

Fenología de la reproducción y exposición a ácaros hematófagos en dos lacértidos mediterráneos

Rodrigo Megía-Palma^{1,*} , Claudia Mediavilla² , Senda Reguera³ , Rafael Barrientos² 

- (1) Grupo Biología Evolutiva y de la Conservación. Universidad Complutense de Madrid (UCM), Facultad de CC Biológicas, Departamento de Biodiversidad, Ecología y Evolución, E-28040 Madrid, España.
- (2) Grupo de Ecología de Carreteras, Universidad Complutense de Madrid (UCM), Facultad de CC Biológicas, Departamento de Biodiversidad, Ecología y Evolución, E-28040 Madrid, España.
- (3) Instituto de Educación Secundaria Don Pelayo, calle Joaquín Sorolla, s/n, E-28810, Los Hueros, Madrid, España.

* Autor para correspondencia / Corresponding author: Rodrigo Megía-Palma [rmegia01@ucm.es]

> Recibido / Received: 27/05/2024 – Aceptado / Accepted: 28/10/2024

Cómo citar / How to cite: Megía-Palma, R., Mediavilla, C., Reguera, S., Barrientos, R. 2025. Fenología de la reproducción y exposición a ácaros hematófagos en dos lacértidos mediterráneos. *Ecosistemas* 34(2): 2773. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2773>

Fenología de la reproducción y exposición a ácaros hematófagos en dos lacértidos mediterráneos

Resumen: La teoría de las estrategias vitales postula que la energía de la que disponen los individuos es finita y que resulta adaptativo priorizar aquellos procesos vitales que permitan maximizar la eficacia biológica. La reproducción es la pieza fundamental de esta teoría, pues por su acción directa los individuos dejan descendencia y por ello reproducirse es prioritario frente a cualquier otro proceso vital. Sin embargo, es energéticamente muy demandante y puede producir costes en otros procesos importantes que son también energéticamente demandantes; por ejemplo, el mantenimiento del sistema inmunitario y otros mecanismos antiparasitarios. Hemos comprobado esta hipótesis analizando la correlación entre los patrones fenológicos de la inversión en reproducción de dos especies de lagartija con distintos hábitos ecológicos y la variación estacional en el número de ácaros que las parasitan. Se encontraron algunas discrepancias interespecíficas en los patrones fenológicos de parasitación, ya que la especie que prefiere microhábitats más húmedos (*Psammotromus algirus*) presentó mayor prevalencia y número de ácaros, aumentando ambos parámetros de abril a julio en dicha especie. Además, las hembras grávidas de la especie que prefiere medios más secos (*Acanthodactylus erythrurus*) tuvieron tantos ácaros como la primera especie, lo que sugiere que podrían seleccionar lugares más húmedos durante la formación de los huevos. Sin embargo, no existió relación significativa entre la variación estacional en el número de ácaros y la fenología de la reproducción en los machos. Por tanto, es poco probable que la inversión en reproducción incremente la susceptibilidad frente a los ácaros en estas dos especies de lagartijas.

Palabras clave: *Acanthodactylus*; ectoparásitos; esfuerzo reproductor; inversión en reproducción; *Psammotromus*

Reproductive phenology and exposure to hematophagous mites in two Mediterranean lizards

Abstract: Life history theory postulates that the energy available to individuals is finite and that it is adaptive to prioritize those vital processes that allow biological efficiency to be maximized. Reproduction is the fundamental piece of this theory, since through its direct action individuals leave offspring and therefore reproducing is a priority over any other vital process. However, it is energetically very demanding and can produce costs in other important processes that are also energetically demanding; for example, the maintenance of the immune system and other antiparasitic mechanisms. We have tested this hypothesis by analyzing the correlation between the phenological patterns of investment in reproduction of two lizard species with different ecological habits and the seasonal variation in the number of mites that parasitize them. Some interspecific discrepancies were found in the phenological patterns of parasitization, where the species that prefers wetter microhabitats (*Psammotromus algirus*) had a higher prevalence and number of mites and these increased from April to July. Additionally, gravid females of the species that prefers drier environments (*Acanthodactylus erythrurus*) had as many mites as the first species, suggesting that they might select wetter locations during egg formation. However, there was no significant relationship between seasonal variation in the number of mites and reproductive phenology in males. Therefore, it is unlikely that investment in reproduction increases susceptibility to mites in these two lizard species.

Keywords: *Acanthodactylus*; Ectoparasites; Reproductive effort; Reproductive investment; *Psammotromus*

Introducción

Los parásitos están presentes de forma ubicua en la naturaleza y se han descrito efectos importantes en la evolución de las poblaciones de hospedadores (Møller et al. 1993; Gandon y Michalakis 2002; Watson 2013). Sin embargo, el término “parásito” es utilizado para englobar un conjunto de organismos que lo único que tienen en común es la evolución de una estrategia vital: vivir a expensas de otro organismo. Dentro de la definición de parásito cabe el que sus efectos reduzcan la eficacia biológica de

sus hospedadores. Sin embargo, este efecto no siempre es obvio debido, en parte, a las historias coevolutivas entre parásitos y hospedadores que son dinámicas y dependen de la estabilidad del ambiente. En ocasiones, se puede alcanzar un equilibrio en la relación a través de procesos de coadaptación (Megía-Palma et al. 2018; 2023a; 2024). En este sentido, la teoría de las estrategias vitales (Beilharz et al. 1993; Roff 2002) establece que ante ambientes cambiantes los equilibrios coadaptativos pueden romperse en favor de los parásitos por los costes de esos cambios ambientales sobre el comportamiento, u otras estrategias antiparasitarias, de los hospedadores (Lafferty y Kuris 1999; Megía-Palma et al. 2020; Horn y Luong 2021).

La reproducción supone un importante cambio fisiológico para el hospedador del cual se puede beneficiar el parásito (French et al. 2007; Van der Most et al. 2011; Knutie et al. 2017). De hecho, este “estrés” o esfuerzo de reproducción se ha postulado recurrentemente como marco fisiológico en el que poder explicar el incremento estacional de las prevalencias y/o de las intensidades de algunos parásitos en las poblaciones de hospedadores como consecuencia de la inmunodepresión sufrida por los hospedadores durante la reproducción (Norris et al. 1994; Nordling et al. 1998; Saino et al. 2000; French et al. 2007). Por ejemplo, en lagartijas postulamos que se puede cuantificar el esfuerzo reproductor de una población mediante el análisis de la variación fenológica en: (1) la expresión de la coloración nupcial de sus individuos (entendiéndose aquella coloración que esté basada en pigmentos como los carotenoides y pteridinas, y que sea reabsorbida tras el periodo de emparejamiento); (2) el desarrollo gonadal (por ejemplo, el ancho del paquete testicular); o (3) el estado de gravidez de las hembras, cuya inversión reproductora entendemos como máxima durante la formación y acarreo de huevos. De este modo, esperamos que las lagartijas tengan un mayor número de ectoparásitos durante los periodos más demandantes de estos procesos. Sin embargo, podría ser que los procesos subyacentes fuesen otros ya que no todos los parásitos funcionan igual porque las historias coevolutivas de cada asociación parásito-hospedador podrían ser tantas como poblaciones de hospedadores existen. Por ejemplo, la variación fenológica en las intensidades de ciertos ectoparásitos en poblaciones de lagartijas puede estar influida por condiciones microclimáticas y la propia fenología de las poblaciones de ectoparásitos (Klukowski 2004; Pollock y John-Alder 2020; Drechsler et al. 2021; Rivera-Rea et al. 2022).

Hemos investigado dos especies de lagartija pertenecientes a la familia Lacertidae (Squamata) que no realizan ni cuidado de la puesta ni cuidados parentales tras la eclosión de los huevos. Las dos especies tienen tamaño similar, pero difieren en su selección de microambientes, así como en su comportamiento de termorregulación (Belliure et al. 1996). *Acanthodactylus erythrurus* (Schinz 1833) pertenece a un género de lacértidos con origen norteafricano (Tamar et al. 2016) y ocupa suelos arenosos sueltos en espacios abiertos (Belliure 2015). Dedicó la mayor parte del tiempo a asolearse y mantiene temperaturas corporales significativamente más altas que la segunda especie estudiada (Belliure et al. 1996). Esta última, *Psammodromus algirus* (Linnaeus 1758), es una especie con origen filogeográfico en la península ibérica (Carranza et al. 2006) y que, aunque se le considera una generalista de hábitat, ocupa preferentemente sotobosques con hojarasca y dedica gran parte de su actividad diaria a desplazarse en busca de recursos (Carrascal et al. 1989; Belliure et al. 1996). La máxima actividad gonadal en ambas especies tiene lugar entre abril y mayo (Castilla et al. 1992; Díaz et al. 1994). Esta época es de interés porque podría estar relacionada con una mayor actividad de las lagartijas y un incremento de la susceptibilidad a infección por ácaros (Barrientos y Megía-Palma 2021), una vez que sabemos que ambas especies presentan ácaros hematófagos en el área de estudio investigada (Megía-Palma et al. 2022a; De los Ríos-Solera et al. 2024).

En el presente estudio vamos a comprobar si los patrones fenológicos de reproducción pueden contribuir a explicar la variación observada en el número de ácaros que tienen las lagartijas, en consonancia con la hipótesis que postula que el esfuerzo de reproducción de las lagartijas (cuantificado aquí con el ancho testicular y la variación en la expresión de la coloración nupcial en los machos, y con el estado de gravidez en las hembras) está relacionado con un aumento de las cargas de ectoparásitos. Esperamos que las hembras grávidas tengan más ácaros que las no grávidas (como consecuencia de los costes energéticos derivados de la producción de las puestas) en ambas especies y que las hembras tengan menos ácaros que los machos en ambas especies porque los machos de lagartija utilizan áreas de campeo más grandes que las hembras (Perry y Garland 2002). Este hecho está relacionado con la búsqueda de parejas por parte de los machos, así como con el comportamiento de patrullaje para excluir a posibles machos competidores. En este sentido, también esperamos que *A. erythrurus* tenga menos ácaros que *P. algirus* porque en la zona de estudio la primera selecciona microhábitats más secos, lo cual reduce la presencia de ácaros (Wu et al. 2019; BeVier et al. 2022), y porque su patrón diario de actividad implica un menor número de desplazamientos que en *P. algirus* (Belliure et al. 1996). También describimos el patrón fenológico de la variación en la complejidad cromática de la coloración nupcial de los machos de *P. algirus* y esperamos poder mostrar una correlación entre el número de ácaros y la fenología de la coloración (en *P. algirus*) y del ancho testicular (en *A. erythrurus*). De cumplirse estas relaciones, los resultados se alinearían con la predicción general que asume un incremento de la susceptibilidad a la infestación por ectoparásitos en lagartijas debido a los costes asociados con el esfuerzo de reproducción. Este trabajo aporta información novedosa sobre la fenología de la reproducción de dos especies en un contexto mesomediterráneo a la vez que analiza la variación en la presión por ectoparásitos que sufre esta población y puede generar un conocimiento base para futuros estudios más específicos.

Material y Métodos

Área de estudio y sistema de muestreo

En la segunda semana de cada mes, desde abril hasta septiembre de 2022, se capturaron un total de 69 *A. erythrurus* (41 hembras y 28 machos) y 151 *P. algirus* (76 hembras y 75 machos) en un bosque dominado por encinas (*Quercus ilex*) y con sotobosque de jara pringosa (*Cistus ladanifer*) en el Monte de El Pardo (Madrid, España; 40.50°N, 3.76°W; ~680 msnm). Para ello se buscaron lagartijas de manera aleatoria durante 2-3 días seguidos durante la tercera semana de cada mes en días soleados. Se utilizó un lazo corredizo sujeto en el extremo de una vara de 1.5 m de longitud y que estaba hecho con seda de

suturar heridas. Este hilo cierra suave, pero firmemente, alrededor del cuello de las lagartijas al capturarlas (Barrientos y Megía-Palma 2021). Todos los datos fueron recolectados en el campo, y las lagartijas fueron liberadas unos minutos después de su captura en el mismo punto de captura para minimizar costes asociados (Barrientos y Megía-Palma 2021). Los individuos fueron marcados con un punto blanco en el dorso, utilizando para ello una pintura libre de xileno (e.g., Megía-Palma et al. 2022a). Los datos aquí presentados incluyen un 5% de lagartijas que fueron capturadas más de una vez y siempre en meses distintos. Sólo aquellos individuos considerados adultos fueron incluidos en el muestreo. Esto se decidió basándonos en la longitud desde la punta del hocico hasta la apertura cloacal (LHC) que medimos con una regla transparente con precisión de 1 mm. Los individuos con menor LHC incluidos en el análisis fueron considerados adultos porque, o bien presentaban coloración nupcial en el caso de los machos de *P. algirus* (mínima talla para un macho = 58 mm), o tenían claramente desarrollado el paquete testicular y tenían coloración dorsolateral de adulto en el caso de los machos de *A. erythrurus* (mínima talla para un macho = 65 mm). En el caso de las hembras, el tamaño menor que se consideró fue aquel que tuvo la hembra más pequeña que encontramos con huevos en el vientre (es decir, 60 mm en el caso de *P. algirus* y 58 mm en el caso de *A. erythrurus*).

Inversión reproductora

En el caso de las hembras, un mismo investigador (R.M.-P.) fue siempre el responsable de palpar su vientre para evaluar la presencia de huevos y asignar el estado de grávida o no grávida. En el caso de los machos, se hicieron fotografías de todos los individuos con un móvil (iPhone 8, Apple, CA, EEUU). Se fotografió ventralmente a los machos de *A. erythrurus* apoyando una regla (con precisión de 1 mm) sobre el paquete testicular porque el ancho testicular varía a lo largo de los meses asociado al estado reproductor (Castilla et al. 1992). Para los machos de *P. algirus*, se fotografió con el mismo móvil el lateral de la cabeza y la garganta porque la extensión y composición cromática de la coloración nupcial se reduce una vez terminada la reproducción (Megía-Palma et al. 2022b). Estas fotografías fueron luego utilizadas para medir el ancho testicular en *A. erythrurus* (en mm) y clasificar a los machos de *P. algirus* en seis categorías de acuerdo con la extensión de su coloración naranja y amarilla (que es la basada en carotenoides y pteridinas en los machos de esta población; Megía-Palma et al. 2021) siguiendo el método propuesto por Díaz (1993) (Megía-Palma et al. 2022b). Dicha extensión fue siempre categorizada visualmente por la misma persona (C.M.).

Conteos de ectoparásitos

En el campo, el mismo investigador (R.M.-P.) utilizó una lupa con 10 aumentos para estimar el número total de ácaros (intensidad de infestación). Estos se observaron principalmente entre las escamas de la cola y el vientre de ambas especies de lagartija, aunque también pueden encontrarse en otras zonas del cuerpo como por ejemplo los tímpanos, las axilas de las cuatro extremidades y la base de la cola (Megía-Palma et al. 2022a; 2022b; De los Ríos-Solera et al. 2024).

Análisis estadísticos

Realizamos los análisis estadísticos en Statistica 12.0 (StatSoft, Hamburgo, Alemania). Para comparar la prevalencia de ácaros entre especies, utilizamos una prueba de Chi-cuadrado. Para los conteos de ácaros (intensidad de infestación), los cuatro modelos realizados se ajustaron mejor con una distribución Gaussiana de los residuos tras transformar los datos de ácaros mediante logaritmo decimal que sin transformar. Por tanto, la intensidad de infestación transformada logarítmicamente se usó como variable dependiente en todos los modelos. En el primer modelo, que analizó el total de los individuos (N = 220), se incluyeron como predictores los factores mes, especie y sexo de las lagartijas. Además, se incluyeron las interacciones entre el mes y el sexo, el mes y la especie, y el sexo y la especie.

Se realizaron tres modelos más para analizar la variación en la intensidad de infestación en relación con los indicadores de inversión en reproducción utilizados. En el caso de las hembras, se pudieron analizar los datos de ambas especies juntos (n = 117) por ser el estado de gravidez el indicador utilizado. Se controló el modelo por los factores mes, especie y estado de gravidez. Se incluyó la interacción entre el estado de gravidez y la especie, para comprobar si el número de ácaros se ve influido de manera diferente, en función de la especie, por el estado de gravidez. La LHC se incluyó como posible variable confundidora (Drechsler et al. 2021).

En el caso de los machos de *A. erythrurus* (n = 28), los ácaros se modelaron incluyendo el mes como factor y el ancho testicular como predictor lineal. En el caso de los machos de *P. algirus* (n = 75), los ácaros se modelaron incluyendo también el mes como factor y el grupo de extensión de la coloración nupcial en el que fueron asignados como predictor categórico.

Resultados

La LHC media (\pm el error estándar) de las hembras de *A. erythrurus* fue de 70.46 ± 0.78 mm (rango = 58-82 mm); en los machos de esta especie fue 74.25 ± 0.79 mm (65-82 mm). En el caso de las hembras de *P. algirus*, la LHC fue de 68.65 ± 0.60 mm (60-78 mm) y en los machos de 70.13 ± 0.60 mm (58-80 mm).

Fenología de la inversión en reproducción

Hembras

La variación mensual en la frecuencia de aparición de hembras grávidas en la población indicó que *P. algirus* presenta dos eventos de reproducción mientras que *A. erythrurus* sólo uno (Fig. 1).

Machos

Para el caso de *P. algirus* se observó en la población una mayor representatividad de grupos cromáticos con mayor superficie pigmentada (grupos verde, violeta y rojo; Fig. 2a) en los meses de abril a junio, coincidiendo con el periodo de emparejamiento de esta especie. También se observó una mayor preponderancia del grupo cromático de menor pigmentación (grupo amarillo; Fig. 2a) en los meses de junio a septiembre, donde la diversidad cromática en la población de machos de esta especie se redujo a la presencia solamente de machos asignados a los dos grupos de menor extensión de pigmentación (Fig. 2b).

En el caso de *A. erythrurus*, se observó que el máximo ancho testicular en los machos ocurrió en los meses de mayo y junio, con un descenso de éste en los siguientes meses (Fig. 2c y Fig. 2d).

Ectoparásitos

Encontramos ácaros entre las escamas de ambas especies de lagartija, y pese a la presencia relativamente abundante de garrapatas en el área de estudio (observación personal), no encontramos ninguna sobre las lagartijas. La prevalencia de ácaros fue diferente para ambas especies ($\chi^2_{1, 219} = 25.69$, $P < 0.001$), con el 62.3% de *A. erythrurus* infestados (hembras = 63.4% y machos = 60.7%) y el 90.7% de los *P. algirus* (hembras = 89.5% y machos = 92.0%). La intensidad de infestación fue significativamente menor en *A. erythrurus* que en *P. algirus* con una tendencia no significativa a que los machos de ambas especies presentaran intensidades mayores (Tabla 1). Las hembras de *A. erythrurus* tuvieron una abundancia promedio de 4.75 ± 1.24 (0-39) ácaros frente a los 15.07 ± 6.93 (0-178) de los machos. Las hembras de *P. algirus* tuvieron 12.64 ± 1.57 (0-65) ácaros frente a los 25.81 ± 3.98 (0-250) de los machos. Los resultados del modelo indicaron que fueron significativos los efectos de las interacciones de la especie con el mes y del sexo con el mes (Tabla 1). Vimos que *A. erythrurus* mantuvo intensidades de parasitación por ácaros similares durante todo el periodo de actividad y en general menores que *P. algirus*. Esta segunda especie mostró una tendencia al alza en el número de ácaros de abril a julio y después la intensidad de infestación descendió hasta septiembre (Fig. 3a). Mientras tanto, los machos tuvieron particularmente más ácaros que las hembras durante el mes de mayo (Fig. 3b).

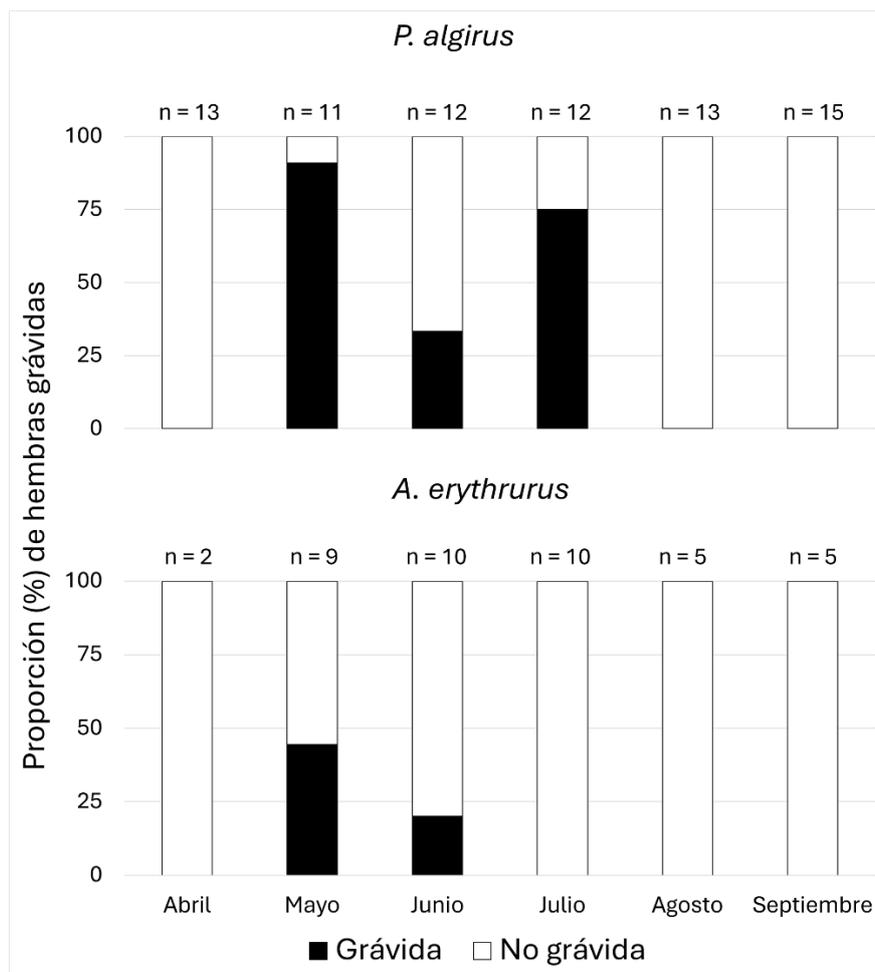


Figura 1. Variación mensual en la frecuencia de hembras grávidas de las dos especies de estudio en el Monte de El Pardo. El tamaño muestral para cada especie y mes se muestra encima de las barras.

Figure 1. Monthly variation in the frequency of gravid females of the two study species in Monte de El Pardo. The sample size for each species and month is shown above the bars.

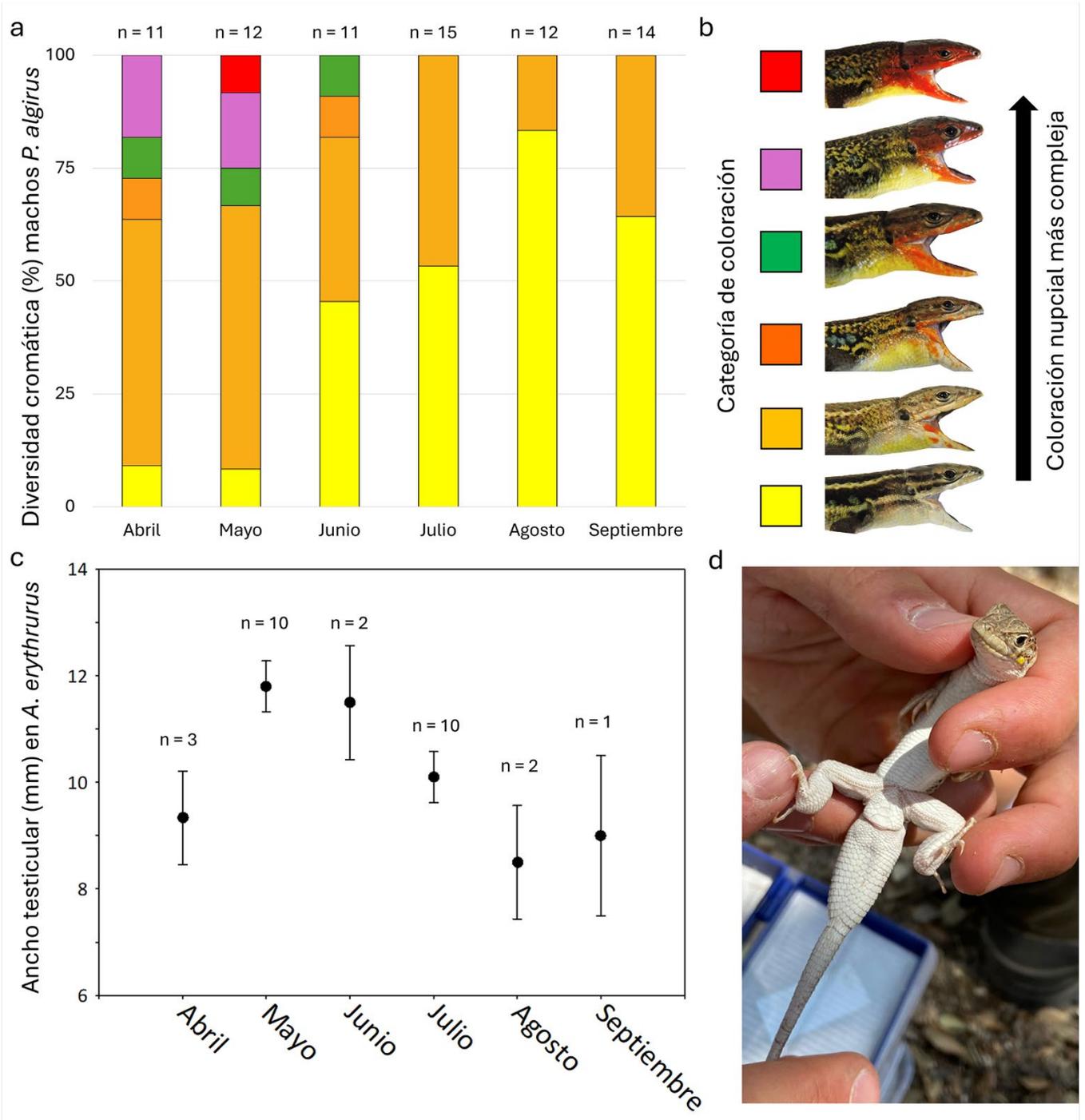


Figura 2. (a) Variación de abril a septiembre de 2022 en la frecuencia de machos de lagartija colilarga (*P. algirus*) categorizados en seis grupos (siguiendo Díaz 1993) en función de la superficie de pigmentación de su coloración nupcial en el Monte de El Pardo (Madrid). El tamaño muestral para cada especie y mes se muestra encima de las barras. **(b)** Los códigos de colores usados en (a) corresponden, de abajo hacia arriba, a lagartijas con mayor superficie pigmentada. **(c)** Media \pm error estándar mensual del ancho del paquete testicular en los machos de *A. erythrurus* en la población del Monte de El Pardo. **(d)** Fotografía ventral de un macho de *A. erythrurus* capturado en junio mostrando el paquete testicular.

Figure 2. (a) Frequency variation of male nuptial coloration categories (following Díaz 1993) in *P. algirus* observed from April to September 2022 in Monte de El Pardo (Madrid). The sample size for each species and month is shown above the bars. **(b)** The color codes used in (a) correspond, from bottom to top, to lizards with a larger pigmented surface. **(c)** Monthly mean \pm standard error of the width of the testes in *A. erythrurus* males in the Monte de El Pardo population. **(d)** Ventral photograph of a male *A. erythrurus* captured in June showing the testes.

Tabla 1. Modelo lineal general analizando el número de ácaros (transformado mediante \log_{10}) en todas las lagartijas (N = 220). SC = suma de cuadrados; gl = grados de libertad. Mes corresponde al periodo de abril a septiembre de 2022. Los efectos significativos ($\alpha = 0.05$) están marcados en negra.

Table 1. General linear model analyzing the number of mites (\log_{10} transformed) on all lizards (N = 220). SC = sum of squares; df = degrees of freedom. Month corresponds to the period from April to September 2022. Significant effects ($\alpha = 0.05$) are marked in bold.

	SC	gl	F	Valor P
Intercepto	79.63	1	366.62	< 0.001
Mes	3.31	5	3.05	0.011
Especie	10.90	1	50.19	< 0.001
Sexo	0.77	1	3.55	0.061
Mes × Sexo	6.02	5	5.54	< 0.001
Mes × Especie	4.75	5	4.38	0.001
Especie × Sexo	0.52	1	2.40	0.123

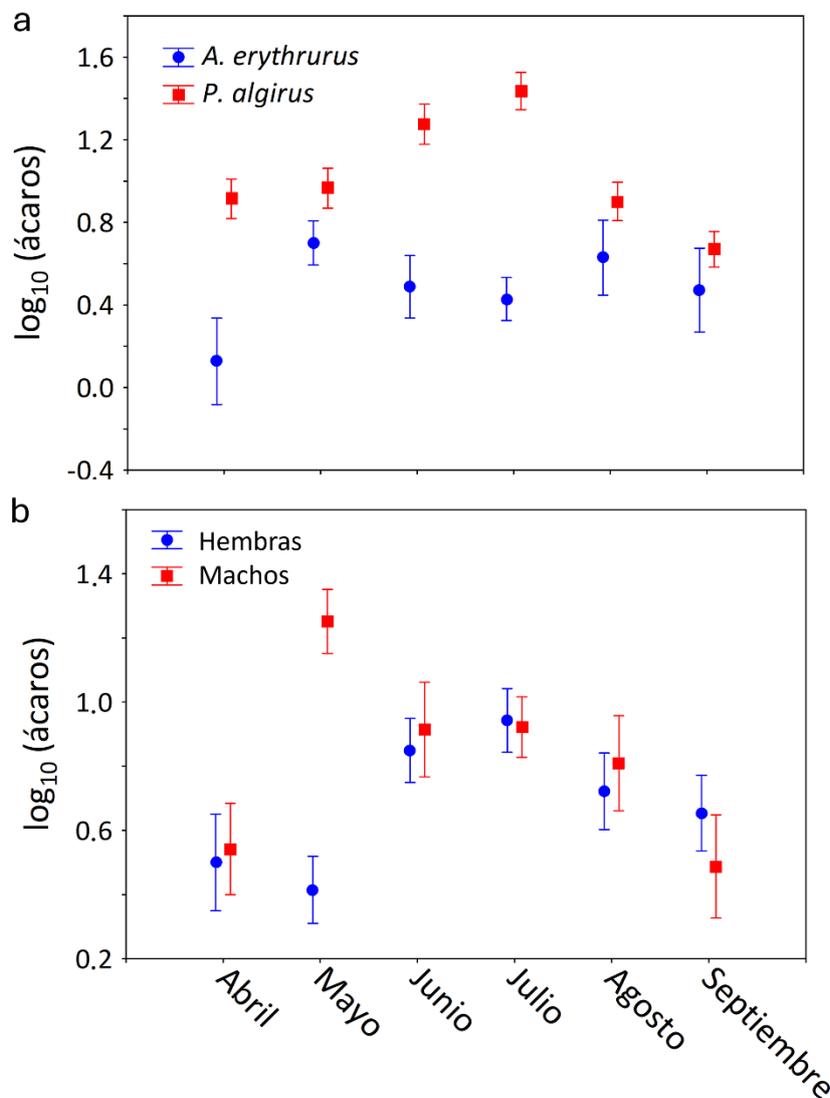


Figura 3. Representación de las interacciones significativas mostradas en la **Tabla 1.** **(a)** Variación fenológica del número de ácaros hematófagos sobre *A. erythrurus* y *P. algirus*. **(b)** Variación fenológica del número de ácaros atendiendo al sexo de las lagartijas.

Figure 3. Significant interactions shown in **Table 1.** **(a)** Phenological variation in the number of hematophagous mites on *A. erythrurus* and *P. algirus*. **(b)** Phenological variation in the number of mites according to the sex of the lizards.

Parasitación e inversión reproductora

El estado de gravidez influyó de manera significativamente diferente en la intensidad de parasitación por ácaros en función de la especie (**Tabla 2**). En este sentido, las hembras no grávidas de *A. erythrurus* tuvieron significativamente menos ácaros (3.94 ± 1.24) que las hembras grávidas de esta especie (9.50 ± 4.25 ácaros) y que cualquier hembra de *P. algirus* (no grávidas = 11.85 ± 1.72 ; grávidas = 14.48 ± 3.40) (**Fig. 4**).

De nuevo, la variación en los machos de la intensidad de infestación por ácaros fue explicada significativamente por el factor mes, pero sólo en el caso de *P. algirus* (**Tabla 3**). Ni el ancho del paquete testicular en el caso de *A. erythrurus*, ni la extensión de la coloración nupcial en el caso de *P. algirus*, explicaron la variación en el número de ácaros que tenían los machos de lagartija (**Tabla 3**). Las tendencias gráficas, no significativas, entre la intensidad de infestación y las variables utilizadas para cuantificar el esfuerzo reproductor de los machos se pueden ver en material suplementario (**Fig. S1a** y **Fig. S1b**).

Tabla 2. Modelo lineal general analizando el número de ácaros (transformado mediante \log_{10}) en las hembras ($n = 117$) de *A. erythrurus* y *P. algirus*. SC = suma de cuadrados; gl = grados de libertad. Mes corresponde al periodo de abril a septiembre de 2022. Estado de gravidez = con huevos en el vientre detectados mediante palpado. Los efectos significativos ($\alpha = 0.05$) están marcados en negrita.

Table 2. General linear model analyzing the number of mites (\log_{10} transformed) on females ($n = 117$) of *A. erythrurus* and *P. algirus*. SC = sum of squares; df = degrees of freedom. Month corresponds to the period from April to September 2022. Gravidity = with eggs on the belly detected by palpation. Significant effects ($\alpha = 0.05$) are marked in bold.

	SC	gl	F	Valor P
Intercepto	0.36	1	1.76	0.187
Mes	4.26	5	4.15	0.002
Especie	0.88	1	4.30	0.041
Estado de gravidez	0.91	1	4.43	0.038
Longitud hocico-cloaca (\log_{10})	0.01	1	0.05	0.818
Especie × estado de gravidez	0.89	1	4.35	0.039

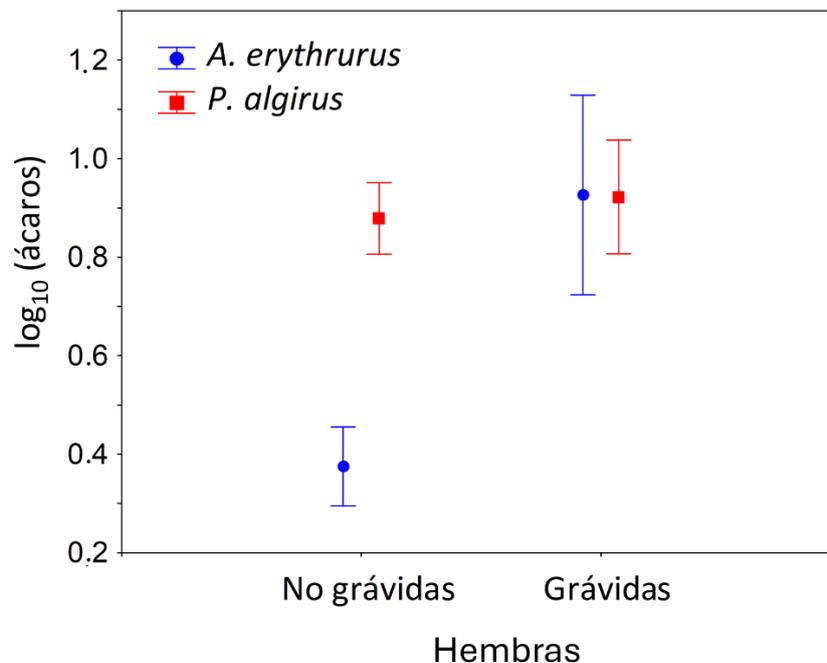


Figura 4. Media \pm error estándar del número de ácaros presentes sobre las hembras de *A. erythrurus* y *P. algirus* atendiendo a su estado de gravidez resultado del modelo presentado en la **Tabla 2**.

Figure 4. Mean \pm standard error of the number of mites found on the females of *A. erythrurus* and *P. algirus* according to their gravidity status (model presented in **Table 2**).

Tabla 3. Dos modelos lineales generales que analizan el número de ácaros (transformado mediante \log_{10}) de forma independiente para los machos de *A. erythrurus* ($n = 28$) y *P. algirus* ($n = 75$). SC = suma de cuadrados; gl = grados de libertad. Mes corresponde al periodo de abril a septiembre de 2022. Los efectos significativos ($\alpha = 0.05$) están marcados en negrita.

Table 3. Two general linear models analyzing mite numbers (\log_{10} transformed) independently for males of *A. erythrurus* ($n = 28$) and *P. algirus* ($n = 75$). SC = sum of squares; df = degrees of freedom. Month corresponds to the period from April to September 2022. Significant effects ($\alpha = 0.05$) are marked in bold.

<i>A. erythrurus</i>	SC	gl	F	Valor P
Intercepto	0.72	1	1.81	0.193
Mes	2.94	5	1.47	0.243
Longitud hocico-cloaca (\log_{10})	0.70	1	1.75	0.200
Ancho testicular	1.55	1	1.36	0.256
<i>P. algirus</i>	SC	gl	F	Valor P
Intercepto	0.19	1	0.09	0.767
Mes	7.44	5	1.49	< 0.001
Longitud hocico-cloaca (\log_{10})	0.00	1	0.01	0.948
Coloración nupcial	0.30	5	0.28	0.923

Discusión

Los resultados de inversión en reproducción fueron comparables en el caso de las hembras porque en ambas especies utilizamos el estado de gravidez como aproximación. Los patrones fenológicos en el estado de gravidez mostraron que la estrategia de reproducción difiere entre ambas especies pese a que todas las lagartijas fueron capturadas en la misma área de estudio. Así, *P. algirus* tiene dos eventos de reproducción en esta localidad, como ya habían indicado [Iraeta et al. \(2007\)](#), mientras que sólo se observó un evento de reproducción en *A. erythrurus*. Esta diferencia la podemos interpretar como un efecto de la calidad del hábitat con respecto a las necesidades de cada especie. Es decir, podemos esperar que las lagartijas produzcan más de una puesta en aquellos hábitats más favorables ([Warner et al. 2007](#)), como de hecho es más frecuente que ocurra en poblaciones de *P. algirus* que no estén en el límite de su distribución ([Salvador 2015](#)). Por tanto, esto sugiere que el Monte de El Pardo es en la actualidad un hábitat que ofrece mejor calidad ambiental para *P. algirus* y es subóptimo para *A. erythrurus*. No obstante, también se han descrito efectos climáticos anuales sobre la probabilidad de que tengan lugar segundas puestas en otras poblaciones de *A. erythrurus* del centro peninsular, al menos en cierta proporción de las hembras ([Castilla et al. 1992](#)). En este sentido, *A. erythrurus* es una especie más termófila que *P. algirus* ([Carretero y Llorente 1995](#)) y se entiende que un año climáticamente propicio para la primera especie podría ser aquel donde la temperatura aumentara durante los primeros meses tras el descanso invernal. Precisamente el año 2022 presentó eventos de olas de calor en abril y mayo, y pese al ambiente térmico presuntamente más propicio para la especie más termófila, ésta mostró un solo evento de reproducción. Nuestra interpretación de que el Monte de El Pardo ofrece mejores condiciones ambientales para *P. algirus* también está apoyada por la diferencia de abundancia frente a *A. erythrurus*, habiendo sido la primera especie capturada 2.18 veces más frecuentemente, pese a que se realizó un esfuerzo similar en la búsqueda de ambas. Este hecho está posiblemente explicado por la diferente disponibilidad de microhábitats elegidos por cada especie (observación personal). *A. erythrurus* además de ser una especie más termófila, también selecciona medios abiertos con suelos arenosos sueltos ([Carretero y Llorente 1995](#); [Belliere 2015](#); [Drechsler et al. 2021](#)), mientras que *P. algirus*, aunque de hábitos considerados generalistas, tiene una mayor preferencia por sotobosques con hojarasca ([Carrascal et al. 1989](#)), microhábitat este último que representa aproximadamente el 80% en el área de estudio.

Es llamativo que en agosto no se encontrase ninguna hembra grávida después de que en julio se encontró una proporción de hembras grávidas similar a las encontradas en mayo, y sin embargo en junio sí se observara cierta proporción de hembras grávidas. Esto plantea tres escenarios alternativos: (i) o bien las hembras de *P. algirus* son muy eficientes depositando los huevos en las segundas puestas y no dio tiempo a encontrar ya hembras grávidas en agosto que hubieran comenzado con el desarrollo de los huevos el mes anterior, o bien (ii) debido a las olas de calor sufridas en 2022, siendo las temperaturas más altas de todo el periodo las registradas en julio (datos no mostrados), se hubieran producido fenómenos de reabsorción folicular ([Blackburn 1998](#)); en un escenario más pesimista también podría haber ocurrido (iii) que las hembras que estuvieran realizando una mayor inversión reproductora con una segunda puesta murieran ante las condiciones climáticas extremadamente adversas de sequía y calor durante las olas de calor de julio de 2022 ([Wang et al. 2016](#); [Dupoué et al. 2020](#)). La naturaleza observacional de nuestros datos no permite sacar conclusiones.

Las aproximaciones para cuantificar la inversión en reproducción utilizadas no fueron comparables para el caso de los machos de ambas especies porque en *P. algirus* utilizamos la extensión de la coloración nupcial, mientras que en *A. erythrurus* utilizamos la variación en el ancho del paquete testicular. No obstante, los resultados de las curvas mensuales para cada especie sí sugirieron una variación fenológica en la inversión en reproducción. En *P. algirus* la frecuencia de machos clasificados en los grupos de coloración nupcial más extensa fue mayor en los meses de abril a junio. Es interesante el hecho de que abril sea el mes descrito con la mayor actividad gonadal en los machos del centro peninsular ([Díaz et al. 1994](#)), lo que sugiere que aunque la producción y mantenimiento de la coloración nupcial está influida por las reservas energéticas con las que emerjan del

descanso invernal (Megía-Palma et al. 2022b), también hay probablemente un efecto hormonal que activa la producción de la coloración nupcial durante el primer mes de actividad de las lagartijas (Salvador et al. 1996). Comparando visualmente las curvas fenológicas de coloración nupcial y estado de gravidez de *P. algirus* se puede interpretar que los machos realizan un mayor esfuerzo en mantener pigmentos en la piel destinados a producir la coloración nupcial, con la que atraen a las hembras y señalizan su agresividad y reducen conflictos con otros machos, durante el periodo en el que las hembras están receptivas (de abril a junio). Y en los meses siguientes, cuando las hembras están ya formando huevos, los pigmentos son posiblemente redistribuidos a otras funciones sistémicas que permiten a las lagartijas no ser tan visibles para los depredadores (Díaz 1993; Smolinský et al. 2022), a la vez que posiblemente favorecen su estado de salud general y el sobrevivir otro año debido al presunto papel como antioxidantes de los carotenoides y pterinas que componen su coloración nupcial (Svensson y Wong 2011; Megía-Palma et al. 2021).

En el caso de los machos de *A. erythrurus*, la curva fenológica del ancho del paquete testicular sugiere que el máximo de actividad gonadal comenzó más tarde que para *P. algirus*, concretamente en mayo, y se prolongó durante junio, probablemente debido a que la temperatura era más cálida que en abril. Esta especie, como hemos indicado, es más termófila y estaba más activa a partir de mayo. Es interesante que, pese a que la actividad de *A. erythrurus* empieza más tarde, la mayor frecuencia de hembras grávidas ocurrió simultáneamente en ambas especies. Este ajuste fenológico podría ser un modo de sincronizar los nacimientos en ambas especies y así diluir la presión de depredación en general (i.e., *estrategia del saciado*) al haber neonatos de las dos especies disponibles al mismo tiempo. También podría estar relacionado con una reducción en la competencia de los juveniles de *P. algirus* sobre los neonatos de *A. erythrurus*, si los primeros fueran de mayor tamaño al haber nacido antes (Rasmussen et al. 2014). El mecanismo por el cual pudiera ocurrir esto abre preguntas interesantes para futuros estudios. Por ejemplo, sería poco probable que las hembras de *A. erythrurus* almacenaran y utilizaran el esperma de los machos con los que copularon el año anterior para fertilizar los folículos antes de que comenzara la actividad reproductora de los machos del año en curso (Rafferty y Reina 2012), y con ello conseguir depositar huevos a la vez que *P. algirus* pese a que esta última empieza antes su actividad reproductora, porque la esperanza de vida de *A. erythrurus* es de una única temporada reproductora (Busack y Jaksic 1982; Drechsler y Monrós 2019). Alternativamente, se ha descrito que las hembras de *A. erythrurus* tardan tan sólo 20 días tras la cópula en hacer la puesta (Belliure 2015) mientras que *P. algirus* tarda entre 30 y 40 días (Salvador 2015), lo que posibilitaría el solapamiento en el periodo de puestas. Planteamos la posibilidad de que el desarrollo aparentemente más rápido de los huevos en *A. erythrurus* esté facilitado por un metabolismo rápido debido a que la temperatura corporal en el campo de *A. erythrurus* en esta población es, en promedio, 3.43 °C mayor que la de *P. algirus* (Blázquez-Castro, datos sin publicar).

Pese a las diferencias en la fenología del esfuerzo de reproducción mostrado por los machos de ambas especies, no hubo efecto significativo de la especie en la fenología de la variación en la intensidad de infestación por ácaros, siendo para ambas especies de lagartija el número de ácaros mayor en mayo para los machos que para las hembras. Esto podría estar relacionado con el hecho de que mayo es, en la población de estudio, un mes de alta actividad de búsqueda de pareja y competición entre los machos para reproducirse, con los desplazamientos asociados; una mayor movilidad de las lagartijas se puede relacionar con una mayor exposición a los ácaros en esta población (Barrientos y Megía-Palma et al. 2021). También mayo, pese a las olas de calor sufridas durante este mes, fue relativamente húmedo gracias a algunas lluvias locales esporádicas (datos no mostrados) que podría contribuir a explicar una mayor presión por ácaros en la población estudiada (Rivera-Rea et al. 2022).

Las variables utilizadas como aproximación a la inversión en reproducción de las lagartijas sólo explicaron la variación observada en las intensidades de infestación por ácaros en el caso de las hembras, ya que las hembras no grávidas de *A. erythrurus* tenían un menor número de ácaros que aquellas que estaban formando huevos, siendo este patrón coincidente con las hembras grávidas de *A. erythrurus* en un estudio anterior en el este peninsular (Drechsler et al. 2021). Además, estas hembras grávidas tuvieron cargas de ácaros similares a las hembras de *P. algirus*. Como se ha explicado anteriormente, existen varios estudios que muestran que los ectoparásitos, y en particular los ácaros, pueden aumentar en las lagartijas en función de la mayor humedad de los microhábitats ocupados por éstas (BeVier et al. 2022), porque los ácaros son más abundantes en sustratos cálidos y húmedos (Wu et al. 2019). Además, los ácaros aumentan en la población de estudio en aquellas lagartijas que se desplazan distancias más largas (Barrientos y Megía-Palma 2021). En relación con esto, el aumento en la actividad de termorregulación cuando los ambientes térmicos se vuelven más restrictivos hacia el verano y las lagartijas se mueven más entre microambientes térmicos que posibiliten el mantenimiento de su temperatura corporal dentro de márgenes fisiológicos operativos también aumenta la carga de ácaros (Megía-Palma et al. 2022a). En este sentido, los resultados concordarían con estudios previos que demuestran que las hembras de lagartija incrementan su preferencia por ocupar microhábitats calientes y húmedos cuando están grávidas (Li et al. 2018). Estos microhábitats son propicios para los ácaros (Wu et al. 2019; BeVier et al. 2022) y la presunta mayor exposición a ácaros hematófagos en las hembras grávidas de *A. erythrurus* representaría un coste añadido a la inversión reproductora ya que estos artrópodos, además de extraer sangre, son potenciales vectores de patógenos y parásitos sanguíneos (Megía-Palma et al. 2023b). Cabe puntualizar que los datos obtenidos en este trabajo no son válidos para demostrar que las hembras grávidas prefieran microhábitats calientes y húmedos. Del mismo modo, la mayor prevalencia e intensidad generales de infestación por ácaros en *P. algirus* se puede explicar porque esta especie selecciona microhábitats con hojarasca y, por lo general, más húmedos que los seleccionados por *A. erythrurus*, y los ácaros son más abundantes sobre las lagartijas en este tipo de sustratos, como muestra un trabajo que estudió las cargas de ácaros en lagartijas en un ecotono duna-pinar en el este peninsular (Drechsler et al. 2021). Además de las diferencias en las preferencias de microhábitats, el trabajo de Belliure et al. (1996), que comparó el comportamiento de termorregulación y las estrategias de búsqueda de alimento de *A. erythrurus* y *P. algirus*, mostró que la primera especie permanece, de forma general, una gran proporción del tiempo asoleándose en medios abiertos y con poca actividad de desplazamiento, lo cual podría reducir su exposición a los ectoparásitos. Mientras tanto, además de la ya mencionada preferencia por sotobosques con hojarasca de *P. algirus*, ésta dedica una elevada proporción del tiempo a moverse para buscar presas activamente (Belliure et al. 1996) y al desplazarse puede incrementar su exposición a los ácaros (Barrientos y Megía-Palma 2021; Megía-Palma et al. 2022a). Como explicación complementaria, también es posible que la mayor

abundancia de *P. algirus* en el área de estudio contribuya a una mayor tasa de transmisión de ectoparásitos, y por ende una mayor prevalencia.

Nuestro trabajo no apoya conclusiones derivadas de estudios anteriores en los que se interpretaron efectos directos del esfuerzo de reproducción (mediado por un incremento de la actividad gonadal, y reflejado en la producción de puestas en las hembras y un mayor desarrollo de la coloración nupcial en los machos) aumentando la susceptibilidad a los ectoparásitos en lagartijas. Es más, en el caso de los machos de *P. algirus* la tendencia gráfica (no significativa) es negativa cuando se comparó el número de ácaros con la extensión de la coloración nupcial (**Fig. S1b**). Esta tendencia no significativa, sin embargo, está más en consonancia con aquellos estudios que sugieren una relación positiva entre la distancia recorrida por las lagartijas y el uso compartido de microambientes propicios para los ácaros, con la consiguiente sobreexposición a estos parásitos en ambos casos (Olsson et al. 2000; Wu et al. 2019; Wiczorek et al. 2020; Barrientos y Megía-Palma 2021; Megía-Palma et al. 2022a; BeVier et al. 2022). De hecho, en un trabajo previo con machos de esta población, Megía-Palma et al. (2022b) encontraron que los machos con menor extensión de coloración nupcial recorrieron distancias lineales más largas que los machos con mayor superficie coloreada. Por lo tanto, la mayor movilidad de los machos adultos de *P. algirus*, jóvenes o de peor calidad (Martín y Forsman 1999), y que expresan de forma incompleta su coloración nupcial, podría favorecer la frecuencia con la que se encuentran con ácaros (Barrientos y Megía-Palma 2021), por ejemplo, al desplazarse entre territorios de los machos de mejor calidad (Salvador et al. 1995). Por lo tanto, todos nuestros resultados sugieren una relación positiva entre el incremento en la actividad motora durante los primeros meses de actividad tras la hibernación y la exposición a ácaros hematófagos en *P. algirus*, posiblemente asociada con el incremento del número de movimientos entre microhábitats térmicos en los que las lagartijas termorregulan, y no necesariamente relacionado con la reproducción (Megía-Palma et al. 2022a). El posterior descenso observado del número de ácaros en agosto en *P. algirus* podría deberse a que el ambiente es demasiado seco para los ácaros en ese mes al tiempo que las lagartijas en esta localidad se desplazan poca distancia al permanecer dentro de los arbustos a la sombra (Díaz et al. 2022). No obstante, en general, los trabajos previos sí apoyan que la testosterona puede incrementar el número de ectoparásitos en las lagartijas (Olsson et al. 2000; Klukowski y Nelson 2001; Roberts et al. 2004; Cox y John-Alder 2007), aunque algunos trabajos muestran efectos contradictorios en relación con los ácaros (Pollock et al. 2012; Argaez et al. 2021). Por ejemplo, aquellas lagartijas que durante su fase embrionaria estuvieron expuestas a mayores concentraciones de testosterona no mostraron posteriormente ni recuentos leucocitarios menores ni un mayor número de ácaros (Uller y Olsson 2003). Sin embargo, son sólidos los resultados que muestran que la testosterona sí puede incrementar la actividad motora en lagartijas (Marler y Moore 1989; Olsson et al. 2000; Klukowski et al. 2004). Esto puede aumentar la exposición a los ectoparásitos, resultando difícil separar los efectos inmunosupresores de esta hormona de aquellos sobre la actividad motora (Veiga et al. 1998; Olsson et al. 2000). De nuevo en este sentido, el experimento de traslocación recíproca con captura-recaptura realizado por Barrientos y Megía-Palma (2021) en la población de estudio demostró un efecto directo de la distancia recorrida sobre el aumento del número de ácaros en machos de *P. algirus* que fue independiente de los posibles efectos confundidores de la testosterona y dando apoyo a nuestras interpretaciones en el presente estudio.

Contribución de los autores

Rodrigo Megía-Palma: conceptualización, metodología, revisión de los datos, análisis estadísticos, escritura – primer borrador. Claudia Mediavilla: escritura – revisión y edición, generación y revisión de los datos. Senda Reguera: generación de datos. Rafael Barrientos: generación de datos, escritura – revisión y edición.

Disponibilidad de datos

los datos están accesibles en el repositorio de datos de Mendeley con el DOI <https://doi.org/10.17632/bc6zphghvz.1>

Financiación, permisos requeridos, potenciales conflictos de interés y agradecimientos

RB tenía en el momento de la realización del estudio una beca postdoctoral de la Comunidad de Madrid (2018T1/AMB10374 and 2022-5a/AMB-24242).

La Comunidad de Madrid y la Consejería de Medio Ambiente, Vivienda y Agricultura autorizaron la captura de lagartijas (código de licencia 10/184672.9/22). Patrimonio Nacional nos autorizó para trabajar en el Monte de El Pardo.

Los autores declaran que no tienen conflictos de interés en relación con este estudio.

Agradecemos a José Antonio de los Ríos Solera (Universitat de Barcelona) que amablemente nos cedió la fotografía ventral del macho de *Acanthodactylus* mostrada en la **Figura 2d**. Los comentarios de dos revisores han contribuido a la mejor puesta en valor de nuestros datos.

Referencias

- Argaez, V., Pruett, J.A., Seddon, R.J., Solano-Zavaleta, I., Hews, D.K., Zúñiga-Vega, J.J. 2021. Steroid hormones, ectoparasites, and color: Sex, species, and seasonal differences in *Sceloporus* lizards. *General and Comparative Endocrinology* 304, 113717. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2021.113717>
- Barrientos, R., Megía-Palma, R. 2021. Associated costs of mitigation-driven translocation in small lizards. *Amphibia-Reptilia* 42, 275-282. <https://doi.org/10.1163/15685381-bja10040>

- Beilharz, R.G., Luxford, B.G., Wilkinson, J.L. 1993. Quantitative genetics and evolution: is our understanding of genetics sufficient to explain evolution? *Journal of Animal Breeding and Genetics* 110(1-6), 161-170. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0388.1993.tb00728.x>
- Belliure, J. 2015. Lagartija colirroja – *Acanthodactylus erythrurus*. En: Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Salvador, A., Marco, A. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org/>
- Belliure, J., Carrascal, L.M., Diaz, J.A. 1996. Covariation of thermal biology and foraging mode in two Mediterranean lacertid lizards. *Ecology* 77(4), 1163-1173. <https://doi.org/10.2307/2265585>
- BeVier, G.T., Ayton, C., Brock, K.M. 2022. It ain't easy being orange: lizard colour morphs occupying highly vegetated microhabitats suffer greater ectoparasitism. *Amphibia-Reptilia* 43, 287-297. <https://doi.org/10.1163/15685381-bja10097>
- Blackburn, D.G. 1998. Resorption of oviductal eggs and embryos in squamate reptiles. *Herpetological Journal* 8, 65-71.
- Busack, S.D., Jaksic, F.M. 1982. Autoecological observations of *Acanthodactylus erythrurus* (Sauria: Lacertidae) in Southern Spain. *Amphibia-Reptilia* 3, 237-256. <https://doi.org/10.1163/156853882X00464>
- Carranza, S., Harris, D.J., Arnold, E.N., Batista, V., González-de La Vega, J.P. 2006. Phylogeography of the lacertid lizard, *Psammmodromus algirus*, in Iberia and across the Strait of Gibraltar. *Journal of Biogeography* 33(7), 1279-1288. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01491.x>
- Carrascal, L.M., Diaz, J.A., Cano, C. 1989. Habitat selection in Iberian *Psammmodromus* species along a Mediterranean successional gradient. *Amphibia-Reptilia* 10, 231-242. <https://doi.org/10.1163/156853889X00403>
- Carretero, M.A., Llorente, G.A. 1995. Thermal and temporal patterns of two Mediterranean Lacertidae. *Scientia Herpetologica* 1995, 213-223.
- Castilla, A.M., Barbadillo, L.J., Bauwens, D. 1992. Annual variation in reproductive traits in the lizard *Acanthodactylus erythrurus*. *Canadian Journal of Zoology* 70(2), 395-402. <https://doi.org/10.1139/z92-059>
- Cox, R.M., John-Alder, H.B. 2007. Increased mite parasitism as a cost of testosterone in male striped plateau lizards *Sceloporus virgatus*. *Functional Ecology* 21(2), 327-334. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01251.x>
- De los Ríos-Solera, J.A., Megía-Palma, R., Tarriza, A., Blázquez-Castro, S., Barrientos, R., Barja, I. 2024. Three yellow patches differently correlate with escape behaviour, morphological traits, leukocytes, parasites, and hormones in a lizard species. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 78(9), 1-12. <https://doi.org/10.1007/s00265-024-03515-x>
- Díaz, J.A. 1993. Breeding coloration, mating opportunities, activity, and survival in the lacertid lizard *Psammmodromus algirus*. *Canadian Journal of Zoology* 71(6), 1104-1110. <https://doi.org/10.1139/z93-150>
- Díaz, J.A., Alonso-Gómez, A.L., Delgado, M.J. 1994. Seasonal variation of gonadal development, sexual steroids, and lipid reserves in a population of the lizard *Psammmodromus algirus*. *Journal of Herpetology* 28(2), 199-205. <https://doi.org/10.2307/1564621>
- Díaz, J.A., Izquierdo-Santiago, R., Llanos-Garrido, A. 2022. Lizard thermoregulation revisited after two decades of global warming. *Functional Ecology* 36(12), 3022-3035. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14192>
- Drechsler, R.M., Monrós, J.S. 2019. Body growth and its implications in population dynamics of *Acanthodactylus erythrurus* (Schinz, 1834) in the Eastern Iberian Peninsula. *Amphibia-Reptilia* 40, 305-312. <https://doi.org/10.1163/15685381-20181087>
- Drechsler, R.M., Belliure, J., Megía-Palma, R. 2021. Phenological and intrinsic predictors of mite and haemacoccidian infection dynamics in a Mediterranean community of lizards. *Parasitology* 148(11), 1328-1338. <https://doi.org/10.1017/S0031182021000858>
- Dupoué, A., Blaimont, P., Rozen-Rechels, D., Richard, M., Meylan, S., Clobert, J., Miles, D.B., et al. 2020. Water availability and temperature induce changes in oxidative status during pregnancy in a viviparous lizard. *Functional Ecology* 34(2), 475-485. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13481>
- French, S.S., Johnston, G.I.H., Moore, M.C. 2007. Immune activity suppresses reproduction in food-limited female tree lizards *Urosaurus ornatus*. *Functional Ecology* 21(6), 1115-1122. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01311.x>
- Gandon, S., Michalakis, Y. 2002. Local adaptation, evolutionary potential and host-parasite coevolution: interactions between migration, mutation, population size and generation time. *Journal of Evolutionary Biology* 15(3), 451-462. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2002.00402.x>
- Horn, C.J., Luong, L.T. 2021. Trade-offs between reproduction and behavioural resistance against ectoparasite infection. *Physiology & Behavior* 239, 113524. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2021.113524>
- Iraeta, P., Díaz, J.A., Bauwens, D. 2007. Nest-site selection by *Psammmodromus algirus* in a laboratory thermal gradient. *Journal of Herpetology* 41, 360-364. [https://doi.org/10.1670/0022-1511\(2007\)41\[360:NSBPA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1670/0022-1511(2007)41[360:NSBPA]2.0.CO;2)
- Klukowski, M. 2004. Seasonal changes in abundance of host-seeking chiggers (Acari: Trombiculidae) and infestations on fence lizards, *Sceloporus undulatus*. *Journal of Herpetology* 38(1), 141-144. <https://doi.org/10.1670/127-03N>
- Klukowski, M., Nelson, C.E. 2001. Ectoparasite loads in free-ranging northern fence lizards, *Sceloporus undulatus hyacinthinus*: effects of testosterone and sex. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 49, 289-295. <https://doi.org/10.1007/s002650000298>
- Klukowski, M., Ackerson, B., Nelson, C.E. 2004. Testosterone and daily activity period in laboratory-housed mountain spiny lizards, *Sceloporus jarrovi*. *Journal of Herpetology* 38(1), 120-124. <https://doi.org/10.1670/27-03NA>
- Knutie, S.A., Wilkinson, C.L., Kohl, K.D., Rohr, J.R. 2017. Early-life disruption of amphibian microbiota decreases later-life resistance to parasites. *Nature Communications* 8, 86. <https://doi.org/10.1038/s41467-017-00119-0>
- Lafferty, K.D., Kuris, A.M. 1999. How environmental stress affects the impacts of parasites. *Limnology and Oceanography* 44(3), 925-931. https://doi.org/10.4319/lo.1999.44.3_part_2.0925
- Lí, S.R., Hao, X., Wang, Y., Sun, B.J., Bi, J.H., Zhang, Y.P., Janzen, F.J., et al. 2018. Female lizards choose warm, moist nests that improve embryonic survivorship and offspring fitness. *Functional Ecology* 32(2), 416-423. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12995>
- Marler, C.A., Moore, M.C. 1989. Time and energy costs of aggression in testosterone-implanted free-living male mountain spiny lizards (*Sceloporus jarrovi*). *Physiological Zoology* 62(6), 1334-1350. <https://doi.org/10.1086/physzool.62.6.30156216>
- Martín, J., Forsman, A. 1999. Social costs and development of nuptial coloration in male *Psammmodromus algirus* lizards: an experiment. *Behavioral Ecology* 10(4), 396-400. <https://doi.org/10.1093/beheco/10.4.396>
- Megía-Palma, R., Martínez, J., Cuervo, J.J., Belliure, J., Jiménez-Robles, O., Gomes, V., Cabido, C., et al. 2018. Molecular evidence for host-parasite co-speciation between lizards and *Schellackia* parasites. *International Journal for Parasitology* 48(9-10), 709-718. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2018.03.003>
- Megía-Palma, R., Arregui, L., Pozo, I., Žagar, A., Serén, N., Carretero, M.A., Merino, S. 2020. Geographic patterns of stress in insular lizards reveal anthropogenic and climatic signatures. *Science of the Total Environment* 749, 141655. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.141655>
- Megía-Palma, R., Barrientos, R., Gallardo, M., Martínez, J., Merino, S. 2021. Brighter is darker: the Hamilton-Zuk hypothesis revisited in lizards. *Biological Journal of the Linnean Society* 134(2), 461-473. <https://doi.org/10.1093/biolin/abla081>
- Megía-Palma, R., Barja, I., Barrientos, R. 2022a. Fecal glucocorticoid metabolites and ectoparasites as biomarkers of heat stress close to roads in a Mediterranean lizard. *Science of the Total Environment* 802, 149919. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.149919>

- Megía-Palma, R., Merino, S., Barrientos, R. 2022b. Longitudinal effects of habitat quality, body condition, and parasites on colour patches of a Mult ornamented lizard. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 76, 73. <https://doi.org/10.1007/s00265-022-03182-w>
- Megía-Palma, R., Redondo, L., Blázquez-Castro, S., Barrientos, R. 2023a. Differential recovery ability from infections by two blood parasite genera in males of a Mediterranean lacertid lizard after an experimental translocation. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological and Integrative Physiology* 339(9), 816-824. <https://doi.org/10.1002/jez.2732>
- Megía-Palma, R., Martínez, J., Fitze, P.S., Cuervo, J.J., Belliure, J., Jiménez-Robles, O., Cabido, C., et al. 2023b. Genetic diversity, phylogenetic position, and co-phylogenetic relationships of *Karyolysus*, a common blood parasite of lizards in the western Mediterranean. *International Journal for Parasitology* 53(4), 185-196. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2022.12.006>
- Megía-Palma, R., Cuervo, J.J., Fitze, P.S., Martínez, J., Jiménez-Robles, O., De la Riva, I., Reguera, S., et al. 2024. Do sexual differences in life strategies make male lizards more susceptible to parasite infection? *Journal of Animal Ecology* 93(9), 1338-1350. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.14154>
- Møller, A.P., Dufva, R., Allander, K. 1993. Parasites and the evolution of host social behavior. *Advances in the Study of Behavior* 22, 60405-2. [https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(08\)60405-2](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(08)60405-2)
- Nordling, D., Andersson, M., Zohari, S., Lars, G. 1998. Reproductive effort reduces specific immune response and parasite resistance. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 265(1403), 1291-1298. <https://doi.org/10.1098/rspb.1998.0432>
- Norris, K., Anwar, M., Read, A.F. 1994. Reproductive effort influences the prevalence of haematzoan parasites in great tits. *Journal of Animal Ecology* 63(3), 601-610. <https://doi.org/10.2307/5226>
- Olsson, M., Wapstra, E., Madsen, T., Silverin, B. 2000. Testosterone, ticks and travels: a test of the immunocompetence-handicap hypothesis in free-ranging male sand lizards. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 267(1459), 2339-2343. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1289>
- Perry, G., Garland Jr., T. 2002. Lizard home ranges revisited: effects of sex, body size, diet, habitat, and phylogeny. *Ecology* 83(7), 1870-1885. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[1870:LHRREO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[1870:LHRREO]2.0.CO;2)
- Pollock, N.B., John-Alder, H.B. 2020. Sex-and age-specific effects are superimposed on seasonal variation in mite parasitism in Eastern Fence Lizards (*Sceloporus undulatus*). *Journal of Herpetology* 54(3), 273-281. <https://doi.org/10.1670/18-167>
- Pollock, N.B., Vredevoe, L.K., Taylor, E.N. 2012. The effect of exogenous testosterone on ectoparasite loads in free-ranging western fence lizards. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology* 317(7), 447-454. <https://doi.org/10.1002/jez.1737>
- Rafferty, A.R., Reina, R.D. 2012. Arrested embryonic development: a review of strategies to delay hatching in egg-laying reptiles. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279(1737), 2299-2308. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.0100>
- Rasmussen, N.L., van Allen, B.G., Rudolf, V.H. 2014. Linking phenological shifts to species interactions through size-mediated priority effects. *Journal of Animal Ecology* 83(5), 1206-1215. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12203>
- Rivera-Rea, J., González-Morales, J.C., Fajardo, V., Megía-Palma, R., Bastiaans, E., Manjarrez, J. 2022. Phenological variation in parasite load and inflammatory response in a lizard with an asynchronous reproductive cycle. *The Science of Nature* 109(4), 34. <https://doi.org/10.1007/s00114-022-01793-x>
- Roberts, M.L., Buchanan, K.L., Evans, M.R. 2004. Testing the immunocompetence handicap hypothesis: a review of the evidence. *Animal Behaviour* 68(2), 227-239. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.05.001>
- Roff, D.A. (eds.) 2002. Life history evolution. Sunderland, Sinauer Associates. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384719-5.00087-3>
- Saino, N., Ferrari, R.P., Romano, M., Ambrosini, R., Møller, A.P. 2002. Ectoparasites and reproductive trade-offs in the barn swallow (*Hirundo rustica*). *Oecologia* 133(2), 139-145. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-1015-4>
- Salvador, A. 2015. Lagartija colilarga – *Psammotromus algirus*. En: Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Salvador, A., Marco, A. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org/>
- Salvador, A., Martín, J., López, P. 1995. Tail loss reduces home range size and access to females in male lizards, *Psammotromus algirus*. *Behavioral Ecology* 6(4), 382-387. <https://doi.org/10.1093/beheco/6.4.382>
- Salvador, A., Veiga, J.P., Martín, J., López, P., Abelenda, M., Puerta, M. 1996. The cost of producing a sexual signal: testosterone increases the susceptibility of male lizards to ectoparasitic infestation. *Behavioral Ecology* 7(2), 145-150. <https://doi.org/10.1093/beheco/7.2.145>
- Smolinský, R., Hladlovská, Z., Maršala, Š., Škrabánek, P., Škrabánek, M., Martínková, N. 2022. High predation risk decimates survival during the reproduction season. *Ecology and Evolution* 12(10), e9407. <https://doi.org/10.1002/ece3.9407>
- Svensson, P.A., Wong, B.B.M. 2011. Carotenoid-based signals in behavioural ecology: a review. *Behaviour* 148(2), 131-189. <https://doi.org/10.1163/000579510X548673>
- Tamar, K., Carranza, S., Sindaco, R., Moravec, J., Trape, J.F., Meiri, S. 2016. Out of Africa: Phylogeny and biogeography of the widespread genus *Acanthodactylus* (Reptilia: Lacertidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 103, 6-18. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2016.07.003>
- Uller, T., Olsson, M. 2003. Prenatal exposure to testosterone increases ectoparasite susceptibility in the common lizard (*Lacerta vivipara*). *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 270(1526), 1867-1870. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2451>
- Van der Most, P.J., de Jong, B., Parmentier, H.K., Verhulst, S. 2011. Trade-off between growth and immune function: a meta-analysis of selection experiments. *Functional Ecology* 25(1), 74-80. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01800.x>
- Veiga, J.P., Salvador, A., Merino, S., Puerta, M. 1998. Reproductive effort affects immune response and parasite infection in a lizard: a phenotypic manipulation using testosterone. *Oikos* 82(2), 313-318. <https://doi.org/10.2307/3546971>
- Warner, D.A., Lovern, M.B., Shine, R. 2007. Maternal nutrition affects reproductive output and sex allocation in a lizard with environmental sex determination. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274(1611), 883-890. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.0105>
- Wieczorek, M., Rektor, R., Najbar, B., Morelli, F. 2020. Tick parasitism is associated with home range area in the sand lizard, *Lacerta agilis*. *Amphibia-Reptilia* 41, 479-488. <https://doi.org/10.1163/15685381-bja10018>
- Wang, Y., Zeng, Z.G., Li, S.R., Bi, J.H., Du, W.G. 2016. Low precipitation aggravates the impact of extreme high temperatures on lizard reproduction. *Oecologia* 182, 961-971. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3727-x>
- Watson, M.J. 2013. What drives population-level effects of parasites? Meta-analysis meets life-history. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife* 2, 190-196. <https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2013.05.001>
- Wu, Q., Richard, M., Rutschmann, A., Miles, D.B., Clobert, J. 2019. Environmental variation mediates the prevalence and co-occurrence of parasites in the common lizard. *Zootoca vivipara. BMC Ecology* 19, 44. <https://doi.org/10.1186/s12898-019-0259-3>

Material Suplementario / Supplementary material

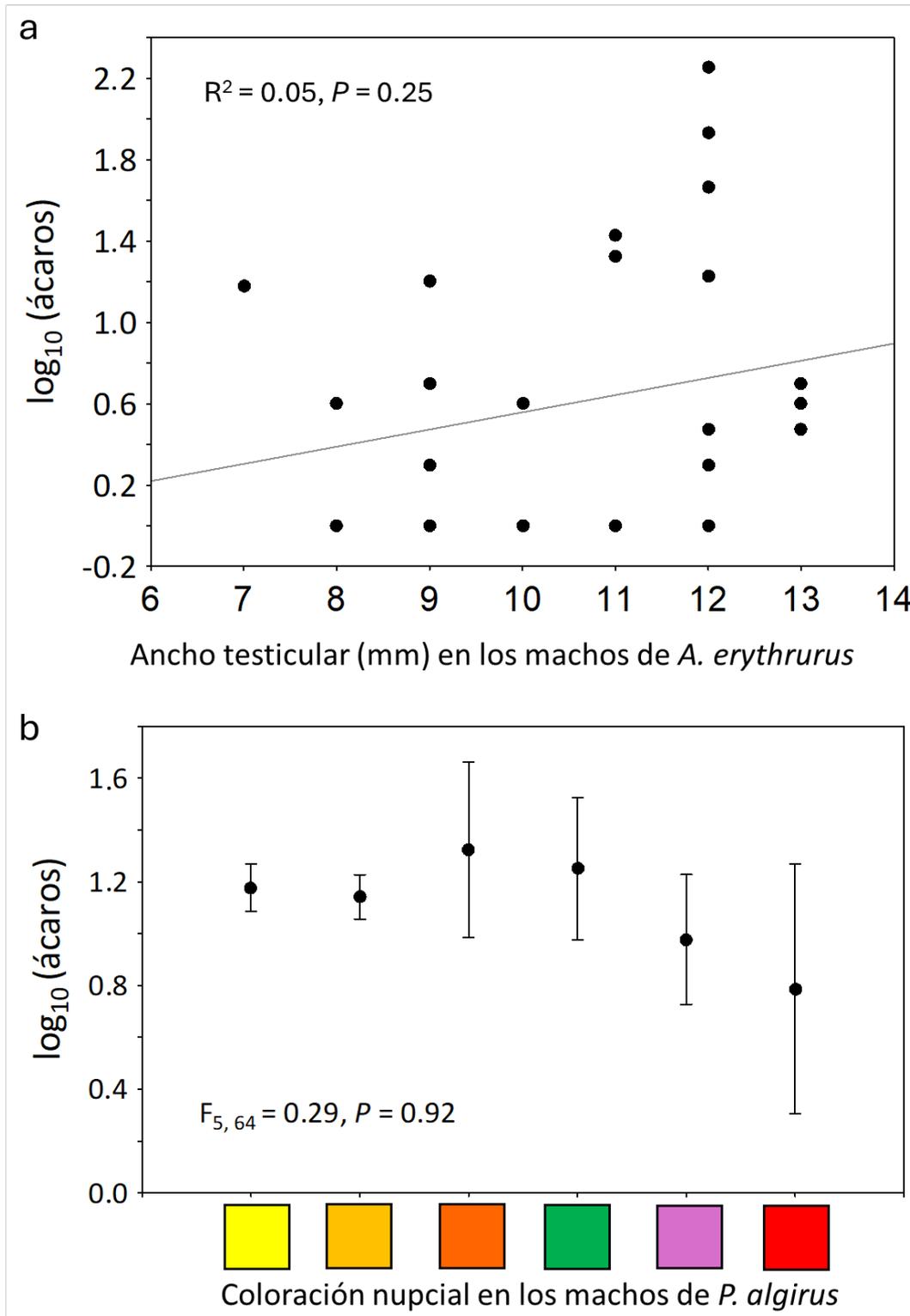


Figura S1. Relación del número de ácaros con **(a)** el ancho testicular en *A. erythrurus* y con **(b)** el grupo de coloración nupcial en los que fueron clasificados los machos de *P. algirus* en función de la superficie pigmentada (de menor a mayor superficie pigmentada de izquierda a derecha, ver también en el texto principal la **Figura 2**).

Figure S1. Relationship between the number of mites with **(a)** testis width in *A. erythrurus* and with **(b)** the nuptial coloration group in which *P. algirus* males were classified based on the pigmented surface area (from least to most pigmented surface from left to right; see also **Figure 2** in the main text).