b><i>Germinación de semillas; efecto del microhábitat<sup>‡</sup></i></b>			
Cerrado	0,64; 0,61 (0,51–0,85)	0,82; 0,85 (0,46–1)	0,73; 0,67 (0,56–1)
Abierto	0,56; 0,54 (0,42–0,78)	0,46; 0,43 (0,23–0,77)	0,64; 0,67 (0,39–0,82)
<b><i>Germinación de semillas; efecto de la ingestión</i></b>			
Lagartos Grandes	0,37 <sup>‡</sup>	0,42 <sup>*</sup>	0,41 <sup>*</sup>
Lagartos Pequeños	0,37 <sup>‡</sup>	0,44 <sup>*</sup>	0,31 <sup>*</sup>
<b><i>Supervivencia de plántulas<sup>‡</sup></i></b>			
Cubierto	0,69; 0,67 (0,42–0,91)	0,20; 0,13 (0–0,6)	0,06; 0 (0–0,5)
Abierto	0,34; 0,33 (0–1)	0,07; 0 (0–0,4)	0,17; 0 (0–1)

<sup>‡</sup>Obtenido de González-Castro *et al.* (2015).

<sup>\*</sup>Obtenido de Pérez-Méndez *et al.* (2018b).

Para cada especie vegetal, el modelo de simulación de reclutamiento consta de una serie de etapas conectadas por procesos (Fig. 7), cada uno de ellos con sus propias medidas empíricas de probabilidad de transición entre las diferentes etapas (Tabla 1). El modelo comienza distribuyendo las semillas en los dos tipos de microhábitats (abierto y cerrado), de acuerdo a las densidades de semillas muestreadas en las trampas de semillas. Entonces, se aplican las probabilidades de transición correspondientes a: [1] dispersión por lagartos grandes o lagartos pequeños (es decir, porcentaje de semillas que aparecieron en excrementos de lagarto grande o de lagarto pequeño), [2] germinación de semillas, considerando tanto el efecto del microhábitat (porcentaje de semillas de control, tomadas de las plantas madre, que germinan en cada microhábitat) y el efecto directo causado por la ingestión de la semilla (relación entre la probabilidad de germinación de plántulas obtenidas de semillas defecadas por lagartos grandes

o pequeños y la probabilidad de germinación de las semillas control) y, por último, [3] supervivencia de plántulas (porcentaje de plántulas que sobreviven después del primer verano).

La muestra original de probabilidades de transición para cada proceso, medido empíricamente, fue “remuestreada” 1.000 veces al azar mediante selección con reemplazo (*bootstrap*; Manly, 1998). El modelo estocástico propuesto permite rastrear el destino de individuos (semillas o plántulas) durante todo el proceso. Así, es posible cuantificar los individuos que alcanzan cada etapa de reclutamiento. Por lo tanto, la salida final de cada iteración del modelo (la *SDE* simulada) es el resultado del producto de las probabilidades de transición seleccionadas al azar en cada etapa del proceso de reclutamiento de plántulas mediado por lagartos grandes y por lagartos pequeños. Para computar la *SDE* que lagartos grandes y pequeños proporcionaban a cada una de las tres especies vegetales consideradas (*J. odoratissimum*, *R. fruticosa* y *W. aristata*), el número estimado de plántulas reclutadas en cada microhábitat fue posteriormente ponderado por el porcentaje de cobertura de esos tipos de microhábitat en la propia área de estudio.

#### **4. Análisis de datos.**

Los análisis estadísticos de las muestras obtenidas se realizaron mediante el uso del *software R* (versión 3.5.3.; R Core Team, 2019), con ayuda de los paquetes estadísticos “*car*” (Fox & Weisberg, 2011), “*Deducer*” (Fellows, 2012),

“*glmmADMB*” (Fournier *et al.*, 2012; Skaug *et al.*, 2012), “*lme4*” (Bates *et al.*, 2015) y “*psc*” (Jackman, 2017).

Para saber si los lagartos grandes y pequeños dispersan el mismo número de especies y la misma cantidad de semillas, se utilizaron dos *modelos mixtos lineales generalizados* (*GLMM*, por sus siglas en inglés), los cuales fueron ajustados con una distribución de los errores de tipo *Poisson*; siendo las variables respuesta “el número de especies vegetales aparecidas” y “el número de semillas totales contabilizadas en cada excremento” en sendos análisis. En ambos análisis, la variable predictora fue el “tamaño de lagarto”, con las distintas fechas como el componente aleatorio. Este modelo permite tener en cuenta el factor temporal para evitar sesgos debidos a pseudorréplicas como, por ejemplo, la presencia de excrementos que hayan sido colectados en un mismo lugar, pero en distinta fecha, y que podrían corresponder a un mismo lagarto.

El análisis utilizado para comparar el componente cuantitativo de la *SDE*, es decir el número de semillas por superficie (tanto para todas las especies vegetales juntas como para *J. odoratissimum*, *R. fruticosa* y *W. aristata* por separado), fue aplicado a los excrementos hallados en las trampas de semillas. Para ello se utilizó un *GLMM* ajustado a una distribución *Poisson* de los errores, pero inflada en ceros, donde la variable respuesta fue el “número de semillas” encontradas en cada trampa, la variable predictora el “tamaño de lagarto” y el componente aleatorio del modelo la identidad de cada trampa anidada en las distintas fechas de muestreo.

Para evaluar si el patrón espacial de deposición de semillas entre microhábitats era similar o no entre lagartos grandes y pequeños se utilizó, un *likelihood ratio test* (*G - test*) aplicado a una tabla de contingencia con las semillas

dispersadas por ambos tipos de lagartos (grande vs. pequeño) y los distintos microhábitats (abierto vs. cerrado).

Finalmente, y para cada una de las tres especies vegetales por separado (*J. odoratissimum*, *R. fruticosa* y *W. aristata*), para comparar la *SDE* proporcionada por lagartos grandes y pequeños, se cotejaron las 1.000 simulaciones de reclutamiento (plántulas reclutadas por unidad de superficie) efectuadas por el modelo estocástico de transición de probabilidades. Para ello, se utilizó un *GLM* considerando una distribución *Poisson* inflada en ceros. En dicho modelo, la variable respuesta consistió en la propia salida del modelo (“plántulas reclutadas por unidad de superficie”), mientras que el predictor categórico fue el “tamaño de lagarto” (grande vs. pequeño).

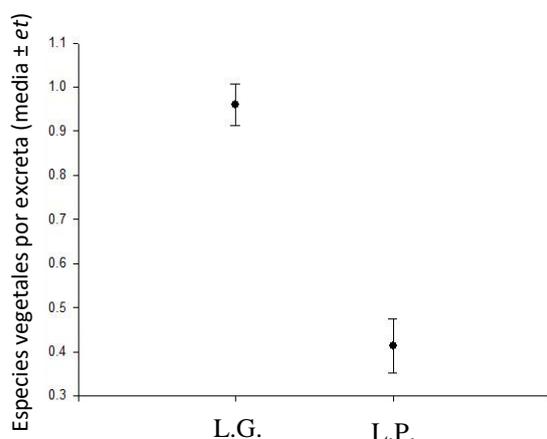
## 5. Resultados.

Se analizaron un total de 870 semillas y 315 excretas; de las cuales 223 se clasificaron dentro de la categoría de lagarto grande y 92 en la de lagarto pequeño.

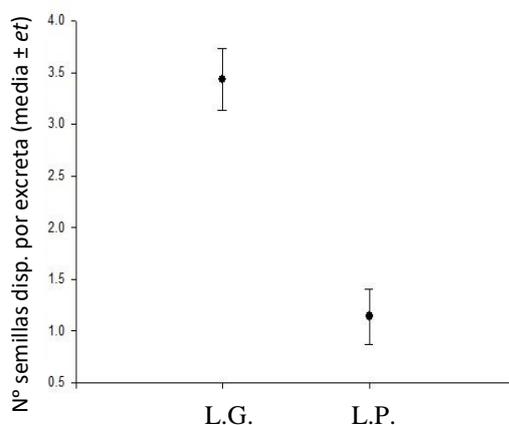
Por cada excremento, los lagartos grandes dispersaron semillas correspondientes a más especies de plantas ( $0,9596 \pm 0,0477$ ; media  $\pm$  *et*) que en el caso de los lagartos pequeños ( $0,4130 \pm 0,0621$ ; media  $\pm$  *et*;  $\chi^2 = 22,431$ ; *gl* = 1;  $p < 0,001$ ; Fig. 8).

En lo que respecta al número de semillas dispersadas en cada excreta, se observó, de media, que los lagartos grandes dispersaron significativamente más

semillas ( $3,43 \pm 0,2996$ ; media  $\pm$  et) que los lagartos pequeños ( $1,14 \pm 0,2666$ ; media  $\pm$  et;  $\chi^2 = 153,02$ ;  $gl = 1$ ;  $p < 0,001$ ; Fig. 9).



**Figura. 8.** Dispersión de las especies de plantas por excreta; L.G.: Lagartos grandes. L.P: Lagartos pequeños.



**Figura. 9.** Número de semillas dispersadas en excretas; L.G.: Lagartos grandes. L.P: Lagartos pequeños.

Al estudiar cómo se lleva a cabo esa dispersión de cada especie vegetal por separado, los resultados obtenidos (Tabla 2) nos indican que, si bien no existen diferencias significativas en la dispersión de *Asparagus* spp. y *C. canariensis*, sí que se aprecia una contribución significativamente mayor en la dispersión por lagartos grandes en los casos de *H. excelsa*, *J. odoratissimum*, *R. fruticosa*, y *W. aristata*.

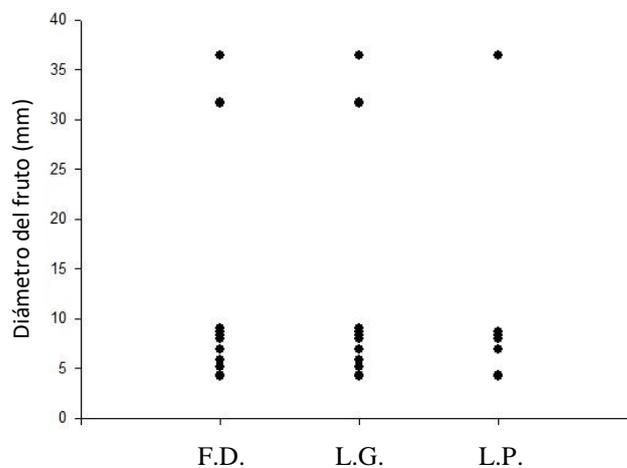
**Tabla 2.** Número de semillas por excremento (media  $\pm$  et) de lagartos grandes y pequeños.

	Tamaño de los lagartos	
	Grandes (media $\pm$ et)	Pequeños (media $\pm$ et)
<i>Asparagus</i> sp.	0,02 ( $\pm$ 0,20)	0,01 ( $\pm$ 0,09)
<i>Canarina canariensis</i>	0,04 ( $\pm$ 0,38)	0,01 ( $\pm$ 0,09)
<b><i>Heberdenia excelsa</i>*</b>	0,12 ( $\pm$ 0,95)	0,01 ( $\pm$ 0,09)
<b><i>Jasminum odoratissimum</i>*</b>	0,95 ( $\pm$ 0,13)	0,13 ( $\pm$ 0,39)
<i>Opuntia tomentosa</i> ‡	0,36 ( $\pm$ 2,05)	0,00 ( $\pm$ 0,00)
<i>Rhamnus crenulata</i> ‡	0,03 ( $\pm$ 0,28)	0,00 ( $\pm$ 0,00)
<b><i>Rubia fruticosa</i>*</b>	1,28 ( $\pm$ 3,46)	0,87 ( $\pm$ 2,45)
<i>Scilla haemorrhoidalis</i> ‡	0,01 ( $\pm$ 0,09)	0,00 ( $\pm$ 0,00)
<i>Tamus edulis</i> ‡	0,12 ( $\pm$ 0,69)	0,00 ( $\pm$ 0,00)
<b><i>Withania aristata</i>*</b>	0,24 ( $\pm$ 1,04)	0,03 ( $\pm$ 0,29)

\* Se encontraron diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre los grupos *grandes* y *pequeños* para las distintas especies de plantas.

‡ La dispersión solo ha sido realizada por uno de los dos grupos de lagartos, por lo que no se realizaron análisis estadísticos.

En cuanto al diámetro de los frutos, si se compara el de los frutos de las especies disponibles en el área de estudio frente a los que fueron consumidos por lagartos grandes y pequeños (Fig. 10), se observó que los lagartos grandes mostraron cierta tendencia al consumo de especies cuyos frutos eran relativamente grandes (diámetro superior a los 30 mm), mientras que los lagartos pequeños dispersaron mayoritariamente especies productoras de frutos pequeños. No obstante, la significación estadística de estas diferencias entre lagartos grandes y pequeños no pudo corroborarse debido al escaso número de especies a incluir en el análisis. Además, las semillas de *C. canariensis*, única especie de frutos grandes dispersada por lagartos pequeños, sólo aparecieron en un excremento de este último grupo de lagartos.



**Figura. 10.** Diámetro de frutos (mm) de diferentes especies de plantas disponibles en el sitio de estudio, frente a las especies de plantas cuyos frutos han sido consumidos por lagartos grandes (L.G.) y pequeños (L.P.); F.D.: Frutos disponibles. Cada punto se corresponde con una especie vegetal.

Teniendo en cuenta el componente cuantitativo de la *SDE*, considerado como semillas por unidad de superficie, se observó que los lagartos grandes dispersaron de media un número mayor de semillas por unidad de superficie

(0,2086 ± 0,11; media ± et) que los lagartos pequeños (0,0266 ± 0,02; media ± et,  $\chi^2 = 50,776$ ;  $gl = 1$ ;  $p = 0,001$ ).

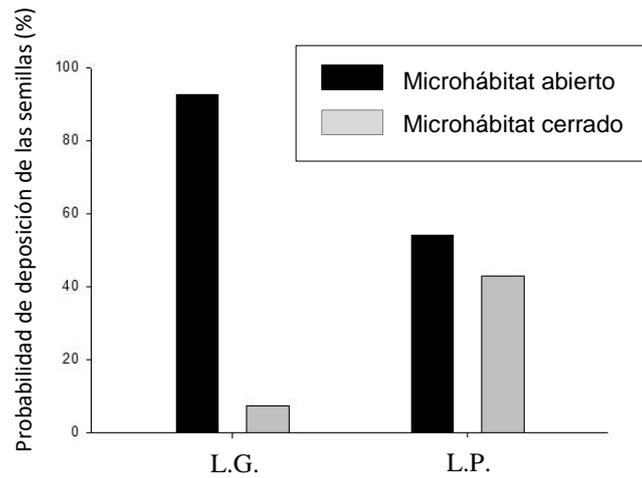
En lo que respecta a aquellas especies de plantas que fueron dispersadas en las trampas de semillas por ambos tipos de lagartos (Tabla 3), se constató que los lagartos grandes dispersaron más semillas por unidad de superficie que los lagartos pequeños para los casos de *J. odoratissimum* ( $\chi^2 = 12,255$ ;  $gl = 1$ ;  $p < 0,001$ ) y de *R. fruticosa* ( $\chi^2 = 7,1043$ ;  $gl = 1$ ;  $p < 0,001$ ). Sin embargo, aunque *W. aristata* también es dispersada mayoritariamente por lagartos grandes, esta diferencia no resultó ser significativa ( $\chi^2 = 0,2487$ ;  $gl = 1$ ;  $p = 0,618$ ).

**Tabla 3.** Semillas dispersadas por cada 0,09 m<sup>2</sup>.

	Tamaño de los lagartos	
	Grandes (media ± et)	Pequeños (media ± et)
<i>Jasminum odoratissimum</i> *	0,6995 (± 0,145)	0,0871 (± 0,003)
<i>Rubia fruticosa</i> *	0,0971 (± 1,123)	0,0181 (± 0,248)
<i>Withania aristata</i>	0,2905 (± 0,023)	0,0926 (± 0,007)

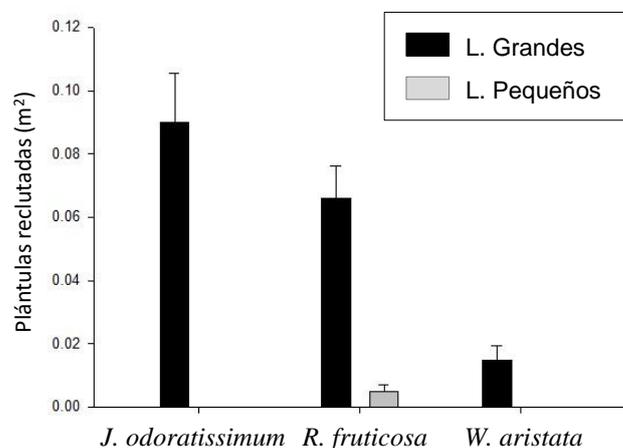
\* Se encontraron diferencias significativas ( $p < 0,01$ ) entre lagartos grandes y pequeños.

Ambos grupos de lagartos mostraron patrones espaciales diferentes en la dispersión de las semillas a nivel de microhábitat ( $G_1 = 20,729$ ;  $gl = 1$ ;  $p < 0,001$ ); así pues, los lagartos grandes dispersaron más semillas en microhábitats abiertos que en los cerrados (92,69% vs. 7,31%), mientras que en los lagartos pequeños esas diferencias entre microhábitats no fueron tan acusadas (57,14% vs. 42,86% para abiertos y cerrados, respectivamente; Fig. 11).



**Figura. 11.** Patrón de la deposición de semillas efectuada por lagartos grandes y pequeños en distintos tipos de microhábitats; L.G.: Lagartos grandes. L.P.; Lagartos pequeños.

El modelo estocástico de transición de probabilidades utilizado para simular el reclutamiento de plántulas debido a la dispersión producida por lagartos grandes y por lagartos pequeños, indica que el reclutamiento de las plántulas de *R. fruticosa* es significativamente mayor en el caso de los lagartos grandes frente a los pequeños ( $\chi^2 = 11,681$ ;  $gl = 1$ ;  $p < 0,001$ ; Fig. 12). La comparación estadística del reclutamiento mediado por los lagartos de ambos tamaños, solo tuvo sentido para esa especie, ya que la mortandad durante las sucesivas etapas del modelo hizo que la dispersión de *W. aristata* y *J. odoratissimum* por lagartos pequeños se tornase ineficiente, ya que ningún individuo de estas dos especies era reclutado.



**Figura. 12.** Contribución de los lagartos grandes y pequeños al reclutamiento de plántulas de aquellas especies cuyas semillas fueron encontradas en las trampas de semillas para ambos tamaños de lagartos.

## 6. Discusión.

Existen numerosos estudios que demuestran la importancia de los lagartos del género *Gallotia* como dispersores de semillas (Valido & Nogales, 2004; Rodríguez *et al.*, 2008; González-Castro *et al.*, 2015; Pérez-Méndez *et al.*, 2018b). Sin embargo, aunque estudios previos han evaluado el efecto del tamaño corporal sobre la dispersión de semillas en distintas especies del género *Gallotia* (Pérez-Méndez *et al.*, 2015; 2016; 2018a), este trabajo es -hasta la fecha- el primero que estudia cómo varía la *SDE* proporcionada por lagartos de diferente talla corporal a nivel intraespecífico. Además, se demuestra que la riqueza de especies de plantas que son dispersadas por lagartos grandes es mayor que la dispersada por lagartos pequeños, así como también lo es la cantidad de semillas dispersadas (tanto si se considera el número de semillas por excreta como aquellas dispersadas por unidad de superficie).

Por otro lado, aunque la calidad de la dispersión varió para cada especie vegetal, en líneas generales, los lagartos grandes dispersaron semillas principalmente hacia microhábitats abiertos, mientras que los lagartos pequeños lo hicieron más en microhábitats más densos o cerrados. Estos resultados, unidos a los ya obtenidos por González-Castro *et al.* (2015) y Pérez-Méndez *et al.* (2018b) en cuanto a diversos aspectos del componente cualitativo de la *SDE*, y que han sido incluidos en el modelo estocástico de simulación, sugieren que lagartos grandes y pequeños podrían tener efectos diferentes en el reclutamiento de nuevas plántulas y, por lo tanto, en la *SDE* final aportada por ambos tipos de lagartos.

### 6.1. Riqueza de especies dispersadas.

Aunque se sabe que la dieta de *Gallotia galloti* varía a lo largo del año y que tiene un marcado carácter estacional debido a las distintas etapas de producción de frutos carnosos (Rodríguez *et al.*, 2008), los resultados de este estudio indican que los lagartos grandes, dentro del pico primaveral de fructificación característico de este hábitat, dispersan una mayor riqueza de especies vegetales que los lagartos pequeños.

Hay especies, como *Opuntia* spp. y *C. canariensis*, que presentan frutos de gran tamaño. Esto, debido a la limitación causada por el ancho de comisura de la boca de los lagartos pequeños, puede explicar porqué estos frutos grandes son consumidos con menor frecuencia por lagartos pequeños, tal y como sucede en aves (Wheelwright, 1985; González-Varo & Traveset, 2016). Sin embargo, es posible que la dispersión de semillas de frutos grandes, como por ejemplo los de *C. canariensis*, pueda también ser mediada por lagartos pequeños que consuman parcialmente la pulpa. Los frutos de esta planta son bayas que contienen multitud de semillas pequeñas, lo que facilita su dispersión cuando el fruto (muy maduro) es consumido a pequeños mordiscos. Sin embargo, no ocurre lo mismo con *Opuntia* spp., tal vez debido a una mayor consistencia de su cáscara (Véase fotos [b] y [e] de la Fig. 3). Esto, podría explicar que los lagartos pequeños dispersasen semillas de *C. canariensis* y no de *Opuntia* spp.

Por otra parte, es posible que los requerimientos tróficos de los lagartos grandes difieran de los de lagartos pequeños. En este sentido, es posible que en la etapa juvenil –caracterizada por un período de desarrollo y crecimiento– los

individuos requieran de un mayor aporte proteico que los lagartos adultos; lo que explicaría el mayor contenido de invertebrados en las excretas de lagartos pequeños, tal y como ha sido mostrado por Rodríguez *et al.* (2008). Sin embargo, en la etapa adulta el requerimiento proteico puede ser menos acusado, y eso explicaría un mayor consumo de frutos por parte de lagartos adultos y, por tanto, mayor cantidad de semillas en excrementos correspondientes a individuos grandes.

En cualquier caso, es sabido que las interacciones pueden variar entre individuos de distintos estadios del desarrollo ontogenético (González-Varo & Traveset, 2016), por lo que estos resultados hacen pensar que la variación ontogénica de los lagartos del género *Gallotia* afecta al nivel de frugivoría sobre estas especies vegetales y, por lo tanto, la reducción de la talla de estos lagartos podría comprometer un gran número de interacciones de dispersión de semillas mediadas por estos animales (Pérez-Méndez *et al.*, 2015).

## 6.2. Componente cuantitativo de la SDE.

Tanto si se consideran a todas las especies vegetales en su conjunto, como solamente aquellas dispersadas por ambos tamaños de lagartos, los resultados demuestran que existen diferencias en el componente cuantitativo de la dispersión debido al tamaño corporal, ya que son los lagartos grandes los que dispersan de media un mayor número de semillas, tanto por excreta como por unidad de superficie, que los lagartos pequeños.

Además, las diferencias entre lagartos grandes y pequeños, en lo que respecta a nivel de semillas dispersadas por superficie, pueden ser una

consecuencia del gran nivel de frugivoría de los lagartos adultos con respecto a los lagartos más pequeños (muchos de los cuales son juveniles), que consumen principalmente insectos (Rodríguez *et al.*, 2008). Por otra parte, el mayor tamaño del animal puede también explicar una mayor capacidad y necesidad de consumo, tal y como ocurre con otras especies de saurópsidos (véase Pough, 1973)

### 6.3. Componente cualitativo de la SDE.

Al comparar ambos tipos de lagartos, se observa que los lagartos grandes dispersan mayor cantidad de semillas en zonas abiertas que los lagartos pequeños, quienes dispersan más semillas en microhábitats cerrados que los lagartos grandes. Este uso diferencial del hábitat puede tener que ver con la capacidad de los lagartos pequeños de estar activos a un mayor rango de temperaturas, y por tanto, ser capaces de continuar su actividad en los periodos y hábitats más fríos frente a los lagartos grandes (Rodríguez *et al.*, 2008). Además, la termorregulación en estos animales puede verse influida de forma significativa en función de las condiciones del ambiente y, por ende, la selección del microhábitat puede estar sujeta a disminuir la competencia intraespecífica (Tang *et al.*, 2013). Sin duda alguna, este factor ayudaría a explicar una mayor dispersión de semillas hacia aquellas zonas con mayor cobertura vegetal por parte de lagartos pequeños frente a los grandes.

Por otro lado, esta distribución espacial de la dispersión afectará, en mayor o menor medida, a la germinación de las plántulas. En este sentido, González-Castro *et al.*, (2015) demostraron que, para algunas especies, las probabilidades

de germinación aumentan en las zonas abiertas, si bien, estas probabilidades también dependerán de las diferencias que puedan existir entre tipos de microhábitats. Además, las diferencias entre microhábitats con cobertura vegetal y los microhábitats abiertos puede variar en función de factores como la existencia, o no, de sequía durante un año concreto (Lloret *et al.*, 2005). Por lo tanto, la contexto-dependencia de la calidad de dispersión puede ser muy variable en el tiempo (Schupp, 2007), lo que añade aún más complejidad al efecto que los filtros post-dispersivos puedan tener en el reclutamiento de las plántulas.

Además, el efecto del paso de la semilla por del tracto digestivo del animal puede ser determinante para la viabilidad y potencial de germinación de las semillas (Traveset & Verdú, 2002). En este sentido, se sabe que el efecto del tránsito digestivo puede diferir entre lagartos grandes y pequeños, aunque esto también dependerá de cada especie vegetal (Pérez-Méndez *et al.* 2018b). Por lo tanto, es esperable que la variación ontogenética de *Gallotia galloti*, en cuanto a su calidad como dispersor de semillas, sea altamente dependiente de la especie vegetal con la que interactúe.

#### 6.4. Seed Dispersal Effectiveness (SDE).

Los resultados obtenidos parecen indicar que el reclutamiento de plántulas podría tener una tasa mayor de éxito en semillas que han sido dispersadas por lagartos grandes frente a las que lo han sido por lagartos pequeños. Si se analiza cada una de las especies de plantas, se observa que las plántulas de *R. fruticosa* fueron reclutadas, mayoritariamente, gracias a lagartos grandes, mientras que

para *J. odoratissimum* y *W. aristata* la dispersión no solo fue mayoritaria para lagartos grandes, sino que, además, esta dispersión mediada por lagartos pequeños resultó en un reclutamiento de plántulas inexistente. Este reclutamiento nulo en el caso de *J. odoratissimum* y *W. aristata* mediada por lagartos pequeños puede ser debido al escaso número de semillas dispersadas de estas especies, especialmente en el caso de *W. aristata*, donde solamente una semilla fue dispersada por lagartos pequeños. Un bajo número de semillas dispersadas puede ocasionar que no se supere la estocasticidad de los filtros post-dispersivos, que tienden a reducir la probabilidad de supervivencia de las plántulas (Schupp *et al.*, 2010) y que harían que el componente cualitativo pueda ser más determinante que el cuantitativo a la hora de explicar la *SDE* final proporcionada por los animales dispersores (Calviño-Cancela & Martín-Herrero, 2009; González-Castro *et al.*, 2015). Esto es especialmente importante cuando el agente dispersor en cuestión (lagartos pequeños, en este estudio) no destaca por proporcionar un componente cualitativo favorecedor, bien porque disminuye el potencial de germinación, o bien porque lleva las semillas principalmente a zonas donde su reclutamiento es menos óptimo.

## **7. Implicaciones para la conservación del bosque termoesclerófilo.**

Trabajos como el de Dirzo *et al.* (2014) y Pérez-Méndez *et al.* (2016), alertan del peligro de la defaunación en lo que se refiere a la pérdida de especies -como los lagartos gigantes de Canarias- cuyo papel ecológico es sustituido por otras especies que resultan ser subóptimas en cuanto a su función ecológica -por

ejemplo, lagartos de tamaño mediano, como *G. galloti*, o pequeño, como *G. caesaris*. Tal y como ha quedado demostrado en este trabajo, aunque los lagartos de talla media tomen el testigo de la dispersión de semillas, no basta con cualquier tamaño, ya que los lagartos más grandes son los que parecen ser los dispersores de semillas más eficientes.

Además, González-Castro *et al.* (2015) demostraron que, en el matorral termoesclerófilo hay plantas que son lagarto-dependientes para su reclutamiento porque la dispersión y el reclutamiento mediado por aves es muy escaso, cuando no nulo. Esto pone aún más de relieve la vulnerabilidad de ciertas especies vegetales del hábitat más amenazado de la Macaronesia en un contexto de cambio global, donde la acción del ser humano (destrucción de hábitat, introducción de herbívoros competidores o de depredadores) podría ser una de las causas de la reducción intraespecífica de la talla corporal de los lagartos del género *Gallotia* (Barahona *et al.*, 2000).

## **8. Futuras líneas de investigación**

En investigaciones futuras, sería de gran utilidad estudiar si las diferencias en la dispersión en función de la ontogenia de los lagartos del género *Gallotia*, variarían a una escala temporal mayor, y cómo esto podría afectar a la contribución del reclutamiento de plántulas a largo plazo, afectando así, a las dinámicas de las poblaciones vegetales.

El estudio de la *SDE*, reveló que cuanto mayor era el tamaño del lagarto dispersor de semillas, más aumentaba la probabilidad del reclutamiento de nuevas plántulas. Sin embargo, la mayor parte del modelo de simulación de reclutamiento se parametrizó, en la parte cualitativa de la *SDE*, con datos de germinación y supervivencia previamente publicados (González-Castro *et al.*, 2015; Pérez-Méndez *et al.*, 2018b).

Para asegurar la validez de los resultados aquí presentados, este estudio está siendo continuado con más trabajo de campo, que servirá para aumentar la colecta de nuevas semillas que nos permitan encontrar más interacciones entre plantas y lagartos -tanto grandes como pequeños- y, así, poder hacer una valoración más precisa a nivel de comunidad.

Esto también permitirá obtener más semillas en las que testar la capacidad de germinación después de atravesar el tracto digestivo de lagartos grandes y pequeños. Para ello, está previsto comenzar un experimento de germinación de semillas en octubre de 2019, coincidiendo con el régimen natural de lluvias en Canarias.

## **9. Conclusiones.**

1. Los lagartos de mayor talla dispersan un mayor número de semillas y una mayor riqueza de especies vegetales en comparación con los lagartos de menor tamaño.
2. La diferencia cuantitativa entre lagartos de distinto tamaño se mantiene cuando se considera el número de semillas dispersadas por unidad de

superficie; metodología que evita el sesgo producido por la mayor densidad de lagartos pequeños.

3. Los lagartos grandes y pequeños no solo difieren en el subcomponente directo de la calidad de dispersión, sino que también lo hacen en cuanto al patrón espacial de la dispersión de semillas; lo que tendría futuras consecuencias en el reclutamiento de nuevas plántulas.
4. Considerando los componentes cuantitativos y cualitativos en su conjunto, la *SDE* depende fuertemente del tamaño de los lagartos, ya que la dispersión mediada por lagartos pequeños disminuye la probabilidad de reclutamiento de nuevas plántulas.
5. Por lo tanto, todo parece indicar que la pérdida intraespecífica de individuos grandes de *Gallotia galloti* podría tener implicaciones importantes para la conservación y la dinámica demográfica del bosque termoesclerófilo de Tenerife.

## 10. Referencias.

- Barahona, F., Evans, S. E., Mateo, J. A., *et al.* (2000). Endemism, gigantism and extinction in island lizards: the genus *Gallotia* on the Canary Islands. *Journal of Zoology*, Vol. 250: 373-388.
- Barnosky, A. D., Matzke, N., Tomiya, S., *et al.* (2011). Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*, Vol. 471: 51-57.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., *et al.* (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, Vol. 67: 1-48.
- Calviño-Cancela, M., & Martín-Herrero., J. (2009). Effectiveness of a varied assemblage of seed dispersers of a fleshy-fruited plant. *Ecology*, Vol. 90: 3503-3515.
- Cavender-Bares, J., Kozak, K. H., Fine P. V., *et al.* (2009). The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, Vol. 12: 693-715.
- Connell, J. H. (1971). On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. En: den Boer, P.J., Gradwell, G.R. (Eds.), pp. 298-312, *Dynamics of Populations*. Centre for Agricultural Publication and Documentation, The Wageningen, Netherlands.
- Cooper, W. E. & Vitt, L. J. (2002). Distribution, extent, and evolution of plant consumption by lizards. *Journal of Zoology*, Vol. 257: 487-517.
- Cox, N. & Temple, H. J. (2009). European Red List of Reptiles. In *IUCN (International Union for Conservation of Nature)* in collaboration with the European Union. Disponible en <https://portals.iucn.org/library/sites/library/files/documents/RL-4-004.pdf>
- Crutzen, P. J. (2002). The "anthropocene." *Journal of Management*, Vol. 52: 1-5.
- del Arco Aguilar, M. J., Wildpret de la Torre, W., Pérez de Paz, P. L., *et al.* (2006). *Mapa de vegetación de Canarias*. GRAFCAN. Santa Cruz de Tenerife,

Tenerife, España.

del Arco Aguilar, M. J., González-González, R., Garzón-Machado, V., *et al.* (2010). Actual and potential natural vegetation on the Canary Islands and its conservation status. *Biodiversity and Conservation*, Vol. 19: 3089-3140.

Dirzo, R., Young, H. S., Galetti, M., *et al.* (2014). Defaunation in the Anthropocene. *Science*, Vol. 345: 401-406.

Fellows, I. (2012). Deducer: A Data Analysis GUI for R. *Journal of Statistical Software*, Vol. 49: 1-15. URL <http://www.jstatsoft.org/v49/i08/>.

Fernández-Palacios, J. M., Otto, R., Domingo Delgado, J., *et al.* (2008). *Los bosques termófilos de Canarias*. Proyecto LIFE04/NAT/ES/000064, Excmo Cabildo Insular de Tenerife, Santa Cruz de Tenerife, España.

Fournier, D. A., Skaug, H. J., Ancheta, J., *et al.* (2012). AD Model Builder: using automatic differentiation for statistical inference of highly parameterized complex nonlinear models. *Optimization Methods and Software*, Vol. 27: 233-249.

Fox, J. & Weisberg, S. (2011). An {R} Companion to Applied Regression, Second Edition. *Thousand Oaks CA: Sage*. URL: <http://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion>

Galetti, M., Donatti, C. I., Pizo, M. A., *et al.* (2008). Big Fish Are the Best: Seed Dispersal of *Bactris glaucescens* by the Pacu Fish (*Piaractus mesopotamicus*) in the Pantanal, Brazil. *Biotropica*, Vol. 40: 386-389.

González, M. N., Rodrigo, J. & Rodríguez, C. (1986). *Flora y Vegetación del Archipiélago Canario*. Edirca, Las Palmas de Gran Canaria, España.

González-Castro, A., Traveset, A., & Nogales, M. (2012). Seed dispersal interactions in the Mediterranean Region: contrasting patterns between islands and mainland. *Journal of Biogeography*, Vol. 39: 1938-1947.

González-Castro, A., Calviño-Cancela, M. & Nogales, M. (2015). Comparing seed dispersal effectiveness by frugivores at the community level. *Ecology*, Vol. 96: 808-818.

González-Varo, J. P. & Traveset, A. (2016). The Labile Limits of Forbidden

- Interactions. *Trends in Ecology and Evolution*, Vol. 31: 700-710.
- González-Varo, J. P. & Traveset, A. (2016). The Labile Limits of Forbidden Interactions. *Trends in Ecology and Evolution*, Vol. 31: 700-710.
- Hamrick, J. L., Murawski, D. A. & Nason, J. D. (1993). The influence of seed dispersal on the genetic structure of tropical trees populations. En: Fleming, T.H., Estrada, A. (Eds.), pp. 281-297, *Frugivory and Seed Dispersal: Ecological and Evolutionary Aspects*. Springer, Dordrecht, Netherlands.
- Howe, H. F. & Smallwood, J. (1982). Ecology of seed dispersal. *Annual Reviews of Ecology and Systematics*, Vol. 13: 201-228.
- Jackman, S. (2017). pscl: Classes and Methods for R Developed in the Political Science Computational Laboratory. United States Studies Centre, University of Sydney. Sydney, New South Wales, Australia. R package version 1.5.2. URL <https://github.com/atahk/pscl/>
- Janzen, D. H. (1970). Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist*, Vol. 104: 501-528.
- Jordano, P. (2014). Fruits and frugivory. En: Gallagher RS (Ed.) pp. 18-61, *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. CAB, Wallingford, UK.
- Karasov, W. H. (1990). Digestion in birds: chemical and physiological determinants and ecological implications. *Studies in Avian Biology*, Vol. 13: 391-415.
- Lloret, F., Peñuelas, J. & Estiarte, M. (2005). Effects of vegetation canopy and climate on seedling establishment in Mediterranean shrubland. *Journal of Vegetation Science*, Vol. 16: 67-76.
- Manly, B. F. J. (1998). *Randomization, bootstrap, and Monte Carlo methods in biology*. Chapman and Hall, London, UK.
- Martín, A. & Lorenzo, J. A. (2001). *Aves del Arpiélago Canario*. Lemus Editor, La Laguna, España.
- Marzol, V. (2000). El Clima. En: Morales, G. & Pérez. R. (Eds.), pp. 87-106, *Gran*

*Atlas Temático de Canarias*. Edirca, Santa Cruz de Tenerife, España.

Nogales, M., Hernández, E. C. & Valdés, F. (1999). Seed dispersal by common ravens *Corvus corax* among island habitats (Canarian Archipelago). *Écoscience*, Vol. 6: 56-61.

Nogales, M. & Medina, F. M. (2009). Trophic ecology of feral cats (*Felis silvestris f. catus*) in the main environments of an oceanic archipelago (Canary Islands): an updated approach. *Mammalian Biology*, Vol. 74: 169-181.

Nogales, M., Heleno, R., Rumeu, B., *et al.* (2016). Seed-dispersal networks on the Canaries and the Galápagos archipelagos: Interaction modules as biogeographical entities. *Global Ecology and Biogeography*, Vol. 25: 912-922.

Pérez-Mellado, V., & Corti, C. (1993). Dietary adaptations and herbivory in lacertid lizards of the genus *Podarcis* from western Mediterranean islands (Reptilia: Sauria). *Bonner zoologische Beiträge*, Vol. 44: 193-220.

Pérez-Méndez, N., Jordano, P. & Valido, A. (2015). Downsized mutualisms: Consequences of seed dispersers' body-size reduction for early plant recruitment. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, Vol. 17: 151-159.

Pérez Méndez, N. (2016). *Las huellas de la defaunación en el Antropoceno. El colapso de los mutualismos de la dispersión de semillas*. Tesis Doctoral. Universidad Pablo de Olavide. Sevilla.

Pérez-Méndez N., Jordano P., Valido, A. (2018a). Persisting in defaunated landscapes: Reduced plant population connectivity after seed dispersal collapse. *Journal of Ecology*, Vol. 106: 936-947.

Pérez-Méndez, N., Rodríguez, A. & Nogales, M. (2018b). Intra-specific downsizing of frugivores affects seed germination of fleshy-fruited plant species. *Acta Oecologica*, Vol. 86: 38-41.

Pough, H. (1973). Lizard energetics and diet. *Ecology*, Vol. 54: 837-844.

R Core Team (2019). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R->

project.org/.

- Rivas-Martínez, S., Díaz, T.E., Fernández González, F. *et al.* (2002). Vascular plant communities of Spain and Portugal. *Addenda to the syntaxonomical checklist of 2001. Itinera Geobotanica*, Vol. 15: 1-432, Vol. 15: 433-922.
- Rodríguez, A., Nogales, M., Rumeu, B., *et al.* (2008). Temporal and Spatial Variation in the Diet of the Endemic Lizard *Gallotia galloti* in an Insular Mediterranean Scrubland. *Journal of Herpetology*, Vol. 42: 213-222.
- Rodríguez-Delgado, O. & Marrero-Gómez, M. V. (1990). Evolución y aprovechamiento de los bosques termófilos (los "montes bajos") de la isla de Tenerife. *Anuario de Estudios Atlánticos*, Vol. 36: 595-630.
- Santos Guerra, A. (1983). *Vegetación y Flora de La Palma*. Ed. Interinsular Canaria S.A. Santa Cruz de Tenerife, España. 348.
- Schupp, E. W. (2007). The suitability of a site for seed dispersal is context dependent. En: Dennis, A. J., Schupp, E. W. Green, R. J. & Westcott, D. A. (Eds.), pp. 445-462 *Seed dispersal: theory and its application in a changing world*. CABI Publishing, Wallingford, UK.
- Schupp, E. W., Jordano, P. & Gómez, J. M. (2010). Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *New Phytologist*, Vol. 188: 333-353.
- Skaug H., Fournier D., Nielsen A., *et al.* (2012). Generalized Linear Mixed Models using AD Model Builder. R package version 0.7.2.12.
- Tang, X. L., Yue, F., He, J. Z., *et al.* (2013). Ontogenetic and sexual differences of thermal biology and locomotor performance in a lacertid lizard, *Eremias multiocellata*. *Zoology*, Vol. 116: 331-335.
- Traveset, A. & Verdú, M. (2002). A meta-analysis of the effect of gut treatment on seed germination. En: Levey, D. J., Silva, W. R. & Galetti, M. (Eds.), pp. 339-350 *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*. CABI Publishing, Wallingford, UK.
- UICN (2019). The IUCN red list of threatened species. Version of January, 2019. Disponible en <https://www.iucnredlist.org/>

- Valido, A., & Nogales, M. (1994). Frugivory and Seed Dispersal by the Lizard *Gallotia galloti* (Lacertidae) in a Xeric Habitat of the Canary Islands. *Nordic Society Oikos*, Vol. 70: 403-411.
- Valido, A. (1999). *Ecología de la dispersión de semillas por los lagartos endémicos canarios (g. Gallotia, Lacertidae)*. Tesis Doctoral. Universidad de La Laguna. Tenerife, España
- Valido, A. & Olesen, J. M. (2019). Frugivory and Seed Dispersal by Lizards: A Global Review. *Frontiers in Ecology and Evolution*, Vol. 7: 49.
- Valido, A., Nogales, M. & Medina, F. M. (2003). Fleshy Fruits in the Diet of Canarian Lizards *Gallotia galloti* (Lacertidae) in a Xeric Habitat of the Island of Tenerife. *The Society for the Study of Amphibians and Reptiles*, Vol. 37: 741-747.
- Van Damme, R. (1999): Evolution of herbivory in lacertid lizards: effects of insularity and body size. *Journal of Herpetology*, Vol. 33: 663-674.
- Wheelwright, N. T. (1985). Fruit-Size , Gape Width , and the Diets of Fruit-Eating Birds. *Ecology*, Vol. 66: 808-818.

## **Anexos**

Conjunto de datos extraídos de publicaciones previas y que han sido utilizados en la parametrización del modelo estocástico de transición de probabilidades.

## Anexo I

Datos utilizados para evaluar el porcentaje de germinación de semillas tras el paso por el tracto digestivo de los lagartos.

Especie	Tratamiento	Sembradas	Germinadas
<i>Jasminum odoratissimum</i> *	Control	230	88
	Lagarto	230	85
<i>Rubia fruticosa</i> ‡	Control	575	344
	Lagarto pequeño	493	215
	Lagarto grande	570	241
<i>Withania aristata</i> ‡	Control	575	416
	Lagarto pequeño	427	133
	Lagarto grande	680	276

\*Datos obtenidos de González-Castro *et al.* (2015).

‡Datos obtenidos de Pérez-Méndez *et al.* (2018b).

## Anexo II

Datos obtenidos a partir de González-Castro *et al.* (2015) y utilizados para evaluar el porcentaje de germinación de semillas en los distintos microhábitats del área de estudio.

Especie	Microhábitat	Réplica	Sembradas	Germinadas
<i>J. odoratissimum</i>	Abierto	1	67	37
	Abierto	2	67	52
	Abierto	3	67	30
	Abierto	4	67	35
	Abierto	5	67	47
	Abierto	6	67	39
	Abierto	7	67	28
	Abierto	8	67	36
	Abierto	9	67	31
	Abierto	10	67	40
	Cerrado	1	67	41
	Cerrado	2	67	41
	Cerrado	3	67	37
	Cerrado	4	67	34
	Cerrado	5	67	48
	Cerrado	6	67	40
	Cerrado	7	67	47
	Cerrado	8	67	57
	Cerrado	9	67	38
	Cerrado	10	67	45
<i>R. fruticosa</i>	Abierto	1	13	6
	Abierto	2	13	7
	Abierto	3	13	10
	Abierto	4	13	6
	Abierto	5	13	7
	Abierto	6	13	3
	Abierto	7	13	3
	Abierto	8	13	5
	Abierto	9	13	6

Especie	Microhábitat	Réplica	Sembradas	Germinadas
<i>R. fruticosa</i>	Abierto	10	13	7
	Cerrado	1	13	12
	Cerrado	2	13	13
	Cerrado	3	13	12
	Cerrado	4	13	10
	Cerrado	5	13	6
	Cerrado	6	13	12
	Cerrado	7	13	11
	Cerrado	8	13	9
	Cerrado	9	13	11
	Cerrado	10	13	11
<i>W. aristata</i>	Abierto	1	18	14
	Abierto	2	18	13
	Abierto	3	18	11
	Abierto	4	18	11
	Abierto	5	17	14
	Abierto	6	18	10
	Abierto	7	18	13
	Abierto	8	18	7
	Abierto	9	18	8
	Abierto	10	18	13
	Cerrado	1	18	10
	Cerrado	2	17	17
	Cerrado	3	17	15
	Cerrado	4	18	12
	Cerrado	5	18	12
	Cerrado	6	18	12
	Cerrado	7	18	16
	Cerrado	8	18	11
	Cerrado	9	18	14
	Cerrado	10	18	11

### Anexo III

Datos obtenidos a partir de González-Castro *et al.* (2015) y utilizados para evaluar el porcentaje de supervivencia de plántulas en los distintos microhábitats del área de estudio.

Especie	Microhábitat	Réplica	Plántulas iniciales	Plántulas supervivientes
<i>J. odoratissimum</i>	Abierto	1	4	2
	Abierto	2	1	0
	Abierto	3	3	1
	Abierto	4	4	1
	Abierto	5	1	0
	Abierto	6	3	1
	Abierto	7	2	0
	Abierto	8	2	1
	Abierto	9	1	1
	Abierto	10	2	1
	Abierto	11	3	1
	Cerrado	1	18	13
	Cerrado	2	14	12
	Cerrado	3	10	6
	Cerrado	4	12	7
	Cerrado	5	16	10
	Cerrado	6	21	13
	Cerrado	7	10	9
	Cerrado	8	16	12
	Cerrado	9	21	14
	Cerrado	10	24	10
	Cerrado	11	17	13
	Cerrado	12	14	12
	Cerrado	13	16	8
	Cerrado	14	18	11

Especie	Microhábitat	Réplica	Plántulas iniciales	Plántulas supervivientes
<i>J. odoratissimum</i>	Cerrado	15	20	13
	Cerrado	16	12	9
	Cerrado	17	15	10
	Cerrado	18	19	12
	Cerrado	19	11	10
	Cerrado	20	12	9
<i>R. fruticosa</i>	Abierto	1	4	0
	Abierto	2	6	1
	Abierto	3	1	0
	Abierto	4	8	1
	Abierto	5	5	2
	Abierto	6	7	0
	Abierto	7	4	0
	Abierto	8	6	0
	Abierto	9	5	0
	Abierto	10	7	1
	Abierto	11	2	0
	Abierto	12	1	0
	Abierto	13	2	0
	Abierto	14	1	0
	Abierto	15	4	1
	Cerrado	1	4	2
	Cerrado	2	6	2
	Cerrado	3	8	3
	Cerrado	4	4	1
	Cerrado	5	4	0
	Cerrado	6	5	3
	Cerrado	7	4	0
	Cerrado	8	9	4
	Cerrado	9	6	2
	Cerrado	10	4	0
	Cerrado	11	7	3
	Cerrado	12	2	0
	Cerrado	13	4	0

Especie	Microhábitat	Réplica	Plántulas iniciales	Plántulas supervivientes
<i>W. aristata</i>	Cerrado	14	1	0
	Cerrado	15	5	0
	Cerrado	16	3	0
	Abierto	1	3	0
	Abierto	2	6	1
	Abierto	3	7	1
	Abierto	4	1	0
	Abierto	5	1	1
	Abierto	6	5	0
	Abierto	7	4	1
	Abierto	8	2	0
	Abierto	9	1	0
	Cerrado	1	3	1
	Cerrado	2	1	0
	Cerrado	3	1	0
	Cerrado	4	3	0
	Cerrado	5	2	0
	Cerrado	6	1	0
	Cerrado	7	2	1
	Cerrado	8	4	0
Cerrado	9	2	0	