**LA SELECCIÓN DEL HÁBITAT
DEL ARENAL COSTERO ALICANTINO
POR *ACANTHODACTYLUS ERYTHRURUS*
(SAURIA: LACERTIDAE).
UN PROCESO MARKOVIANO PARA
LA IDENTIFICACIÓN DE
SUS TENDENCIAS.**

Por Eduardo Seva¹, Eduardo Ferrandis², Antonio Escarré¹

SUMMARY

Transition probabilities in Markov analysis were obtained by plots of 10 m. x 10 m. in a sandy coastal area of 8.000 m², in a basis of the observed goings in 416 items of *A. erythrurus*.

The theoretical numbers of individual permanence for a long term, contrast with the random distribution numbers, and such differences, point at the species trend for concrete kinds of substrate, vegetation types, slope, vegetation cover and so on.

The same analysis, applied to goings between the 4 types of vegetation in the plot, show no difference between the theoretical last distribution and the actual one, being constant the population density.

(1) Departamento de Biología. Fac. Ciencias. Universidad Alicante.

(2) Departamento de Bioestadística. Fac. Medicina. Universidad Alicante.

RESUMEN

Se han obtenido las probabilidades de transición en análisis Markoviano por parcelas de 10 m. x 10 m. en un área de 8.000 m² objeto de estudio, en base a los traslados observados en 416 ejemplares de *A. erythrurus* en una zona de arenal costero.

Las cifras teóricas de permanencia de individuos a largo plazo contrastan con las supuestas de una distribución al azar de los mismos, y dichas diferencias marcan la tendencia de la especie en conjunto por tipos concretos de sustrato, tipo de vegetación, pendiente, estructura, etc.

El mismo análisis llevado a traslados entre los 4 tipos de vegetación presentes en la parcela, no arrojan ninguna diferencia entre la distribución última teórica de los individuos y la distribución actual de los mismos, suponiendo constante la densidad de población.

INTRODUCCIÓN

Es muy improbable, en un muestreo al azar de vertebrados terrestres, la extracción de números idénticos de ejemplares, por muy uniforme que a primera vista parezca el ecosistema. Los reptiles no escapan de la anterior predicción. Heatwole (1976) señala que los reptiles no se hallan uniformemente distribuidos en el espacio, sino que ciertos habitats son seleccionados por ellos, ya que los ejemplares de cualquier especie responden a ciertas manifestaciones medio-ambientales, y existe cierta tendencia de asociación entre los individuos y determinadas combinaciones de las distintas condiciones que se ofrecen en el entorno.

Esta partición del territorio, ya sea para individuos de la misma especie o para distintas, permite, como igualmente permite la partición del tiempo de actividad y el tipo de alimento, la mejor explotación de los recursos disponibles. El uso diferencial del espacio conduce a la selección de las presas y reduce la competencia intra y/o interespecífica. Un habitat especialmente heterogéneo, es soporte de una gran variedad de usuarios del espacio y generalmente contiene una comunidad diversa (Pianka, 1977). Es claro que las especies no pueden coexistir durante mucho tiempo si hacen uso similar del mismo tipo de recursos, y en este orden de cosas, la participación territorial es uno de los ejes dimensionales de las funciones de una especie, que más corrientemente elimina competencias.

Uno de los párrafos en que Pianka (*op. cit.*) expresa mejor la adecuación específica a determinadas zonas del territorio, podría resumirse en que las especies se distribuyen según ciertas normas en el espacio. Los habitats los diferenciarían mejor las especies con su presencia y sus múltiples interacciones, que los ecólogos atendiendo a razones puramente descriptivas y especulativas.

En un principio, podría sugerirse que la estructura física del entorno, sería operativa en la selección del habitat adecuado o que la distribución de una especie de reptil está forzada y condicionada por la distribución de una determinada especie vegetal, tipo de vegetación, un tipo concreto de alimento o condiciones de insolación, humedad, temperatura, etc. Pero la estrategia óptima en la selección adecuada del habitat, es una respuesta a un conjunto de factores simples y constantes, que es necesario identificar, al menos los más significativos, y determinar cuáles de ellos son utilizados con toda seguridad por las especies estudiadas.

En una gran mayoría de los trabajos realizados para la definición del habitat óptimo de las especies, sólo se atiende a las características de los puntos en donde se observan las especies y de esta manera no se refleja la segregación absoluta de determinados microhabitats, que sólo se hace patente mediante un muestreo sistemático y uniforme del área de estudio. Se hace necesario, pues, poner de manifiesto que las discontinuidades del habitat producen discontinuidades en la presencia o densidad de las especies, y la medida de ciertas variables aisladas sólo dá una corta perspectiva de la amplia relación especie-entorno.

Por otra parte, los cambios temporales en el nicho espacial pueden asumirse a dos niveles (1) a muy corto plazo, que corresponderían a los traslados en los individuos de una misma generación, por cuestiones de redistribución, reproducción, etc. y (2) a plazo medio y largo, que recogerían las tendencias del conjunto de la población hacia factores bióticos del entorno, a su vez directamente influenciados por variaciones medio-ambientales.

La distribución hipotética del conjunto de los individuos, o mejor las tendencias direccionales de aquéllos, hacia tipos concretos de variables estudiadas es el núcleo central del análisis markoviano.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se ha trabajado en una zona de arenal costero, situada en las inmediaciones de la ciudad de Alicante (16 Km. al Sur), perteneciente a la clase *Ammophiletaea*. Durante cuatro años (1976-1980) se ha muestreado exhaustivamente sobre una parcela modelo, de dimensiones 100 m. x 80 m., dividida en 80 cuadrados de igual superficie (100 m²), que a su vez fueron fragmentados en ocho áreas triangulares, cada una de ellas de 12.5 m².

Ya que la parcela tipo se eligió de acuerdo a condiciones previas de albergar tipos diferentes de vegetación, pendientes, coberturas vegetales, tipos de sustratos, etc., esto permitió la extracción de cartografía de detalle para cada uno de estos atributos.

En estas áreas conviven cuatro especies de Lacértidos, y que por orden a su abundancia relativa aproximada (10:4:2:1) son: *Acanthodactylus erythrurus*, *Psammodromus algirus*, *Psammodromus hispanicus* y *Lacerta lepida*. Las capturas de los individuos en el interior de la parcela, se realizaron a mano y su localización no alcanza más detalle que la unidad superficial de 12.5 m² definida anteriormente. El marcaje de los elementos se hizo por combinación de dedos cortados.

La tipificación de la vegetación se realizó por medio de un análisis factorial de correspondencias, del que por dos métodos de fraccionamiento distintos, se obtuvieron tipificados diferentes (Seva y Escarré, 1980). La cartografía vegetal de ejemplares de mediano y gran tamaño de *Thymelaea hirsuta*, se construyó con ayuda de fotografía aérea, escala 1:100.

Centrando el trabajo en *Acanthodactylus erythrurus*, la especie más abundante (240 individuos adultos por hectárea), y lógicamente, de la que se cuenta con mayor número de capturas y recapturas se dispone de dos tipos de datos: unos reales, de número de capturas totales por unidad de superficie triangular, y otros de tendencia teórica obtenidos mediante el proceso Markoviano. Este proceso (Parzen, 1962; Girault, 1965) parte de una matriz de probabilidades de transición sobre unidades discritas de superficie (parcelas de 10 m. x 10 m.). Dichas probabilidades se calculan mediante las frecuencias de las sucesivas capturas y recapturas en distintas localizaciones y, a partir de ellas, se obtienen,

por un proceso iterativo las probabilidades estables de permanencia asintótica (a largo plazo) en cada una de las cuadrículas. El número de cambios registrados en la localización de este lacértido ha sido de 416.

Las variables elegidas en la clasificación de las preferencias de *A. erythrurus*, han sido seis: dos del biotopo, la pendiente y tipo de sustrato; y cuatro de la biocenosis, cobertura de la vegetación, tipos de vegetación, agregados fuertes de *Thymelaea hirsuta*, y la distribución de hormigueros, ya que, tanto *Thymelaea* como el grupo Formícidos, son claves para la distribución de este saurio.

Es preciso aclarar que, pese a que las cartografías de cada una de las variables del biotopo y la biocenosis, se han registrado para unidades superficiales mínimas (12.5 m²), para la distribución markoviana se ha trabajado con cuadrículas síntesis de 10 m. x 10 m., y se han establecido las mismas clases y tipos que para la cartografía detallada.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

La matriz de probabilidades de permanencia de la población a largo plazo (tabla 1), proporciona con arreglo al tamaño de la población de trabajo (N = 416), el número de ejemplares permanentes en cada pequeña parcela, en el caso hipotético de la redistribución última, y suponiendo las condiciones del biotopo y biocenosis, invariantes. Estas

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
0	.13	.17	.11	.13	—	—	—	—	—	—
1	.16	.18	.11	.19	.04	.10	—	—	.06	—
2	.51	.29	.16	.02	.41	.26	.41	.22	.08	—
3	.07	.19	.20	.29	.56	.14	.23	.37	.12	.40
4	.11	.03	.08	.16	.15	.14	.05	—	.05	.10
5	.03	—	.15	.04	.02	.05	.10	.03	—	.19
6	.13	.39	.25	.18	.10	—	.01	.10	.02	—
7	.19	.37	.05	.36	—	.04	—	—	—	—

Tabla 1.—Probabilidades de permanencia final, (x 10) en base a los traslados de los ejemplares, en cuadrículas de 10 m. x 10 m. Filas y columnas de la matriz, representan las filas y las columnas de la parcela de 100 x 80 m².

cifras suponen los valores que hemos dado en llamar observados. En realidad son una medida de las tendencias o preferencias puestas de manifiesto por el proceso Markoviano. Denominaremos valores esperados, los que resultan del producto del número de ejemplares totales, por la frecuencia de aparición en la parcela de los tipos de atributos considerados en cada caso.

Los valores de χ^2 , manifiestan la relación de estas variables con la especie, precisando de forma relativa (tablas de contingencia de 3 x 2 y 4 x 2), en qué medida se aleja la configuración propuesta, de la dictada por la mera distribución al azar de los individuos.

La tabla 2 muestra el comportamiento de *A. erythrurus* frente a una variable del biotopo (la pendiente), desechando claramente fuertes relieves, y poblando áreas (mayor tendencia) planas o de escasa pendiente, máximo del 8%.

Frente a otra variable del biotopo, los tipos de sustratos (tabla 3), las preferencias se centran primordialmente en las áreas areno-limosas, de cierto grado de humedad (Lim) y arenas de duna fijada por la vegetación (D. fija), en base al abandono de áreas de sustrato duro de areniscas compactadas (A. comp.) y de arenas móviles (D. móvil).

Dentro de las variables de la biocenosis, los tipos de cobertura que ofrece la vegetación (tabla 4), son un buen instrumento en la distribu-

Tipos de relieve, proporcionales al número de curvas de nivel

	I	II	III
Observados	66	271	79
Esperados	31.2	260	124.8

$$\chi^2 = 56.08 \text{ (p} < 0.001 \text{)}$$

Tabla 2.—Número de ejemplares de *A. erythrurus* extraído de la matriz de probabilidades markoviana (Obs.) para cada tipo de pendiente, y aquellos si la especie no discriminase entre las distintas clases (Esp.).

Tipos de sustratos (ver texto)

	Areniscas		Duna	Duna
	Limos	Compact.	fija	móvil
Observados	140	37	214	25
Esperados	72.8	161.2	150.8	31.2
$\chi^2 = 185.4$ ($p < 0.001$)				

Tabla 3.—Número de ejemplares de *A. erythrurus* para cada tipo de sustrato (Obs.) por análisis de Markov y aquellos si la especie no discriminase entre sustratos (Esp.).

ción de *A. erythrurus*. La especie prefiere parcelas de gran cobertura, superior al 30% (tipo 3) y de coberturas intermedias, del 10% al 30% (tipo 2), en este orden.

Hemos elegido uno solo de los dos análisis factoriales realizados con el total de las especies vegetales halladas en la parcela, aquel que se relaciona bien con los tipos de sustratos (ver Seva y Escarré, *op. cit.*). *Acanthodactylus erythrurus*, opta por los tipos I, III y IV fundamentalmente por este orden, (tabla 5), áreas dominadas por *Paronychia*, *Plantago*, *Medicago*, *Elymus*, *Ononis* y *Launaea*. Estos tipos de vegetación, excepto el IV, proporcionan grandes coberturas. La baja densidad de individuos sobre las parcelas de vegetación tipo II se debe a la

Tipos de cobertura

	1	2	3
Observados	66	208	142
Esperados	150.8	187.2	78
$\chi^2 = 102.5$ ($p < 0.001$)			

Tabla 4.—Número de ejemplares de *A. erythrurus* para cada tipo de cobertura de la vegetación, procedente de la matriz de probabilidades markoviana (Obs.), y aquellos que da una distribución al azar (Esp.).

Tipos de vegetación

	I	II	III	IV
Observados	41	67	258	50
Esperados	20.8	166.4	197.6	31.2
$\chi^2 = 108.7$ ($p < 0.001$)				

Tabla 5.—Número de ejemplares de lagartija colirroja para cada tipo de vegetación, en distribución markoviana (Obs.), y aquellos si la especie no discriminase entre los diversos tipos (Esp.).

baja cobertura vegetal que proporciona, en unión directa con la naturaleza del sustrato que la sostiene, de gran compacidad.

El caso concreto de *Thymelaea hirsuta* es muy clarificador (tabla 6). En sustratos adecuados, duna fijada y suelos areno-limosos, adquiere medianas y grandes dimensiones de arbusto. Está bien relacionado con la localización de los refugios de lagartija colirroja y con distintas fases de su termorregulación. Las clases establecidas para la densidad de *Thymelaea* lo han sido de acuerdo a las dimensiones de los arbustos en fotograma aéreo. Es clara la preferencia de *A. erythrurus* por parcelas de media y alta densidad, dejando las áreas donde esta especie vegetal alcanza muy poco porte.

Grados de densidad del arbusto *Thymelaea hirsuta*

	1	2	3
Observados	157	200	59
Esperados	249.6	130	36.4
$\chi^2 = 96.07$ ($p < 0.001$).			

Tabla 6.—Número de ejemplares de *A. erythrurus* para cada grado de densidad de *Thymelaea*, hallado por probabilidades de Markov (Obs.), y aquellos que da una distribución al azar (Esp.).

Siendo los Formícidos un grupo realmente importante en la dieta de la lagartija colirroja, la posición de los hormigueros, condiciona el área de actuación de este saurio. De acuerdo al número de construcciones de estos Himenópteros por parcelas de 10 m. x 10 m., el reparto de la población de lagartijas, está sesgado hacia aquellas que contienen 3 ó más y hacia aquellas de 1 ó 2, en segundo lugar (tabla 7).

Por otra parte se ha ensayado el mismo análisis Markoviano, considerando los 4 tipos de vegetación como estados del sistema y obteniendo para ellos las correspondientes probabilidades asintóticas de permanencia. Las preferencias «observadas» en el sentido anteriormente mencionado, no manifiestan discrepancias significativas con relación a las frecuencias actuales de permanencia, en los 4 tipos de vegetación considerados. Es decir, que en lo que respecta a este atributo fitosociológico, *A. erythrurus* se encuentra en una fase de estabilidad en la selección.

Como hacíamos constar en la introducción, la presencia de una especie en un determinado territorio no es uniforme, sino que atiende a la mayor o menor intensidad con la que se presentan un conjunto de factores variables. En definitiva, todos los factores manejados o registrados por nosotros, están de alguna manera relacionados entre sí. La pendiente afecta a las zonas en las que se depositan los limos por líneas de escorrentía. Los diversos tipos de suelos, condicionan los tipos de vegetación que se asientan sobre ellos, la envergadura de los arbutos y la permisibilidad de la construcción de los hormigueros.

Número de hormigueros por parcela de 100 m².

	0	1 ó 2	3 ó más
Observados.....	163	115	138
Esperados.....	244.4	98.8	72.8

$$\chi^2 = 88.1 \text{ (p} < 0.001\text{)}$$

Tabla 7.—Número de ejemplares de *A. erythrurus* para las distintas clases que establece el número de hormigueros, en análisis Markoviano (Obs.) y los extraídos si la especie no discriminase esta variable (Esp.).

Aunque ordenásemos los factores que se consideran por su influencia en el sesgo en el poblamiento direccional a largo plazo —tipos de sustratos, tipos de vegetación, arbustos de *Thymelaea*, hormigueros y pendiente—, la población de *A. erythrurus* mantiene una tendencia de invasión hacia un marco concreto de microhabitat, configurado por áreas de sustrato areno-limoso, con una vegetación de los tipos I ó III, de cobertura superior al 30% de la superficie, donde sean abundantes los grandes arbustos de *Thymelaea* y los hormigueros, siendo, además, zonas deprimidas de muy escaso relieve.

Estas áreas contienen las mejores condiciones de cuantas ofrece el sistema de dunas litorales en este territorio, por la humedad para la viabilidad de las puestas, abundancia de alimento, excelente cobertura en la presencia de los depredadores, etc. La diferencia entre las distribuciones ideal y real actual, pudieran ser debidas a los fenómenos de competencia, fundamentalmente con *Psammodromus algirus*, segunda especie más abundante y de tamaño muy similar, competencia debida a la escasez de recursos en un medio de baja producción. Este último fenómeno correspondería a la flexibilidad en el comportamiento de *A. erythrurus*, la aceptación de otros microhabitats alternativos, cuando los óptimos no pueden ser abordados plenamente.

BIBLIOGRAFÍA

- HEATWOLE, H. (1976). *Reptile Ecology*. University of Queensland Press. Sta. Lucía. Queensland. 178 pp.
- PIANKA, E. R. (1977). Reptilian species diversity. pp. 1-34 in C. Gans and D. W. Tinkle Eds. *Biology of the Reptilia*. Vol. 7 Academic Press. London. 720 pp.
- PARZEN, E. (1962). *Stochastic Processes*. E. L. Lehman Eds. S. Francisco. 324 pp.
- GIRAULT, M. (1965). *Processus aleatoires*. Dunod. París. 150 pp.
- SEVA, E. y A. ESCARRE. (1980). Distribución espacial y temporal de *Acanthodactylus erythrurus* (Sauria: lacertidae) en un arenal costero alicantino. *Mediterránea* 4: 133-162.