



**VNiVERSiDAD
D SALAMANCA**

CAMPUS DE EXCELENCIA INTERNACIONAL

Departamento de Estadística

Máster en Análisis Avanzado de Datos Multivariantes

Trabajo Fin de Máster

METAANÁLISIS DE LA BIOLOGÍA TÉRMICA DE LACÉRTIDOS MEDITERRÁNEOS

ZAIDA ORTEGA DIAGO

JAVIER MARTÍN VALLEJO

2012



VNiVERSiDAD
D SALAMANCA

CAMPUS DE EXCELENCIA INTERNACIONAL

Departamento de Estadística

D. Javier Martín Vallejo, *Profesor titular del Departamento de Estadística de la Universidad de Salamanca*

CERTIFICA que D.^a Zaida Ortega Diago ha realizado en la Universidad de Salamanca, bajo su dirección, el trabajo que para optar título de Máster en Análisis Avanzado de Datos Multivariantes presenta con el título *Metaanálisis de la biología térmica de lacértidos mediterráneos*, autorizando expresamente su lectura y defensa.

Y para que conste, firma el presente certificado en Salamanca a 13 de julio de 2012.

D. Javier Martín Vallejo

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar me gustaría agradecer el trabajo a mi tutor, Javier Martín Vallejo, sin cuya ayuda y consejo en todos los procesos del mismo no podría haberlo llevado a cabo.

Igualmente, estoy muy agradecida a Dña. Purificación Galindo y a todos los profesores del máster por su paciencia en hacer que los que no somos matemáticos o estadísticos podamos entender todo lo que nos han enseñado sobre estadística, que no ha sido poco.

Por otro lado, si he realizado el máster, y este trabajo, ha sido también gracias a la paciencia y comprensión de mi director de tesis, Valentín Pérez Mellado, que me ha ayudado a compatibilizar ambas cosas y me ha dejado clara en todo momento lo importante que son los conocimientos estadísticos para todo investigador.

Gracias también a mis compañeros de departamento: Abraham, Ana y Mario sobre todo, por soportar conversaciones sobre metaanálisis en las pausas del café y en las salidas de campo, y a mis compañeros del máster por otras conversaciones que hemos compartido este año, aunque hayan sido breves por lo atareados que estábamos.

Por último, eternas gracias a mi familia por apoyarme siempre en todo lo que hago, y muy especialmente a Koko por aguantar los ratos de estrés con buen humor y ayudarme en todo momento.

TABLA DE CONTENIDOS

1.	<u>INTRODUCCIÓN</u>	<u>11</u>
2.	<u>OBJETIVOS</u>	<u>21</u>
3.	<u>METODOLOGÍA</u>	<u>25</u>
3.1.	<u>Búsqueda bibliográfica</u>	<u>27</u>
3.2.	<u>Elección del tamaño del efecto</u>	<u>28</u>
3.2.1.	<u>Metodología propia de los estudios de biología térmica</u>	<u>28</u>
3.2.2.	<u>Tamaños del efecto considerados para el análisis</u>	<u>33</u>
3.2.3.	<u>Estimadores del tamaño del efecto</u>	<u>35</u>
3.3.	<u>Codificación de los resultados</u>	<u>37</u>
3.4.	<u>Análisis de los resultados</u>	<u>40</u>
3.4.1.	<u>Modelos utilizados en el metaanálisis</u>	<u>40</u>
3.4.2.	<u>Integración de resultados</u>	<u>43</u>
3.4.3.	<u>Análisis de segmentación</u>	<u>44</u>
3.4.4.	<u>Software utilizado</u>	<u>47</u>
4.	<u>RESULTADOS</u>	<u>49</u>
4.1.	<u>Diferencias de medias entre la temperatura corporal y la del aire</u>	<u>51</u>
4.1.1.	<u>Estudio de la heterogeneidad</u>	<u>51</u>
4.1.2.	<u>Segmentación de las diferencias de medias estandarizadas</u>	<u>55</u>
4.2.	<u>Correlaciones entre la temperatura corporal y la del aire</u>	<u>77</u>
4.2.1.	<u>Estudio de la heterogeneidad</u>	<u>77</u>
4.2.2.	<u>Segmentación de las correlaciones</u>	<u>79</u>
4.3.	<u>Limitaciones del análisis</u>	<u>85</u>
5.	<u>DISCUSIÓN</u>	<u>87</u>
6.	<u>CONCLUSIONES</u>	<u>97</u>
7.	<u>BIBLIOGRAFÍA CITADA</u>	<u>101</u>
	<u>ANEXOS</u>	<u>111</u>

RESUMEN

Se ha realizado un metaanálisis de los trabajos publicados sobre biología térmica de los saurios de la familia Lacertidae, con objeto de detectar resultados generales que no pueden obtenerse en las publicaciones individuales. Primero, queda patente la gran heterogeneidad de los estudios existentes, que aconsejamos que se intente reducir en futuros trabajos. Se han analizado dos tipos de tamaño del efecto, segmentándolos por el factor que mejor explica la variabilidad entre grupos en cada caso: (1) las diferencias de medias estandarizadas entre las temperaturas corporales (T_b) y las temperaturas ambientales (T_a), y (2) las correlaciones entre T_b y T_a para las diferentes poblaciones. Se ha obtenido que la estación de muestreo ejerce una gran influencia sobre los tamaños del efecto de las diferencias de medias, de forma que el tamaño del efecto es mayor en primavera y otoño que en el resto de épocas. En cuanto a las correlaciones, se ha observado que el hábitat es el factor que más influye sobre la relación entre T_b y T_a , si bien la estación de muestreo es también muy importante en algunos hábitats concretos. El método de metaanálisis con segmentación es adecuado para estudiar la biología térmica de ectotermos y se recomienda aplicarlo en futuras revisiones en las que se investigue la influencia de factores categóricos sobre los tamaños del efecto.

Palabras clave: metaanálisis, segmentación, biología térmica, termorregulación, Lacertidae



1. INTRODUCCIÓN

Mantener una temperatura interna relativamente estable es muy importante para la mayoría de los animales, ya que tanto la velocidad de las reacciones químicas en las células como otros parámetros internos de los organismos varían enormemente con los cambios térmicos. Algunos animales, como los mamíferos y las aves, son animales endotermos, es decir que son capaces de producir calor metabólico suficiente para mantener una temperatura corporal adecuada. Los reptiles, por el contrario son animales principalmente ectotermos, de manera que dependen del ambiente para obtener el calor necesario para sus actividades diarias (ver Fig. 2). Sin embargo, a pesar de obtener el calor de fuentes externas, muchas especies son capaces de mantener una temperatura corporal de actividad dentro de un rango bastante estrecho (Cowles & Bogert, 1944), ver Fig. 1.

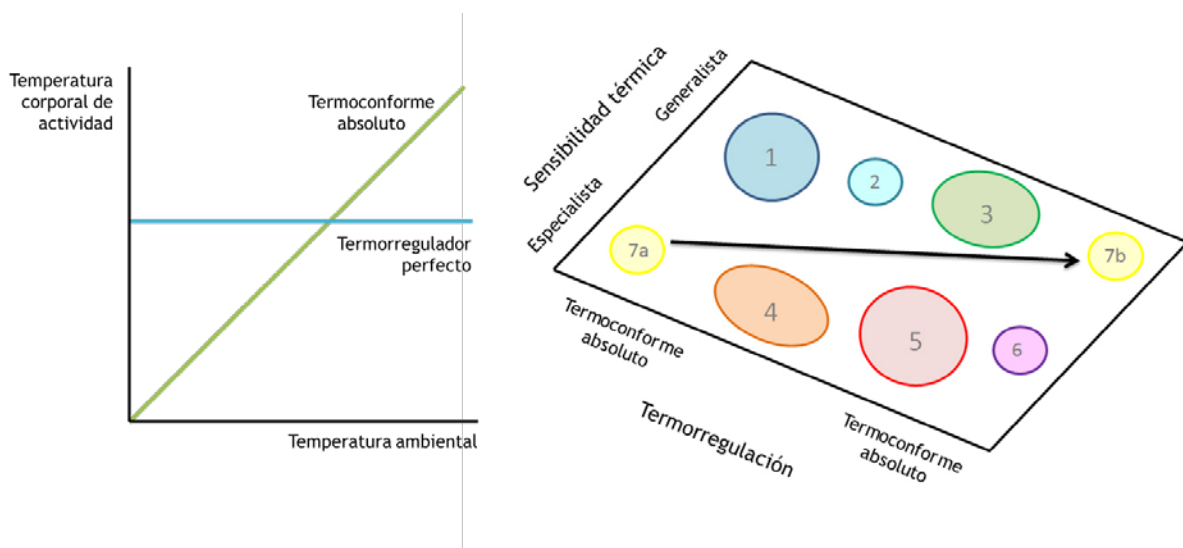


Fig. 1 En un animal termoconforme, la temperatura corporal será en todo momento la misma que la ambiental. Sin embargo, un animal que se termorregule perfectamente, la temperatura corporal será completamente independiente de la que haya en el ambiente. Las dos dimensiones de la biología térmica (sensibilidad a la temperatura y termorregulación) conforman un gradiente en el cual se sitúan las diferentes especies. Incluso (fijarse en la población 7) algunas poblaciones cambian su estrategia térmica estacionalmente o a lo largo del desarrollo (7^a cambia a 7^b). Gráfico obtenido de (Angilletta, 2009).

La regulación de la temperatura corporal se realiza principalmente mediante el propio comportamiento de los individuos, y, en menor medida, mediante ajustes fisiológicos, como jadear o alterar el reparto del flujo sanguíneo periférico (Stevenson, 1985b). Dentro de la componente conductual, que es la predominante, los lagartos utilizan principalmente tres tipos de conductas de termorregulación: (1) ajustar el periodo de actividad, (2) moverse entre microhábitats y (3) ajustar la postura. (1) La primera se basa simplemente en modificar los periodos en que el animal está activo,

haciéndolos coincidir con condiciones ambientales favorables (Adolph & Porter, 1993; Hertz, 1992a). Por ello, debemos de tener presente que en los animales ectotermos el tiempo cronológico (de reloj) difiere bastante del tiempo fisiológico (de actividad)¹. (2) En segundo lugar, los saurios son capaces de controlar su temperatura moviéndose entre diferentes microhábitats: desplazándose a sustratos calientes o lugares soleados para calentarse y a sitios más frescos para enfriarse (Bauwens, Hertz, & Castilla, 1996; Heath, 1970). (3) Por último, los animales pueden realizar cambios posturales para variar el grado de intercambio de calor con el ambiente, bien variando su orientación con respecto al sol, o cambiando del grado de contacto corporal con el sustrato² (Bauwens, et al., 1996). Para más detalles, ver el **ANEXO I**, en el que se proporciona un glosario de términos de biología térmica.

El modo en que los individuos combinan los mecanismos de termorregulación depende de un balance entre los costes de realizar estas conductas y los beneficios que se obtienen de ellas. Así por ejemplo, alargar el periodo de actividad mediante una termorregulación cuidadosa permite al animal dedicar más tiempo a buscar alimento o a aparearse, lo que le llevaría finalmente a crecer más rápido y lograr una mayor eficacia biológica. Sin embargo, por ejemplo, estar en una roca asoleándose también supone llamar la atención a los depredadores potenciales, cosa que no sucedería si el animal se quedase en su refugio. Por todo ello, el balance de costes y beneficios de cada especie y hábitat particular implica que la termorregulación conductual es un sistema complejo, en el que interactúan muchos factores (Herczeg et al., 2008; Huey & Slatkin, 1976).

Desde una perspectiva evolutiva, tendríamos que diferenciar dos tipos de ajustes de termorregulación: (1) los rápidos y (2) los fijados evolutivamente a nivel genético (Angilletta, 2009; Castilla, Van Damme, & Bauwens, 1999). Así, (1) los ajustes rápidos incluirían a los ajustes conductuales y los fisiológicos rápidos, que responden a los cambios de temperatura a corto plazo. Podremos estudiar estos ajustes rápidos estudiando la biología térmica de un individuo o una población concreta. Por otro lado, (2) dentro de los ajustes fijados evolutivamente encontraremos cambios interespecíficos en la sensibilidad térmica a las funciones biológicas³, cambios en las temperaturas óptimas seleccionadas en el laboratorio (T_{sel}) y modificaciones estables de los cambios

¹ Se da por hecho que, en general, los animales tenderán a mantener un tiempo de actividad lo mayor posible, siempre que las condiciones ambientales sean favorables.

² Si el sustrato está caliente, como puede ser una roca al sol, el animal aplastará su cuerpo contra el sustrato, para maximizar la ganancia de calor por conducción. Si además el cielo está despejado, la mayor superficie dorsal que expone al sol al aplastarse permitirá también ganar más calor por radiación.

³ La sensibilidad térmica indica el grado en que un parámetro (una función biológica, en este caso) depende de la temperatura.

rápidos (fisiológicos y conductuales) entre poblaciones o especies, como respuesta a la adaptación lenta de una población a las presiones selectivas impuestas por la evolución. Lo más útil a la hora de estudiar estas variaciones es comparar poblaciones y especies de diferentes lugares, e investigar qué factores les han llevado a divergir evolutivamente en sus características de biología térmica (Angilletta, 2009; Castilla, et al., 1999). Aunque todo forma parte de un continuo evolutivo, esta perspectiva nos dará un punto de partida para investigar los efectos que las diferentes variables ambientales y las propias restricciones biológicas de los organismos tienen sobre el resultado final de la adaptación al ambiente térmico (Angilletta, 2009).

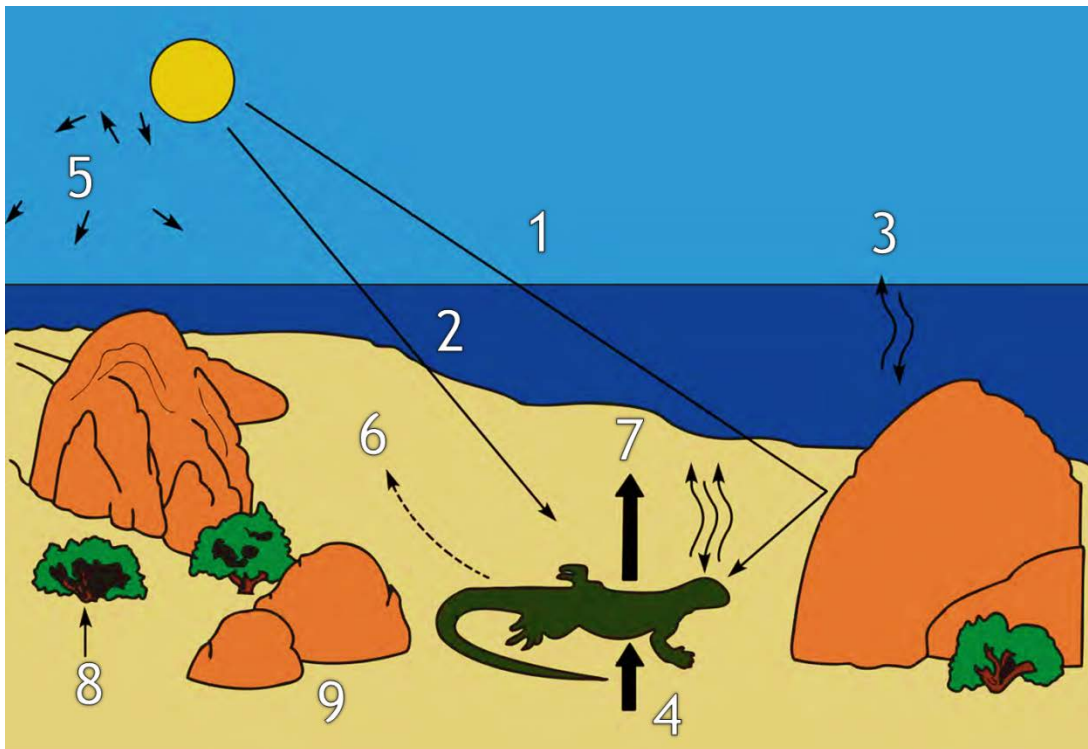


Fig. 2 Factores que influyen en el intercambio de calor con el ambiente en un ectotermo: 1) radiación solar reflejada, 2) radiación solar directa, que es el factor más importante, 3) radiación infrarroja, 4) conducción desde el sustrato, 5) radiación solar que calienta las partículas en suspensión, 6) convección con el aire, 7) pérdidas de calor por evaporación, 8) movimiento del saurio a sustratos calientes y 9) movimiento del saurio a refugios en sombra.

Los pequeños saurios de la familia Lacertidae⁴ (ver ejemplos de algunas especies de Lacertidae en la Fig. 3) son en su mayoría heliotérmicos, es decir, adquieren la mayor parte de calor gracias a la radiación solar. Además, son termorreguladores bastante precisos (ver Fig. 1), capaces de mantener unas temperaturas corporales (T_b , ver ANEXO I) próximas a sus óptimos fisiológicos (Avery, 1976; Van Damme, Bauwens,

⁴ Dentro de los reptiles, los lacértidos se encuentran en el orden Squamata, los escamosos, que engloba serpientes y lagartos en general. Dentro de los escamosos, la familia Lacertidae es una familia de lagartos y lagartijas que habitan en Europa, África y Asia.

Castilla, & Verheyen, 1990). Dado que las temperaturas óptimas seleccionadas en un gradiente térmico de laboratorio (T_{sel}) se consideran un rasgo fenotípico conservador⁵ a lo largo de la evolución (Huey, Hertz, & Sinervo, 2003), es de esperar que varíen poco dentro de la propia familia de los lacértidos, debido que comparten gran parte de una historia filogenética común (Fu, 1999; Harris, Arnold, & Thomas, 1998).



Fig. 3 Para hacerse una idea de sobre qué tipo de animales estamos tratando, aquí tenemos algunos ejemplos de especies de lacértidos que se han incluido en el estudio: 1) *Acanthodactylus erythrurus*, 2) *Podarcis carbonelli*, 3) *Podarcis muralis*, 4) *Podarcis sicula*, 5) *Podarcis hispanica*, 6) *Zootoca vivipara* y 7) *Podarcis tiliguerta*.

Sin embargo, sí se han detectado diferencias apreciables entre especies (Pérez-Mellado, 1983; Scheers & Van Damme, 2002), entre poblaciones de la misma especie (Gvozdík, 2002; Van Damme, Bauwens, & Verheyen, 1986), y, dentro de una misma población, entre estaciones del año (Díaz, Iraeta, & Monasterio, 2006) o entre determinados grupos de individuos (Carretero, Roig, & Llorente, 2005; Martín & Salvador, 1993). Debido a este carácter conservador, las propias adaptaciones fijadas a nivel genético pueden resultar restrictivas⁶ a la hora de adaptarse a nuevos cambios en las características del hábitat (Clarke, 2003). De esta manera, es necesario un cierto grado de plasticidad fenotípica y genotípica en las poblaciones para poder hacer frente a los cambios ambientales y adaptarse a condiciones futuras (Angilletta, 2009). Por ello, el grado de adaptación a un ambiente concreto (frente al grado de plasticidad

⁵ Para estudiar la plasticidad fenotípica, dividimos los rasgos fenotípicos en lábiles (que cambian mucho con la temperatura y a lo largo del desarrollo, etc.) y fijos (que no cambian con la temperatura externa). Parece que las temperaturas seleccionadas estarían más cerca de ser un rasgo fijo que lábil, pues cambian poco, también a nivel evolutivo (Angilletta, 2009)

⁶ El término *constraint* o restricción hace referencia a un rasgo que en un determinado momento resulta desfavorable o frena la eficacia biológica (éxito) de las poblaciones o especies. También puede traducirse como constricción o limitación.

fenotípica o variabilidad genética) se mueve dentro de un continuo que viene determinado por la propia historia evolutiva de las poblaciones (Angilletta, 2009; Kolbe, Leal, Schoener, Spiller, & Losos, 2012; Losos, 2009).

En los últimos años se ha avanzado mucho en el estudio de la biología térmica de los reptiles, incluso se está trabajando para lograr una síntesis evolutiva del tema (Angilletta, 2009).

Debido a la complejidad de las relaciones entre los diferentes factores ambientales, fisiológicos, genéticos y ecológicos, y a la gran diversidad de los muchos trabajos científicos que se han publicado hasta la fecha, se hace necesario extraer y unificar las conclusiones que los investigadores van obteniendo en sus numerosos estudios.

La ciencia implica un proceso de acumulación de conocimiento, en el que avanzamos paso a paso, encajando las piezas de investigaciones específicas para intentar extraer las pautas globales que gobiernan la naturaleza del universo. Por ello, las revisiones de la literatura son elementos clave para sintetizar el conocimiento acumulado, extraer nuevas conclusiones generales, y proponer pautas para futuras investigaciones (Galindo, 1991). Frente a las revisiones clásicas, sujetas a un cierto grado de subjetividad, el metaanálisis surge como una alternativa más potente, capaz de cuantificar los resultados de la revisión de trabajos previos (Glass, 1976; Hunter & Schmidt, 2004). Así, el metaanálisis es una revisión sistemática que incorpora el análisis estadístico para integrar y comparar resultados de varias investigaciones (Hedges & Olkin, 1985).

Aunque Karl Pearson ya publicó la primera integración de resultados (coeficientes de correlación) a principios del siglo XX (Pearson, 1904), fue Glass quien popularizó el campo del metaanálisis como tal (Glass, 1976). El metaanálisis se define como *“el conjunto de métodos cuantitativos para la comparación y combinación de resultados a partir de estudios analíticos individuales y similares”* (Glass, 1976).

Es sus comienzos, esta técnica se ha utilizado principalmente en los campos de la medicina y de las ciencias sociales (O'Rourke, 2007). Sin embargo, gracias a su capacidad para extraer conclusiones generales a partir de muchos estudios puntuales, se ha ido extendiendo más en el campo de las ciencias naturales (Gurevitch & Hedges, 1999; Gurevitch, Morrow, Wallace, & Walsh, 1992; Osenberg, Sarnelle, Cooper, & Holt, 1999).

Dentro de los campos más específicos de la etología⁷ y la ecología evolutiva, encontramos diversas investigaciones recientes en las que el metaanálisis ha servido para arrojar luz sobre cuestiones muy relevantes y largamente discutidas. El metaanálisis se hace aquí especialmente útil, sobre todo para investigar si las relaciones entre las características de los animales y las presiones selectivas del ambiente que se han ido publicando en estudios independientes son consistentes a un nivel general, y para poder identificar los principales factores implicados en esas tendencias evolutivas (Arnqvist & Wooster, 1995). Así por ejemplo, encontramos recientes metaanálisis sobre la conocida regla de Bergmann⁸ (Ashton & Feldman, 2003), sobre la repetibilidad en el comportamiento animal (Bell, Hankinson, & K.L., 2009), sobre la hipótesis biológica "*hotter is better*"⁹ (Angilletta, Huey, & Frazier, 2010), o sobre cómo se efectúa el reparto de nicho trófico¹⁰ en las comunidades de lagartos (Luiselli, 2008), por citar algunas.

De esta forma, se ha conseguido aportar fuertes evidencias a debates que duraban décadas y se han propuesto consejos sobre en qué dirección avanzar en las investigaciones futuras para profundizar en los cabos sueltos y mejorar nuestro conocimiento sobre los factores que condicionan estos fenómenos naturales.

Es evidente que sería muy complicado llegar a establecer este tipo de conclusiones generales sin una metodología estadística que evalúe cuantitativamente la fiabilidad de las conclusiones obtenidas, pues correríamos el riesgo de caer en valoraciones puramente subjetivas (Cooper & Hedges, 1994). Además, con este tipo de análisis estadístico, el metaanálisis, será posible cuantificar también, en muchos casos, la intensidad de las relaciones o de las diferencias que se hayan encontrado (Hunter & Schmidt, 2004). Es decir, que se pretende dotar del mismo rigor metodológico a las revisiones bibliográficas que el que tiene la investigación experimental (DeCoster, 2004).

⁷ Ciencia que estudia el comportamiento de los animales.

⁸ La regla de Bergmann dice que el tamaño de los animales aumenta con la latitud, disminuyendo con el aumento de temperatura. Aunque sólo estaba probada en mamíferos y aves, muchas veces se daba por cierta en el resto de grupos animales. Ashton y Feldman encontraron que en escamosos (lagartos y serpientes) la relación es inversa a la regla de Bergmann.

⁹ *Hotter is better* es una hipótesis fundamental de la biología térmica, pero muy discutida ultimamente. Dice que, por las propias leyes de la termodinámica, el rendimiento de las funciones biológicas tenderá a aumentar con la temperatura (obviamente, hasta alcanzar un umbral superior).

¹⁰ El nicho trófico está definido por los recursos alimenticios que consume una población, en su hábitat y momento de actividad. Si dos especies comparten hábitat y momento de actividad, la teoría dice que o bien se repartirán el nicho, o bien una especie acabará desplazando a la otra.

En el presente trabajo se pretende realizar una profunda revisión de los conocimientos de que se dispone actualmente sobre la biología térmica de lacértidos, a partir de más de 40 años de investigación en este campo concreto (Castilla, et al., 1999). Además, se analizará el grado en que los diferentes factores ambientales y biológicos (disponibles en la literatura) afectan a las diferencias entre poblaciones, o, lo que es lo mismo, cuáles serían las fuerzas selectivas más importantes a la hora de modelar la evolución de la biología térmica de estos pequeños ectotermos.



2.OBJETIVOS

2.1. OBJETIVOS GENERALES

La formulación del problema ha surgido del propio desarrollo de mi tesis doctoral sobre la biología térmica de varias especies de lacértidos ibéricos y su adaptación conductual a las diferentes condiciones ambientales de sus hábitats. Al ir revisando la literatura, queda patente la necesidad de hacer una puesta en común sobre lo que se sabe ahora mismo en biología de lacértidos y en qué sentido deberían de ir los objetivos de futuras investigaciones. Por lo tanto, el tema concreto del metaanálisis es la biología térmica de lacértidos.

Se han publicado varias revisiones sobre la biología térmica de ectotermos (Angilletta, Niewairowski, & Navas, 2002; Clusella-Trullas, van Wyk, & Spotila, 2007; Huey & Slatkin, 1976), destacando el completo libro de Michael Angilletta, que marcará un antes y un después en el estudio de la biología térmica evolutiva (Angilletta, 2009). También se han realizado algunos trabajos metaanalíticos al respecto (ver más arriba, en el apartado de introducción).

Centrándonos en la familia Lacertidae, Aurora Castilla y colaboradores publicaron en 1999 una revisión clásica sobre los datos disponibles en biología térmica de lacértidos (Castilla, et al., 1999). En ella ponen de manifiesto los resultados obtenidos en las numerosas investigaciones sobre especies de lacértidos que se habían realizado hasta la fecha, desde 1962 (Brain & Steyn, 1962) a los publicados en 1997.

Por tanto, el objetivo general de este trabajo es el de revisar los estudios publicados sobre la biología térmica de lacértidos, estudiando su heterogeneidad y los resultados que aportan.

2.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

En los diferentes estudios considerados, se aborda la biología térmica de diferentes poblaciones de lacértidos, que llevan asociados diversos factores ecológicos. Así, el objetivo específico de este trabajo es realizar una segmentación de los tamaños del efecto estudiados mediante los factores que mejor explican la variabilidad entre esos grupos. De esta manera, queremos poner de manifiesto cuáles son los factores que más afectan a la variabilidad encontrada en los resultados de los trabajos de biología térmica, o lo que es lo mismo, estudiar qué factores son los que más influyen en las diferencias observadas entre grupos.

Por último, se pretende integrar los valores de los tamaños del efecto de los grupos que se deriven de la segmentación con objeto de compararlos y ver en qué sentido y con qué intensidad pueden estar afectando los diferentes factores a las características de la biología térmica de familia Lacertidae.



3.METODOLOGÍA

El metaanálisis se ha realizado siguiendo los procedimientos habituales en esta técnica estadística. Así, para realizar un metaanálisis, se han de llevar a cabo cinco etapas básicas (Rosenthal, 1991): 1) formulación del problema, 2) búsqueda de las publicaciones necesarias, 3) codificación de los resultados de esas publicaciones, 4) medida de los resultados, y 5) análisis e integración de los tamaños del efecto. A continuación se detalla la metodología concreta que se ha utilizado en cada una de las fases del estudio.

3.1. BÚSQUEDA BIBLIOGRÁFICA

Las publicaciones incluidas en el estudio se han localizado por tres procedimientos complementarios: la colección privada, la búsqueda de trabajos concretos citados en las publicaciones obtenidas en el primer paso, y la búsqueda en bases de datos de otras separatas mediante palabras clave.

Partiendo de una extensa colección privada de la Universidad de Salamanca (perteneciente al Dr. Valentín Pérez-Mellado) con más de 12000 publicaciones recopiladas a lo largo de más de treinta años de trabajo en ecología de lacértidos mediterráneos, se ha tenido la oportunidad de realizar un muestreo exhaustivo, contando con artículos antiguos o comunicaciones a congresos que de otra manera hubiera sido casi imposible recuperar.

A su vez, se han recuperado otro gran número de publicaciones directamente de las bibliotecas del Departamento de Estadística y del Departamento de Biología Animal de la Universidad de Salamanca.

A partir de esos trabajos recopilados en una primera etapa, se ha realizado la búsqueda dentro de las referencias citadas en estas primeras publicaciones, y así sucesivamente, en forma de abanico. Los trabajos concretos, teniendo la referencia, se han buscado bases de datos de internet y en la colección privada mediante búsquedas específicas.

A su vez, se ha revisado toda la bibliografía referente a la biología térmica de cada especie (de las presentes en la Península Ibérica) incluida en los artículos de la Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles¹¹, y de ahí se ha seguido buscando bibliografía de igual manera, localizando todas las referencias potencialmente interesantes para el presente estudio metaanalítico.

¹¹ Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Alfredo Salvador (editor). Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid (CSIC) www.vertebradosibericos.org

Por último, se ha buscado en bases de datos de internet (*Scencedirect* y *Web of Knowledge*) y en el buscador *Google Scholar*, introduciendo las siguientes palabras clave:

- *Thermal biology*
- *Thermal ecology*
- *Thermoregulation*
- *Temperature regulation*
- *Lacertidae*
- *Lacertids*

El criterio de inclusión en la base de datos ha sido muy preciso: cualquier publicación que proporcione datos sobre las variables cuantitativas de interés en el estudio de la biología térmica de las especies (temperaturas medias y correlaciones principalmente, ver más adelante la lista de variables para un registro detallado), dando a su vez el tamaño muestral y una medida de dispersión del valor, ha sido incluida en el metaanálisis en un primer momento. Sin embargo, ha habido trabajos que se han sacado posteriormente del metaanálisis, por diferentes motivos concernientes a las características de los resultados que proporcionaban (ver más adelante).

La proporción de trabajos incluidos en este estudio, en comparación con la de trabajos disponibles sobre biología térmica de lacértidos, es realmente elevada. Sin embargo, ha habido algunas publicaciones que no ha dado tiempo a incluir en este estudio o que no ha sido posible encontrar con los medios propios de la Universidad de Salamanca, pero que serán incluidas en un futuro metaanálisis posterior.

3.2. ELECCIÓN DEL TAMAÑO DEL EFECTO

3.2.1. METODOLOGÍA PROPIA DE LOS ESTUDIOS DE BIOLOGÍA TÉRMICA

La biología térmica de reptiles se ha estudiado de maneras diferentes, avanzándose mucho en los más de 60 años que se lleva investigando en ella (Angilletta, 2009; Cowles & Bogert, 1944). De entre los artículos que se han recuperado para el metaanálisis, tenemos que diferenciar tres tipos por cuestiones prácticas que van a afectar al propio análisis de los resultados:

1. Los estudios más clásicos que solamente proporcionan temperaturas corporales de los individuos y, en el mejor de los casos, temperaturas del sustrato y/o del aire, pero sin llegar a estudiar la relación entre ellas.
2. Publicaciones en las que se estudia la correlación entre las temperaturas corporales y las temperaturas del aire. Se asume que cuanto menor sea esta correlación, más se están termorregulando los individuos, pues su temperatura corporal depende en menor medida de la temperatura del aire. De manera análoga y complementaria, en algunas publicaciones también se calcula la correlación entre la temperatura corporal y la del sustrato, que nos indicaría el grado de tigmotermia (esto es, de ganancia de calor a través del sustrato, ver **ANEXO I**) de la población.
3. Estudios que abordan la biología térmica aplicando el protocolo propuesto por Hertz y colaboradores (Hertz, Huey, & Stevenson, 1993). El protocolo se explica en detalle a continuación, en un subapartado propio.

3.2.1.1. Protocolo de para el estudio de eficacia de termorregulación

Hertz y colaboradores (Hertz, et al., 1993) propusieron un protocolo riguroso y muy útil para estudiar la biología térmica de pequeños ectotermos, partiendo de tres parámetros:

1. La **exactitud termorreguladora** de un población o especie, que podríamos definir como el grado de aproximación de las temperaturas corporales (T_b) de individuos activos en su medio natural a las temperaturas seleccionadas (T_{sel} ; ver el siguiente apartado sobre como se obtienen las T_{sel} , y el **ANEXO I** para una definición del término). Así, el índice de exactitud termorreguladora ($\overline{d_b}$) se calcula como la media aritmética del valor absoluto de cada desviación de T_b con respecto a T_{sel} (en realidad, se calcula sobre el rango *set-point*, que es el que abarca al 80% central de las T_{sel} obtenidas para la especie, ver **ANEXO I**):

$$\overline{d_b} = \frac{\sum |d_b|}{N} \quad \text{Eq. 1}$$

Lógicamente, a valores más altos de $\overline{d_b}$, menor exactitud termorreguladora tiene la población, pues las desviaciones entre las temperaturas corporales y el óptimo de la especie son mayores (ver Fig. 4).

2. La **calidad térmica del hábitat** en que vive la población, que se concibe de manera análoga al índice anterior, como el grado de aproximación de las temperaturas operativas (T_e) disponibles en el ambiente a las temperaturas seleccionadas (T_{sel} ; ver el siguiente apartado y el **ANEXO I** para más detalles). De esta forma, el índice de calidad térmica del hábitat ($\overline{d_e}$) sería la media aritmética del valor absoluto de cada desviación de T_e con respecto a T_{sel} (en realidad, se calcula sobre el rango *set-point*, que abarca al 80% central de las T_{sel} obtenidas para la especie, ver **ANEXO I**):

$$\overline{d_e} = \frac{\sum |d_e|}{N} \quad \text{Eq. 2}$$

Igual que sucede con $\overline{d_b}$, el índice de calidad térmica del hábitat ($\overline{d_e}$) indica la desviación de las temperaturas disponibles en el medio con respecto al óptimo de la especie, por lo que un $\overline{d_e}$ elevado se corresponderá con un hábitat poco favorable para la termorregulación de la especie, y viceversa (ver Fig. 4).

3. La **eficacia de termorregulación** de la especie o población, que integra los valores de la exactitud de termorregulación y de la calidad térmica del hábitat, proporcionando un único valor de eficacia. Este índice parte de la premisa de que si $\overline{d_b} < \overline{d_e}$, podemos asumir que los individuos se están termorregulando activamente, pues están logrando una temperatura corporal más cercana al óptimo que la que su hábitat ofrece en promedio¹². Bajo este supuesto, se calcula el índice de eficacia de termorregulación (E) como:

$$E = 1 - (\overline{d_b} / \overline{d_e}) \quad \text{Eq. 3}$$

El resultado de E será un valor adimensional entre 0 y 1, que indica una mayor termorregulación cuanto más se aproxime a 1, mientras que un valor de 0 estaría indicando una ausencia total de termorregulación (i.e. termoconformidad). Podría suceder que E resultase negativo si los individuos evitasen intencionadamente los lugares térmicamente más favorables, lo cual podría darse

¹² Esto normalmente se consigue seleccionando activamente sustratos favorables, exponiéndose intencionalmente al sol o moviéndose a la sombra cuando se necesite, etc. (Ver en la introducción una descripción más detallada sobre los mecanismos habituales de termorregulación en reptiles)

en la naturaleza si, por ejemplo, hay un riesgo elevado de depredación en esas zonas, o no hay alimento, etc., pero sería raro que este supuesto sucediera.

Habitualmente, pero no siempre, se utiliza *bootstrapping* para obtener un intervalo de confianza de los valores de E para la población o especie.

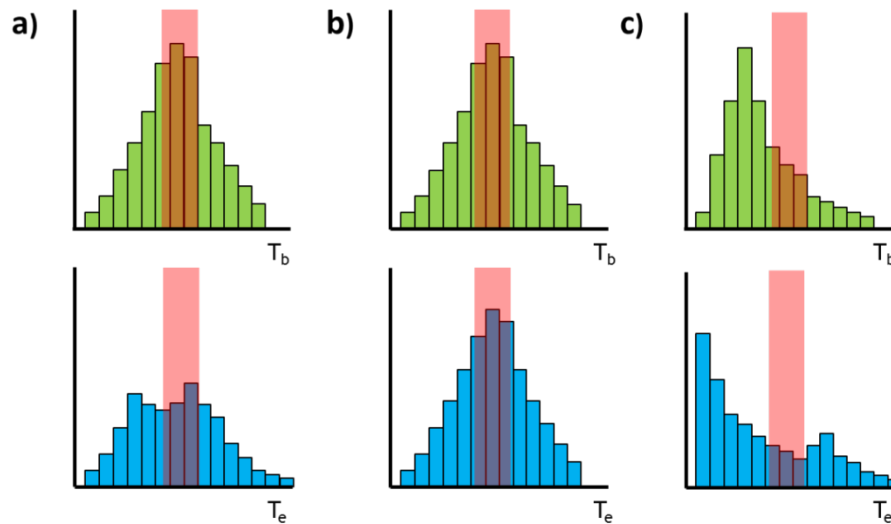


Fig. 4 La franja roja representa el rango de temperaturas óptimas o *set-point*. Así, para ilustrar algunas situaciones de termorregulación posibles, veamos el siguiente ejemplo: a) tendríamos una exactitud de termorregulación buena (\bar{d}_b bajo) y una calidad del hábitat mala (\bar{d}_e elevado), que resultarían en una gran eficacia de termorregulación (E elevado); b) aquí tendríamos la misma exactitud (buena), pero con una calidad del hábitat muy buena también, de forma que el cociente entre \bar{d}_b/\bar{d}_e sería cercano a 1, resultando en una eficacia muy baja (E cercano a 0); c) esta situación correspondería a una especie con poca exactitud de termorregulación (\bar{d}_b elevado), pero que vive en un hábitat térmicamente pésimo (\bar{d}_e muy elevado), lo que llevaría a tener una eficacia de termorregulación buena (E elevado).

Siempre hay que estudiar el valor de los tres índices de termorregulación, y comparar unos con otros, para investigar la capacidad termorreguladora de una especie, ya que un mismo valor de E podría resultar de diferentes combinaciones de \bar{d}_b y \bar{d}_e . Por otro lado, un valor bajo de \bar{d}_b no tiene por qué corresponderse con una termorregulación muy eficiente, ya que puede ser que el hábitat sea tan favorable que los animales ni siquiera necesiten termorregularse (ver Fig. 4), igual que un \bar{d}_b muy elevado podrá estar asociado a una termorregulación muy eficiente si el hábitat tiene una calidad térmica realmente desfavorable (ver Fig. 4). Además, es conveniente estudiar el comportamiento de los individuos (mediante observaciones directas) para saber de qué forma se están termorregulando y qué tipo de microhábitats utilizan para ello (Hertz, et al., 1993).

3.2.1.2. Toma de datos en los trabajos de biología térmica

Las temperaturas corporales (T_b) se obtienen midiendo la temperatura que tiene el animal en el campo, insertándole un termómetro de lectura rápida en la cloaca. Hay que minimizar el estrés que se le produce, capturándolo preferiblemente mediante lazo corredizo, ya que un animal muy estresado podría dar temperaturas que no reflejen la que tenía antes de capturarlo. Además, se tienen que medir inmediatamente después de la captura (10 segundos después) para que la temperatura sea fiel a la que el animal tenía. Normalmente, también se mide la temperatura del sustrato (T_s) sobre el que estaba el individuo, y la temperatura del aire (T_a) un poco por encima de ese lugar de captura.

Las temperaturas operativas (T_e) se consiguen colocando modelos de cobre distribuidos aleatoriamente por el hábitat, abarcando todos los sustratos y microhábitats disponibles para el animal. Estos modelos, que han de ser del mismo tamaño aproximado que el animal, tienen la capacidad de calentarse igual que una lagartija que no se termorregula, por lo que proporcionan un modelo nulo sobre la situación de no termorregulación, para poder contrastar la hipótesis de termorregulación. Dentro de cada modelo hay una sonda térmica, conectada a un *data logger* (o registrador automático) que toma una medida cada poco tiempo. La medida de las T_b y las de las T_e debe de ser simultánea en el campo, para que las diferentes condiciones meteorológicas no actúen como factor de confusión a la hora de analizar los datos.

Las temperaturas seleccionadas (T_{sel}) se obtienen en el laboratorio, desplazando hasta allí a una muestra representativa de individuos de la especie. Allí se les introduce en un gran terrario, en el que tienen un gradiente térmico amplio (desde 20 a 50°C, aproximadamente) y agua y comida a placer (para que estos factores no influyan en la elección de temperatura). Así, se deja que los individuos seleccionen las temperaturas que prefieran, midiéndoles periódicamente. Se asume que estas temperaturas seleccionadas coinciden con el óptimo de la especie para la mayor parte de funciones biológicas, y que son las temperaturas que el animal desearía mantener durante su actividad en el campo si no tuviese ninguna otra limitación. De entre todas las T_{sel} obtenidas en el laboratorio, se suele obtener el rango *set-point*, como el 80% central de los valores obtenidos. De todas formas, hay que ser cuidadoso al leer las publicaciones, ya que algunos investigadores utilizan el 50% central de las T_{sel} como rango *set-point*.

3.2.2. TAMAÑOS DEL EFECTO CONSIDERADOS PARA EL ANÁLISIS

A diferencia de otras técnicas estadísticas convencionales, en el metaanálisis la unidad de muestreo y análisis es la publicación científica. En nuestro caso de estudio, la unidad de muestreo será en concreto la población¹³ de estudio, ya que muchas publicaciones aportan datos de varias poblaciones de lacértidos.

De cada publicación extraeremos datos de uno o varios tamaños del efecto (Hunter & Schmidt, 2004). El término "tamaño del efecto" se utiliza en este campo de una forma general, para indicar cualquier medida extraída de una publicación que sea susceptible de ser incluida en el metaanálisis. Los tamaños del efecto más comunes que se suelen analizar son: diferencia de medias, diferencia de medias estandarizada, coeficientes de correlación y medidas de asociación para tablas 2x2 (Cooper & Hedges, 1994), aunque también pueden usarse otros valores. En principio, para cada tamaño del efecto necesitaremos disponer de la medida de dispersión asociada, normalmente la desviación estándar (aunque en biología se tiende mucho a proporcionar el error estándar de la media en lugar de la desviación típica como medida de dispersión de los valores medios). Además, es conveniente conocer el tamaño muestral a partir del que se obtuvo el tamaño del efecto que vamos a incluir.

Se han obtenido diferentes tamaños del efecto, que pretenden abordar diferentes aspectos de la biología térmica de las especies estudiadas. Dada la gran heterogeneidad de los estudios, ya que cada uno mostraba unos datos diferentes, no ha sido posible calcular todos los tamaños del efecto para todas las especies, como sería recomendable. Los parámetros obtenidos en la base de datos de publicaciones global han sido:

- 1) **Diferencia de medias entre T_{sel} y T_b** : este tamaño del efecto estaría indicándonos la precisión de termorregulación de las especies y hábitats concretos, por lo que su interpretación sería análoga a la del índice d_b de Hertz (Hertz, et al., 1993).
- 2) **Diferencia de medias entre T_b y T_a** : este tamaño del efecto indicaría la mayor o menor dependencia de las temperaturas corporales de las del aire, siendo análogo (aunque más débil) a los resultados de correlaciones y regresiones entre T_b y T_a .
- 3) **Diferencia de medias entre T_b y T_s** : este tamaño del efecto indicaría la mayor o menor dependencia de las temperaturas corporales de las del sustrato, indicando en cierto modo el grado de conducta de tigmotermia que la especie utiliza.

¹³ En el sentido biológico, no en el estadístico. Con población nos estamos refiriendo a un conjunto estable de individuos de una misma especie que habitan en un enclave concreto.

- 4) **Diferencia de medias entre T_s y T_a :** este tamaño del efecto daría una indicación de lo rentable que puede o no ser usar las conductas de tigmotermia en el hábitat concreto, y el efecto refrigerador que el viento tienen en el lugar.
- 5) **Correlación entre T_b y T_a :** como ya se ha indicado, a mayor relación, menor termorregulación (más termoconforme sería la población).
- 6) **Correlación entre T_b y T_s :** a mayor relación, más componente de tigmotermia en la población.
- 7) **Regresión lineal simple entre T_b y T_a :** a mayor, más termoconformidad.
- 8) **Regresión lineal simple entre T_b y T_s :** a mayor, mayor dependencia del sustrato de termorregulación, o lo que es lo mismo, más tigmotermia.
- 9) **Coefficientes E , d_e y d_b :** indican la eficacia de termorregulación, la precisión de termorregulación y la calidad térmica del hábitat. Son análogos a los tamaños del efecto previos, pero más fiables, ya que en vez de calcularse a partir de medias, se van calculando de las desviaciones de cada valor particular (de T_b si se trata de d_b y de T_e si se trata de d_e) con respecto a T_{sel} (Hertz, et al., 1993). Ver más arriba una descripción más pormenorizada.

De cualquier manera, se han limitado los tamaños del efecto analizados, con el objeto de no hacer este trabajo demasiado extenso. De estas variables cuantitativas, se han extraído dos tamaños del efecto para los análisis de segmentación:

- **Diferencia de medias entre T_b y T_a :** este tamaño del efecto indicaría la mayor o menor dependencia de las temperaturas corporales de las del aire, siendo análogo (aunque más débil) a los resultados de correlaciones y regresiones entre T_b y T_a .
- **Correlación entre T_b y T_a :** como ya se ha indicado, a mayor relación, menor termorregulación (más termoconforme sería la población).

Habría resultado muy interesante analizar la eficacia de termorregulación (ver **ANEXO I**) como otro tamaño del efecto, pero en la inmensa mayoría de los casos no se adjunta una medida de dispersión, por lo que ha sido imposible analizarla. Si se podría haber realizado un estudio de d_e y d_b , pues en la mayoría de los estudios que abordan estos coeficientes sí se adjunta una medida de dispersión. Sin embargo, el número de publicaciones actuales sobre Lacertidae en los que se ha estudiado la biología térmica con el protocolo de Hertz y colaboradores (Hertz, et al., 1993) es aún lo

suficientemente escaso a día de hoy como para poder realizar un análisis de segmentación de estos tamaños del efecto.

3.2.3. ESTIMADORES DEL TAMAÑO DEL EFECTO

Lo ideal habría sido tener los mismos tamaños del efecto para todas las publicaciones, para poderlas incluir todas en los mismos análisis. Sin embargo, esto no ha sido posible, ya que faltaban datos para transformar de unas en otras. Por lo tanto, hemos considerado dos tamaños tipos de tamaños del efecto: las diferencias de medias entre la temperatura corporal y la ambiental, y las correlaciones entre la temperatura corporal y la ambiental (ver más arriba).

3.2.3.1. Diferencias de medias

En un metaanálisis donde se quiera integrar información sobre la comparación de medias en dos situaciones, el tamaño del efecto que tiene mayor interpretación y por lo general el más óptimo es la diferencia de medias:

- Diferencia de medias: $\bar{Y}_i = \bar{x}_{Ti} - \bar{x}_{Ci}$ Eq. 4

- Error estándar: $S_i^2 = S_{pi}^2 \left(\frac{1}{n_{Ti}} + \frac{1}{n_{Ci}} \right)$ Eq. 5

, donde: $S_{pi}^2 = \frac{(n_{Ti}-1)S_{Ti}^2 + (n_{Ci}-1)S_{Ci}^2}{n_{Ti} + n_{Ci} - 2}$ Eq. 6

Sin embargo, debido a que la información se recoge de diferentes artículos donde los métodos de medida son diferentes, se aconseja utilizar la diferencia de medias estandarizada, para presentar la diferencia de medias en una única escala donde la unidad es la desviación típica. Hay diferentes estimadores de la diferencia de medias estandarizada (Hedges & Olkin, 1985), que parten del tamaño de efecto propuesto por Cohen:

$$d = \frac{\bar{X}_1 - \bar{X}_2}{\sigma}$$
Eq. 7

Entre los estimadores para este tamaño del efecto hemos elegido el estimador insesgado de Hedges (Hedges & Olkin, 1985), que estandariza la diferencia de medias en

relación a la media ponderada de las dos varianzas intragrupo (para más detalles, ver Martín-Vallejo, 1995):

$$g = \frac{\bar{X}_1 - \bar{X}_2}{s_*} \quad \text{Eq. 8}$$

, donde:

$$s_* = \sqrt{\frac{(N_1 - 1)S_1^2 + (N_2 - 1)S_2^2}{N_1 + N_2 - 2}} \quad \text{Eq. 9}$$

Además, si se asumen normalidad y varianzas conocidas, la varianza del estimador g se puede calcular como:

$$\text{Var}(g) = \frac{N_1 + N_2}{N_1 N_2} \quad \text{Eq. 10}$$

Este estimador es sesgado, por lo que Hedges propuso un estimador insesgado simplemente aplicando un factor de corrección al estimador g :

$$d = c(m) \cdot g \quad \text{Eq. 11}$$

, donde el factor de corrección viene dado por:

$$1 - \frac{3}{4N - 9} \quad \text{Eq. 12}$$

, donde N es igual a la suma de los tamaños muestrales N_1 y N_2 .

De esta forma, la varianza del estimador insesgado presenta la siguiente expresión:

$$\text{var}(d) = \frac{N_1 + N_2}{N_1 N_2} + \frac{\delta^2}{2(N_1 + N_2)} \quad \text{Eq. 13}$$

, donde δ es el tamaño del efecto poblacional.

3.2.3.2. Coeficientes de correlación

Se ha utilizado el estimador Z de Fisher para los valores de los coeficientes de correlación lineal de Pearson (r), que se obtiene de la siguiente manera:

$$r = \frac{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})(y_i - \bar{y})}{\sqrt{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2 \sum_{i=1}^n (y_i - \bar{y})^2}} \quad \text{Eq. 14}$$

$$Z_i = \frac{1}{2} \log \left(\frac{1+r_i}{1-r_i} \right) \quad \text{Eq. 15}$$

Por otro lado, cuando los resultados encontrados corresponden a regresión lineal simple entre las variables de interés, y no se da el valor del coeficiente de correlación lineal de Pearson, tendremos dos opciones: 1) si se proporciona el coeficiente de determinación, obtendremos el coeficiente de correlación, calculando simplemente la raíz cuadrada de éste; 2) si no se proporciona el valor del coeficiente de determinación, calcularemos el valor del coeficiente de correlación lineal de Pearson a partir del coeficiente de regresión (β) y de las desviaciones típicas de ambas variables:

$$r = \beta \left(\frac{s_x}{s_y} \right) \quad \text{Eq. 16}$$

3.3. CODIFICACIÓN DE LOS RESULTADOS

Las variables incluidas en el metaanálisis se dividen en dos grupos:

- Variables cuantitativas de interés, que se tratarán como variables respuesta para buscar los predictores que mejor las explique o que mantengan una mayor relación con ellas:

- 1) **Temperatura corporal (T_b)**, expresada en grados Celsius (ver definición en el **ANEXO I**). Si no existen diferencias significativas en la T_b media de los diferentes sexos y edades, la media global incluirá a todos los individuos; si surgieran diferencias, se tomarían exclusivamente los datos de individuos adultos. Si el estudio se ha realizado durante todo el año, se considera la media global. Sin embargo, si se ha realizado una o varias estaciones concretas, se incluye la media de esa estación (y, si hay diferencias estacionales, se incluyen por separado). De cualquier forma, todos los factores externos están considerados como variables cualitativas, para estudiar sus posibles efectos sobre las T_b de las diferentes poblaciones. En ocasiones sólo se proporciona el rango de T_b y no la media, o la media no venía acompañada de la correspondiente medida de dispersión: esos datos se utilizarán a modo descriptivo, no siendo posible su incursión en el metaanálisis.
 - 2) **Temperatura del aire (T_a)**, expresada en grados Celsius (ver definición en el **ANEXO I**). Se mide por encima del lugar de captura del individuo. En esta variable se han tenido en cuenta las mismas consideraciones que se mencionan arriba para las T_b .
- Variables cualitativas que puedan describir la formación de grupos homogéneos de tamaños del efecto. No es conveniente tener muchas categorías por las limitaciones del análisis de segmentación (ver más adelante), por lo que las categorizaciones han sido lo más sencillas posible:
 - 1) **Género**: la variable género¹⁴ habría resultado de gran interés para estudiar las variaciones en la biología térmica debidas a la filogenia o distancia evolutiva entre poblaciones. Sin embargo, se ha optado por no incluirla en la mayoría de las segmentaciones pues estaba sujeta a factores de confusión, dado el bajo tamaño muestral a nivel de publicaciones válidas en los diferentes géneros. Sucedió en muchos casos que una única población representaba a un género, con lo cual no era posible discernir si las diferencias se podían atribuir a la metodología utilizada por el autor, a la especie, o al género.

¹⁴ Género, en el sentido biológico de la palabra, como la categoría taxonómica inmediatamente superior a la especie, e inferior a la familia. En nuestro caso, la familia es siempre Lacertidae, y, por ejemplo, las especies *Podarcis lilfordi*, *Podarcis sicula* y *Podarcis muralis* pertenecen al género *Podarcis*, estando más evolutivamente más emparentadas entre sí que con especies de la misma familia pero de otros géneros, como sería el caso, por ejemplo, de *Iberolacerta monticola*.

- 2) **Tamaño corporal:** el tamaño corporal se ha obtenido de la LCC¹⁵ media de la especie. En la versión digital del trabajo se adjunta la base de datos global, en la que se dice en cada caso de qué referencia concreta se ha obtenido el tamaño de la especie. Esta variable se ha categorizado como:
- i. Pequeño: LCC < 60 mm
 - ii. Mediano: LCC entre 60 y 75 mm
 - iii. Grande: LCC > 75 mm
- 3) **Microhábitat preferido de la especie:** se ha obtenido de la literatura (ver la base de datos global en la versión digital del trabajo para más detalles y referencias). Las categorías consideradas son:
- i. Generalista (en las especies en que así lo indique la literatura)
 - ii. Roca (ya sean grandes formaciones rocosas, canchales o muros de piedra)
 - iii. Tierra
 - iv. Hierba (praderas principalmente)
 - v. Matorrales (matorral mediterráneo principalmente)
- 4) **Hábitat en que se ha realizado el estudio:** definido en la propia publicación para esa población concreta:
- i. Roca
 - ii. Tierra
 - iii. Hierba
 - iv. Matorrales
 - v. Bosque
- 5) **Insularidad:** definido en la propia publicación para esa población concreta:
- i. Sí (poblaciones insulares)
 - ii. No (poblaciones continentales)

¹⁵ LCC es la longitud cabeza-cloaca, medida desde la punta del hocico del animal hasta la cloaca del mismo. Es la medida de tamaño habitual en lagartos y lagartijas, ya que las colas están muchas veces regeneradas, además de presentar gran variabilidad en su longitud. El equivalente inglés del término, que aparece en muchas publicaciones es SVL (*snout-vent length*).

- 6) **Altitud:** en la mayoría de trabajos se proporcionaba la altitud a la que se encuentra la población objeto de estudio. Los valores se han categorizado como:
- i. Baja: <400 m.s.n.m.
 - ii. Media: entre 400 y 1000 m.s.n.m.
 - iii. Alta: > 1000 m.s.n.m.
- 7) **Latitud:** normalmente también se adjuntaba la latitud de la población de estudio, que, con objeto de no formar demasiadas subdivisiones artificiosas, ha sido considerada para la segmentación como:
- i. Norte: por encima del ecuador
 - ii. Sur: por debajo del ecuador
- 8) **Fechas de muestreo:** esta variable es importante, ya que no todos los muestreos se han realizado en las mismas estaciones del año y, como se observa en los resultados, tiene una gran influencia en los datos obtenidos:
- i. Todo el año: cuando el muestreo se ha realizado durante todo el año, o bien a lo largo que todo el periodo anual de actividad de la población (ya que muchas especies permanecen inactivas durante el invierno)
 - ii. Primavera
 - iii. Verano
 - iv. Otoño

Para todos los factores considerados, se ha creado una categoría especial para denotar a los estudios para los que había datos: “sin especificar”. Además, se pretendía incluir el factor “clima” en el análisis de segmentación, ya que puede tener una gran influencia en la biología térmica de las poblaciones, pero finalmente se ha optado por eliminarlo del estudio por el gran número de categorías que presentaba.

3.4. ANÁLISIS DE LOS RESULTADOS

3.4.1. MODELOS UTILIZADOS EN EL METAANÁLISIS

El modelo general en el que se basa el metaanálisis es el siguiente:

$$y_i = \Theta_i + e_i \quad (\text{Eq. 17})$$

, donde y_i corresponde al tamaño del efecto extraído del estudio i -ésimo, Θ_i es el efecto correspondiente verdadero (el que está dándose en la población real que aborda el estudio i -ésimo) y e_i equivale al error de muestreo del estudio i -ésimo, que aproxima una distribución normal

$$e_i \sim N(0, v_i) \quad (\text{Eq. 18})$$

, donde v_i es el correspondiente valor de las varianzas poblacionales, que se supone conocido. Así, el valor de y_i nos proporcionará un estimador del tamaño del efecto real de la población, bajo dos asunciones: que y_i no esté sesgado, y que siga una distribución normal (Hedges & Olkin, 1985; Viechtbauer, 2010).

Dependiendo de la naturaleza de las publicaciones a revisar, podremos seleccionar un modelo de efectos fijos (el visto en la Eq.17), en el que los datos de los estudios se asumen análogos, y la única fuente adicional de variabilidad sería el error de muestreo. Otra alternativa es considerar un modelo de efectos aleatorios, en el que se asume una variabilidad intrínseca (heterogeneidad) entre las diferentes publicaciones, debida a los métodos de muestreo. Para modelar esta heterogeneidad, la consideraremos como totalmente aleatoria, de forma que el modelo es el siguiente:

$$y_i = \Theta_i + e_i \quad \text{Eq. 19}$$

, en el que descompondremos tamaño del efecto real (Θ_i) de la siguiente manera:

$$\Theta_i = \mu + u_i \quad (\text{Eq. 20})$$

, donde $u_i \sim N(0, \tau^2)$, de forma que los efectos reales se distribuirán normalmente (con media μ y varianza τ^2). Así, estimaremos la media real de el tamaño del efecto real (esto es, μ) y la heterogeneidad que existe entre los diferentes tamaños del efecto reales (τ^2). Si $\tau^2 = 0$, tendremos que la variabilidad entre los efectos reales es inexistente (hay homogeneidad; $\Theta_1 = \Theta_2 = \dots \Theta_k \equiv \Theta$), de forma que el efecto real que estábamos buscando sí es tal. También existe la posibilidad de plantear un modelo

de efectos mixtos, en el que podremos incluir uno o más moderadores, que serán variables del nivel de las publicaciones, y que nos permitirán controlar parte de la heterogeneidad de los datos del metaanálisis. En este caso, tendríamos un modelo así:

$$\Theta_i = \beta_0 + \beta_1 x_{i1} + \dots + \beta_p x_{ip} + u_i \quad \text{Eq. 21}$$

, donde x_{ij} será el valor del moderador j -ésimo de la variable i -ésima. Nuevamente, asumiremos aquí que $u_i \sim N(0, \tau^2)$. Sin embargo, en este caso τ^2 denotará la heterogeneidad residual que aún existe entre los tamaños del efecto reales, o lo que es lo mismo, la variabilidad que no está siendo tomada en cuenta por los moderadores que hemos considerado en nuestro estudio. Así, en los modelos mixtos nos interesa saber cuánto están influyendo los moderadores que incluimos en el tamaño de efecto medio del fenómeno que estamos estudiando.

Cada tipo de modelo tiene unas propiedades que le harán adecuado para un tipo de datos, por lo que habrá que elegir cuidadosamente el modelo que más nos interese según la naturaleza del metaanálisis que se vaya a realizar. En primer lugar, el modelo de efectos fijos es diferente de los otros dos por el objetivo que persigue. Por un lado, el modelo de efectos mixtos y el de efectos aleatorios pretenden realizar una inferencia incondicional sobre un conjunto de k estudios, elegidos aleatoriamente de la *población* total de estudios publicados, intentando conocer la magnitud del tamaño del efecto real en el conjunto total de estudios (μ). Por otro lado, el objetivo del modelo de efectos fijos nos proporcionará inferencias perfectamente válidas sobre la heterogeneidad de los datos, siempre que nos estemos ciñendo a los estudios considerados en el propio metaanálisis, sin querer generalizar más allá de ellos. En el caso de que los estudios fuesen homogéneos entre sí, entonces el tipo de inferencias serían similares en ambas clases de modelos.

De cualquier manera, todos los modelos son meras variantes de un Modelo Lineal General (de efectos mixtos) con varianzas muestrales heterocedásticas pero conocidas. En nuestro caso estamos interesados en llevar a cabo un modelo de efectos fijos, ya que lo que nos interesa estudiar son los tamaños del efecto de las publicaciones que se incluyen, no del conjunto de publicaciones existentes o futuras sobre la biología térmica de lacértidos. Lo que sí vamos a incluir son moderadores o predictores (los factores considerados), estudiando cuál de ellos es el que mejor explica la variabilidad en el tamaño del efecto de las publicaciones (las diferentes poblaciones de lacértidos), para ir segmentando la muestra según el predictor que mejor explique su subdivisión en conjuntos más homogéneos que el conjunto superior del que provienen.

Por tanto, la decisión sobre qué modelos utilizar en cada caso dependerá del criterio del investigador. En el presente estudio, el procedimiento de análisis ha sido el siguiente: primero se ha realizado el análisis global y se ha estudiado la homogeneidad. Si el análisis de homogeneidad resulta significativo (al menos una de las medias es diferentes del resto), se ha tratado de encontrar subgrupos homogéneos según algún factor de interés (los predictores o moderadores) y calcular el tamaño del efecto global mediante el modelo de efectos fijos. Finalmente, en los subgrupos en que no se ha podido explicar la heterogeneidad, se ha optado por estimar el tamaño del efecto bajo el supuesto del modelo de efectos aleatorios.

3.4.2. INTEGRACIÓN DE RESULTADOS

Para la integración de tamaños del efecto en el presente metaanálisis, se ha estimado el tamaño del efecto global mediante la media ponderada de los tamaños del efecto individuales, donde las ponderaciones son el inverso de las varianzas de los tamaños del efecto (sean diferencias de medias o correlaciones).

Así, la integración para el modelo de efectos fijos se estima mediante:

$$\hat{\Theta} = \frac{\sum w_i \theta_i}{\sum w_i} \quad \text{Eq. 22}$$

, ponderando en cada caso por el inverso de las varianzas de los tamaños del efecto:

$$w_i = 1/\sigma_{\theta_i}^2 \quad \text{Eq. 23}$$

, con error estándar:

$$\sigma_{\hat{\Theta}} = \frac{1}{\sqrt{\sum_i w_i}} \quad \text{Eq. 24}$$

De manera análoga, cuando no se ha conseguido formar grupos homogéneos en la segmentación, se utiliza el modelo de efectos aleatorios, donde las ponderaciones incorporan la variabilidad entre los estudios. La media global ponderada del modelo de efectos aleatorios viene dada por la siguiente expresión:

$$w_i = 1/(\sigma_{\theta_i}^2 + \tau^2) \quad \text{Eq. 25}$$

, donde la estimación de τ^2 (DerSimonian & Laird, 1986):

$$\hat{\tau}^2 = \frac{Q_H - (k-1)}{\sum_{i=1}^k w_i - \frac{\sum_{i=1}^k w_i^2}{\sum_{i=1}^k w_i}} \quad \text{Eq. 26}$$

, siendo k es el número de estudios y Q_H el test de homogeneidad.

Q_H se utiliza previamente para la detección de la homogeneidad. Este test parte de la hipótesis de que todos los estimadores del tamaño de efecto estiman un único tamaño del efecto poblacional. La expresión del test es la siguiente:

$$Q_H = \sum_{i=1}^k (\hat{\Theta}_i - \hat{\Theta})^2 w_i \quad \text{Eq. 27}$$

Este estadígrafo de contraste sigue una distribución Chi-Cuadrado con k-1 grados de libertad bajo el supuesto de hipótesis nula cierta. Jones advierte (Jones, 1992) que el test de homogeneidad presenta baja potencia, por lo que resultados no significativos no indican que exista homogeneidad. Así, Jeng y colaboradores (Jeng, Scott, & Burmeister, 1995) sugieren utilizar niveles de significación mayores como 0,10 o 0,15.

Posteriormente, se proponen varias medidas para la cuantificación de la heterogeneidad (Higgins & Thompson, 2002, 2004) como complemento al test de homogeneidad. Una de las medidas que tienen una interpretación valiosa desde el punto de vista experimental es:

$$I^2 = \frac{\tau^2}{\tau^2 + \sigma^2} \quad \text{Eq. 28}$$

, que indica el porcentaje de la variación total que se debe a la heterogeneidad de los estudios frente a la variabilidad debida al azar (Higgins & Thompson, 2004).

3.4.3. ANÁLISIS DE SEGMENTACIÓN

Con el objetivo de analizar qué factores son los que más contribuyen a la biología térmica de los lacértidos incluidos en el metaanálisis, se aplicará un método de segmentación, basado en los métodos AID (Automatic Interaction Detection, Morgan & Sonquist, 1963) y modificado por Martín-Vallejo en su tesis doctoral (Martín-Vallejo, 1995) para adaptarlo a los análisis metaanalíticos.

Partiendo de una población de tamaños del efecto M , que son las diferencias de medias o las correlaciones entre las temperaturas corporales y las ambientales en

nuestro caso concreto, y un conjunto de factores externos ($X_1, \dots, X_i, \dots, X_r$) que están influyendo en esos tamaños del efecto. En nuestro caso, los factores externos son diferentes condiciones que pueden influir en los resultados obtenidos, como la estación de muestreo, el tamaño corporal de la especie, la altitud, el hábitat muestreado y otras, bien porque condicionen el estudio concreto (como puede pasar con las fechas de muestreo), o bien porque puedan estar influyendo en la biología térmica de la población estudiada (como puede suceder con la altitud, el tamaño corporal, etc.).

Estos factores vendrán definidos en categorías discretas ($C_1^i, C_2^i, \dots, C_{c_i}^i$), definidas a criterio del investigador en este caso (ver más arriba) que son susceptibles de agrupar diferentes poblaciones de lacértidos (nuestra unidad de muestreo en el presente metaanálisis). El objetivo de la segmentación es encontrar particiones del tamaño del efecto M , definidas por las categorías de los factores externos que formen grupos lo más homogéneos, y lo más diferentes posible, entre ellos, en lo que respecta al tamaño del efecto.

De esta forma, tendremos una medida de heterogeneidad global (Q_T), que será la variabilidad total dentro de la población (Hedges & Olkin, 1985) total. Al segmentar, dividiremos esta variabilidad total en una heterogeneidad entre grupos (Q_E) y en una heterogeneidad dentro de los grupos (Q_D), de forma que el objetivo de la segmentación será minimizar la distancia intragrupo (Q_D), maximizando a la vez la distancia intergrupo (Q_E).

Una vez realizada una partición, hay que evaluar qué grupos difieren y cuáles son homogéneos, para reagruparlos, como se hace en el caso de los métodos CHAID (Morgan & Sonquist, 1963). Así, el proceso de segmentación es jerárquico y secuencial, hasta que se vayan formando grupos terminales, bien por ser homogéneos o bien por presentar una bajo tamaño muestral (ver Fig. 5).

De manera tradicional, en el CHAID se comparan las categorías de las variables de forma pareada (teniendo en cuenta que sean libres o monótonas para el número de comparaciones), quedándonos con el predictor que logre un valor mayor del estadígrafo Ji-Cuadrado (o un p-valor menor asociado a él). De esta forma, en la primera fase se realizan todos los posibles análisis de homogeneidad por parejas, quedándonos con aquellos grupos cuya Q_E sea más significativa. El proceso continuará de manera iterativa en sucesivas segmentaciones, dividiendo el siguiente grupo por el factor que

logre una mayor distancia intergrupar al segmentar, hasta que todos los grupos obtenidos en las particiones sean homogéneos (Martín-Vallejo, 1995).

Para la realización de la segmentación se ha utilizado el software JMP 10.0, debido a que no existe un software específico para este tipo de análisis. La limitación de este programa es que el algoritmo realiza particiones binarias, y muchas veces es demasiado restrictivo. Para solucionar esto, se ha adaptado el análisis a los resultados, para poder obtener segmentaciones más flexibles. Este programa utiliza dos criterios para la segmentación:

- 1) La maximización del estadístico Chi-cuadrado en las variables cualitativas y las sumas de cuadrados en las variables cuantitativas.
- 2) La maximización de la significación mediante una transformación logarítmica del p-valor.

Sin embargo, el método tradicional de segmentación tiene el inconveniente de que se realizan un gran número de comparaciones pareadas, lo cual aumenta enormemente la probabilidad de cometer error tipo I a nivel general, es decir, de que encontremos más diferencias significativas de las que en realidad se están produciendo en nuestros tamaños del efecto.

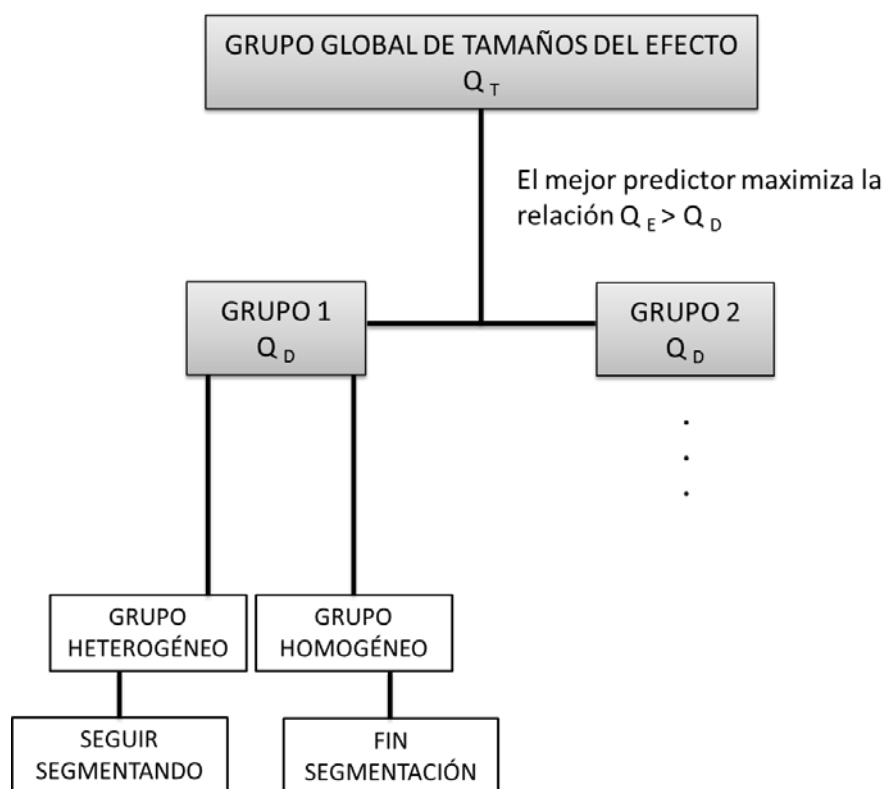


Fig. 5 Esquema del análisis de segmentación de los tamaños del efecto en función de diversos factores externos considerados en el metaanálisis.

Para evitar este incremento del error tipo I, de forma análoga a los contrastes *post-hoc* del ANOVA, se proponen penalizaciones que controlen el riesgo de un rechazo indebido de la hipótesis nula (en nuestro caso, encontrar diferencias entre grupos que realmente no fuesen significativas). La penalización más utilizada es la de Bonferroni:

$$\sum_{i=1}^n \alpha'_i = \sum_{i=1}^n \left(\frac{\alpha}{n}\right) = \alpha \quad \text{Eq. 29}$$

Esta corrección presenta a su vez el inconveniente de que si se realizan muchas comparaciones (si el factor tiene muchas categorías y/o es de naturaleza libre en vez de ordinal), la potencia del contraste baja, siendo más difícil rechazar la hipótesis (ver una discusión más completa en Martín-Vallejo, 1995, y las referencias que allí se incluyen). Debido a este inconveniente, en el presente estudio se ha utilizado como método de ajuste del p-valor el que incluye el programa JMP, que está demostrado que es menos restrictivo que el método de Bonferroni (ver Sall, 2002).

3.4.4. SOFTWARE UTILIZADO

Se han utilizado diferentes aplicaciones en las diferentes fases del trabajo. Para calcular los tamaños del efecto, y para explorar la muestra de la base de datos global, se utilizó MetaWin 2.0 (Rosenberg, Adams, & Gurevitch, 1997, 2000). Por otro lado, los análisis de segmentación se realizaron en JMP-10 (SAS Institute, Inc., Cary, NC, USA), y los gráficos se han realizado mayormente con el software MIX 2.0 (Bax, 2011).



4. RESULTADOS

4.1. DIFERENCIAS DE MEDIAS ENTRE LA TEMPERATURA CORPORAL Y LA DEL AIRE

4.1.1. ESTUDIO DE LA HETEROGENEIDAD

La heterogeneidad general de la muestra del tamaño del efecto de las 37 poblaciones es altamente significativa para el modelo de efectos fijos ($Q=1133,21$; $p\text{-valor}<0,00001$, ver Fig. 6). Además, se obtiene que el 96,82 % de la variabilidad en los tamaños del efecto se debe a los propios estudios ($I^2=96,82\%$). Por lo tanto, intentaremos segmentar esa variabilidad por los predictores que mejor la expliquen (ver siguiente apartado).

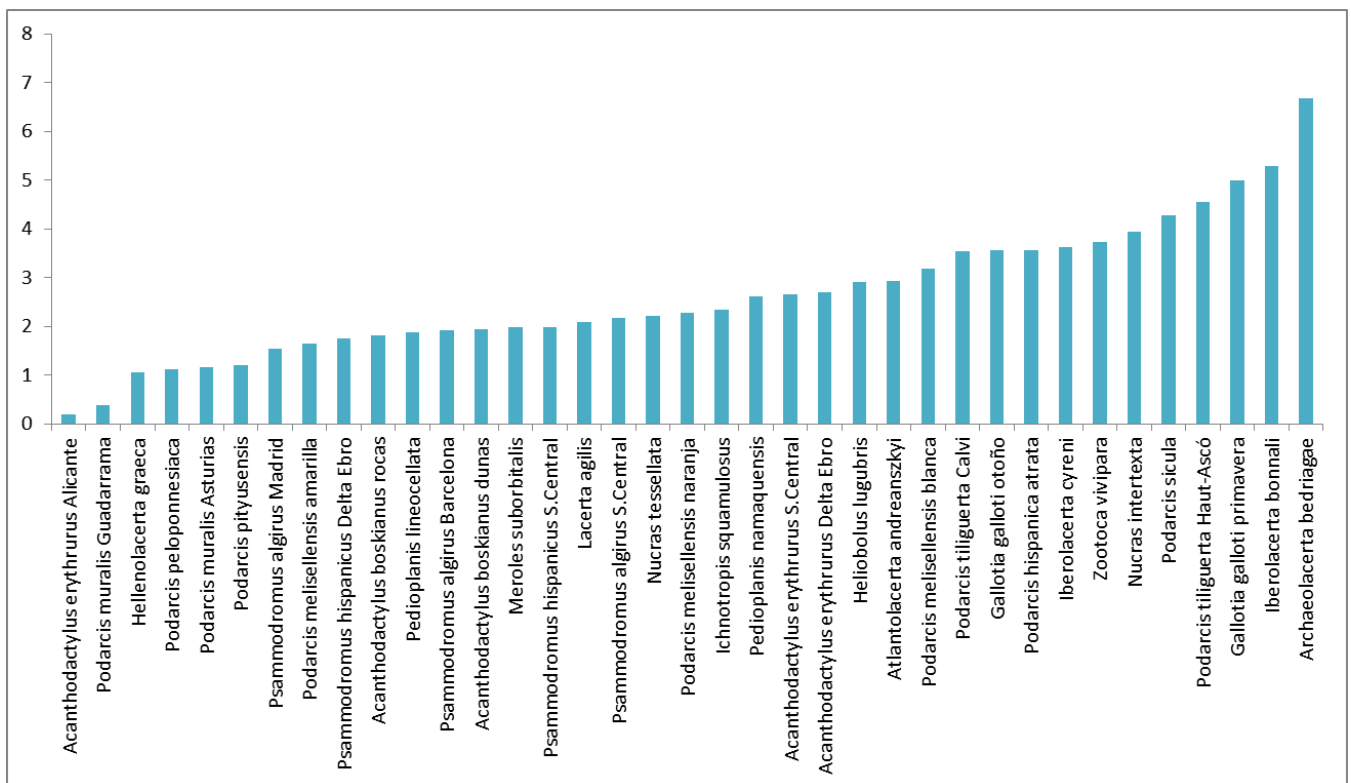


Fig. 6 En este gráfico se muestran los tamaños del efecto de las diferencias de medias estandarizadas de todas las poblaciones incluidas en esta parte del metaanálisis. Nótese que se muestra el tamaño del efecto en valor absoluto, pues todos los tamaños son negativos.

En el gráfico radial o *Galbraith plot*, que representa los valores de las puntuaciones Z frente al inverso de sus errores estándar ($1/SE$, que estima la precisión del tamaño del efecto), y que puede utilizarse para estudiar la heterogeneidad general de la muestra, vemos como la heterogeneidad es efectivamente grande, con un gran número de poblaciones que toman tamaños del efecto muy diferentes entre sí (ver Fig. 7). También se aprecia que la precisión no es grande para el conjunto global de tamaños del efecto, ya que si todos los tamaños del efecto fuesen estimaciones de un mismo parámetro real, se espera que los puntos se mantuvieran dentro de la banda del gráfico.

Para ver qué estudios nos están influyendo más en la heterogeneidad, y de qué manera lo hacen, se ha representado también el *Baujat plot*, en el que el eje de abscisas representa la contribución de un estudio concreto a la heterogeneidad global, medida como la Q de Cochran, y el eje de ordenadas representa la influencia del estudio al tamaño del efecto global (ponderado por la inversa de su varianza). Así, tenemos poblaciones que influyen mucho en el tamaño del efecto global, pero que no tienen una gran influencia en la heterogeneidad total, como la 33, la 6 y la 30 (Huey & Pianka, 1977; Martín-Vallejo, 1990; Martín & Salvador, 1993), y poblaciones que no influyen mucho en el tamaño del efecto global, pero que sí influyen enormemente en la heterogeneidad total de la muestra, como la población de *Archaeolacerta bedriagae* (estudio nº 16, Bauwens, Castilla, Van Damme, & Verheyen, 1990), la de *Podarcis tiliguerta* (estudio nº 36, Van Damme, et al., 1990) y la de *Acanthodactylus erythrurus* de Seva (estudio nº 15, Seva, 1982, ver fig. 7).

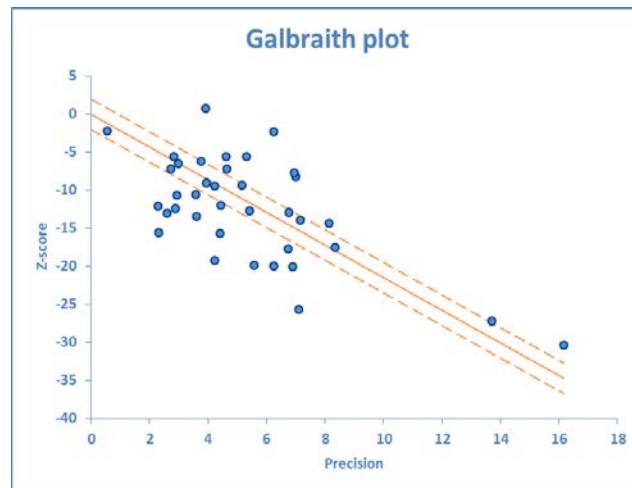


Fig. 7 Gráfico radial o Galbraith Plot para las diferencias de medias.

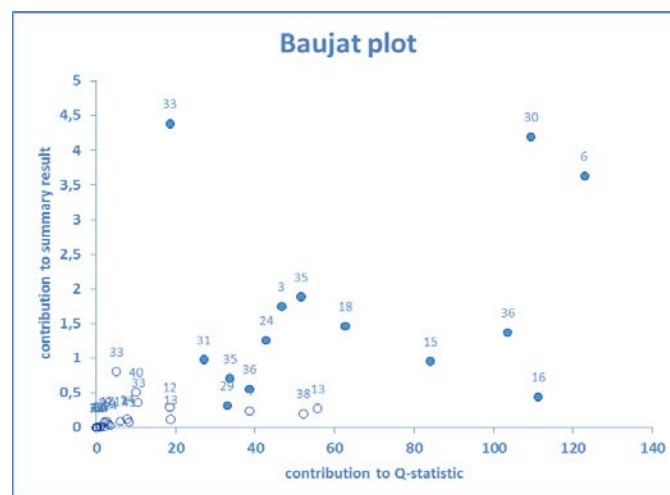


Fig. 8 Baujat plot de los estudios utilizados en las diferencias de medias.

Por último, consideraremos la información que aporta el *forest plot* sobre la muestra de tamaños del efecto de diferencias de medias. Aquí observamos el tamaño del efecto de cada estudio con su respectivo intervalo de confianza. Podemos apreciar como la población de *Pedioplanis lineocellata* (Huey & Pianka, 1977) tiene un gran peso en el conjunto, como la de *Nucras intertexta* (Huey & Pianka, 1977) tiene una variabilidad muy grande, como el tamaño del efecto de *Acanthodactylus erythrurus* de Seva (Seva, 1982) parece un *outlier*, ya que se centra en una hábitat muy particular, y la gran heterogeneidad global que presenta el conjunto de tamaños del efecto.

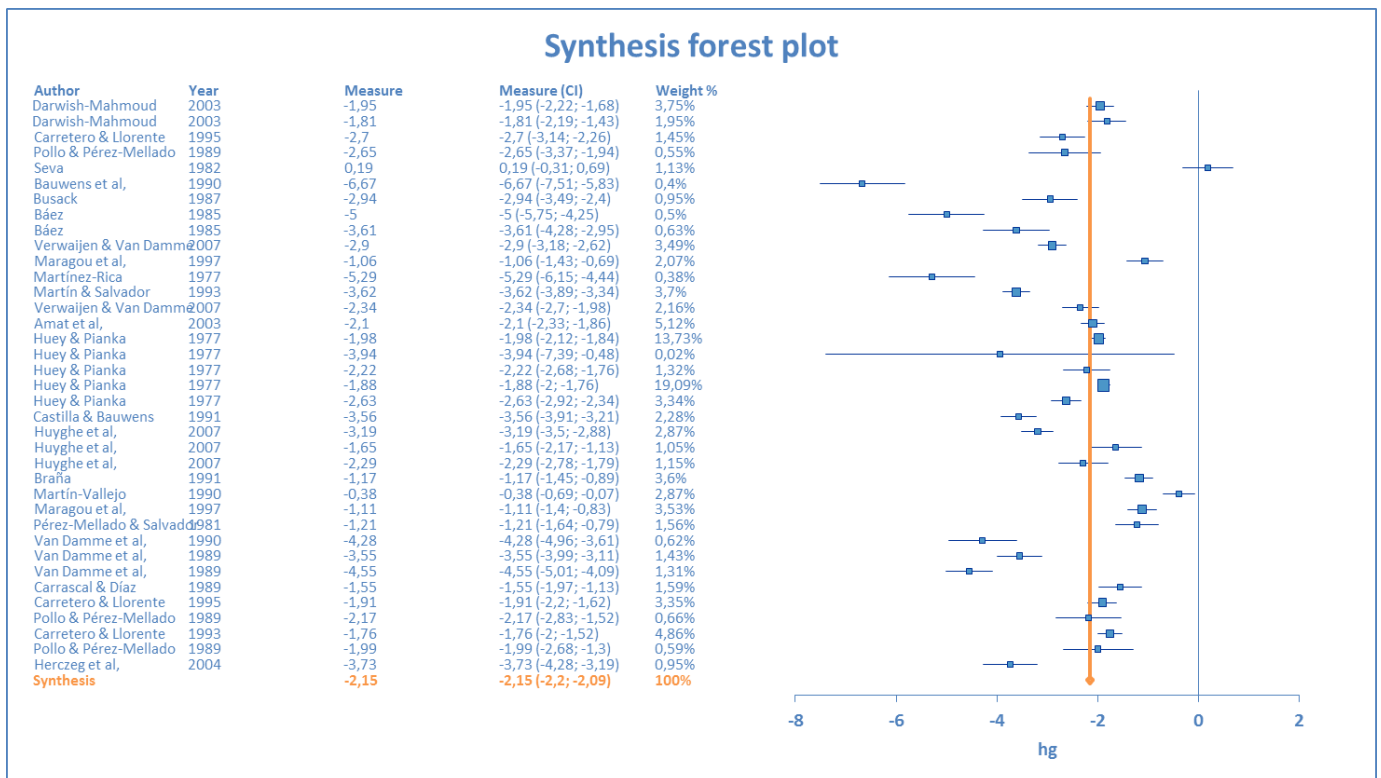


Fig. 10 *Forest plot* en el que se observa de nuevo la gran heterogeneidad de la muestra de tamaños del efecto de las diferencias de medias entre las temperaturas corporales de lacértidos y sus respectivas temperaturas ambientales.

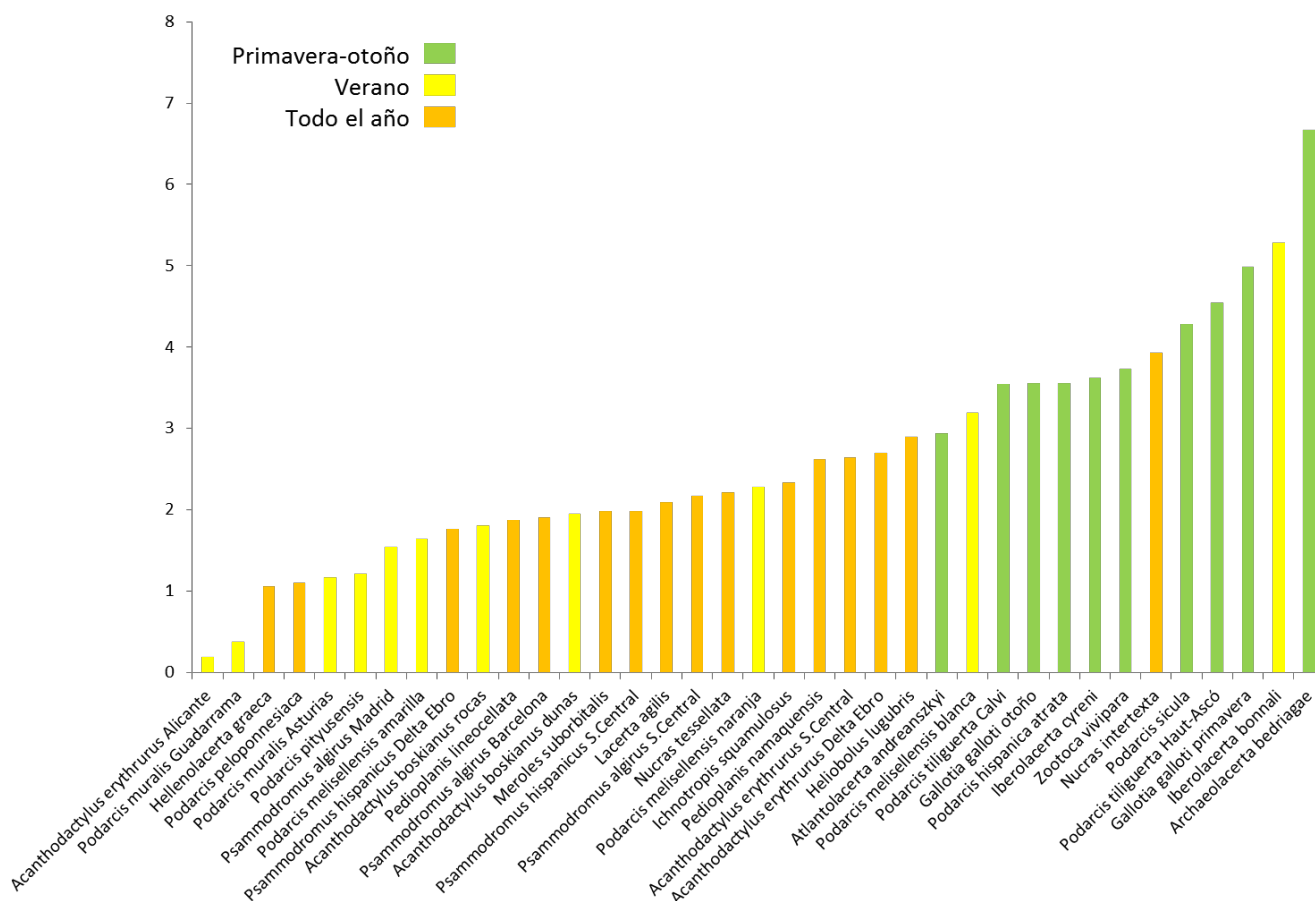


Fig. 11 En este gráfico se representan los tamaños del efecto de las diferentes poblaciones, diferenciando las que se han muestreado en las diferentes fechas por las que hemos segmentado.

4.1.2 SEGMENTACIÓN DE LAS DIFERENCIAS DE MEDIAS ESTANDARIZADAS

Dado que, como se explica en el apartado anterior, el conjunto global de tamaños del efecto es significativamente heterogéneo, se ha procedido a segmentar por el método elegido (ver metodología). La primera segmentación en la base de datos de tamaños del efecto de la diferencia de medias entre las T_b y las T_a se debe al factor “fechas de muestreo”, que es el predictor que más variabilidad explica entre grupos ($SS_E^{16}=578,13$; $\text{Logworth}= 8,45$), de manera que se forman tres grupos: (1) Primavera-otoño, (2) Verano y (3) Todo el año.

Primavera-otoño

Las 10 poblaciones de lacértidos estudiadas en estas fechas muestran una mayor diferencia entre las temperaturas corporales y las del ambiente (mayor tamaño del

¹⁶ SS_E : suma de cuadrados entre grupos.

efecto, ver Fig. 11). En la Tabla 1 se muestran los tamaños del efecto de cada publicación incluida en el grupo:

autor	especie	N	hg	ci-	ci+
Báez	Gallotia galloti (primavera)	116		-5,7459	-4,2485
Bauwens et al,	Archaeolacerta bedriagae	146	-6,6694	-7,5101	-5,8288
Busack	Atlantolacerta andreanszkyi	110	-2,9441	-3,4887	-2,3994
Martín & Salvador	Iberolacerta cyreni	536	-3,6159	-3,8914	-3,3405
Van Damme et al,	Podarcis sicula	114	-4,2837	-4,9582	-3,6091
Van Damme et al,	Podarcis tiliguerta (Calvi, Córcega)	204	-3,5499	-3,993	-3,1068
Van Damme et al,	Podarcis tiliguerta (Haut Ascó, Córcega)	260	-4,5509	-5,014	-4,0878
Herczeg et al,	Zootoca vivipara	146	-3,7337	-4,2757	-3,1918
Báez	Gallotia galloti (otoño)	94	-3,6127	-4,2774	-2,948
Castilla & Bauwens	Podarcis hispanica atrata	326	-3,5625	-3,913	-3,212
			2052	-3,835	-3,9832
				-3,6868	

Tabla 1 Se muestran los tamaños del efecto de cada población de lacértidos estudiada en primavera y otoño.

La heterogeneidad de este grupo de “primavera-otoño” sigue siendo altamente significativa para el modelo de efectos fijos ($Q=80,99$; $p\text{-valor}<0,00001$). Además, el I^2 ha resultado de 88,89, por lo que todavía habría casi un 89% de variabilidad que se puede atribuir a los estudios. Por consiguiente, tendremos que seguir segmentando este grupo en otros para intentar descomponer esa variabilidad.

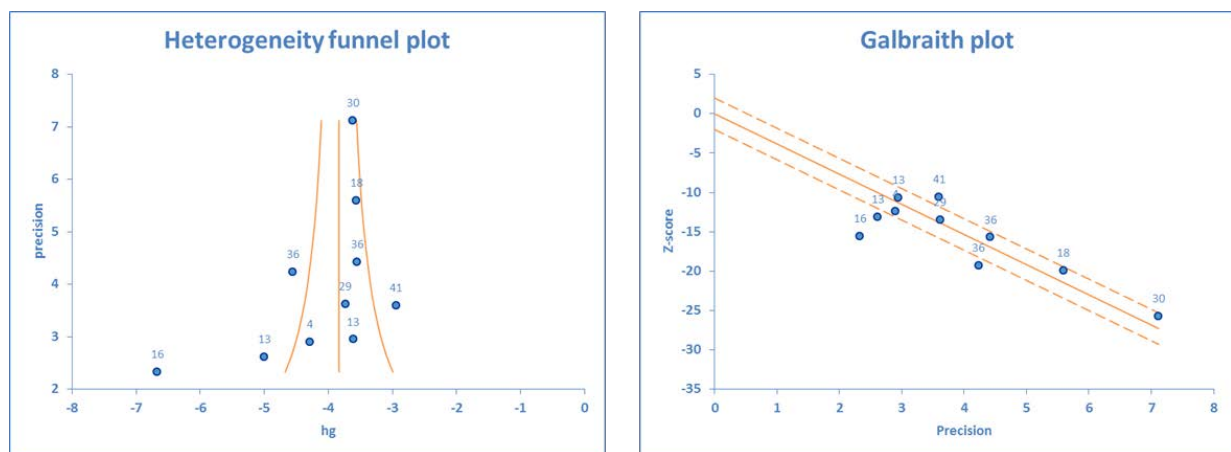


Fig. 12 En el *funnel plot* (izquierda) y en el *Galbraith plot* (derecha) se observa la persistencia de heterogeneidad significativa en el grupo de estudios de “primavera-otoño”

En el gráfico de Galbraith (Fig. 12) se aprecia como los tamaños del efecto distan aún de ser homogéneos. A su vez, en el *funnel plot* se observa también la heterogeneidad, y la población nº 16, la de *Archaeolacerta bedriagae* (Bauwens, et al., 1990), que presenta un tamaño del efecto muy grande en comparación con el resto (Fig. 12). En el diagrama de Baujat vuelve a destacar la población nº 16 con un valor muy influyente en el tamaño del efecto de grupo (Fig. 13).

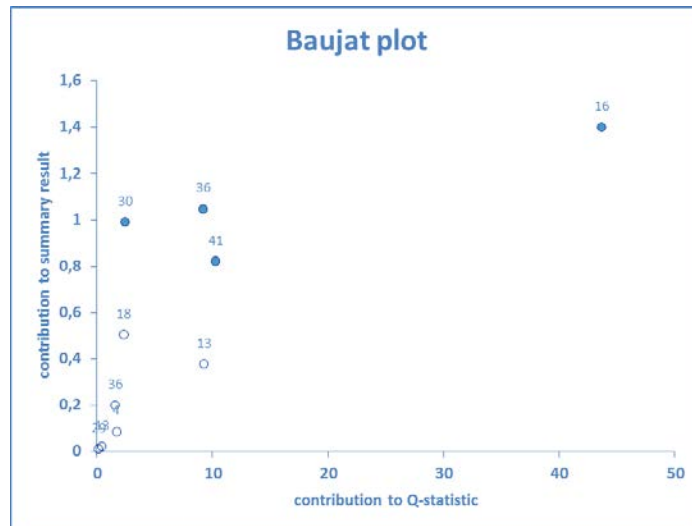


Fig. 13 En el diagrama de Baujat para el grupo de primavera y otoño se observa como el tamaño del efecto de la población n° 16, *Archaeolacerta bedriagae*, es un valor muy influyente en el tamaño del efecto global.

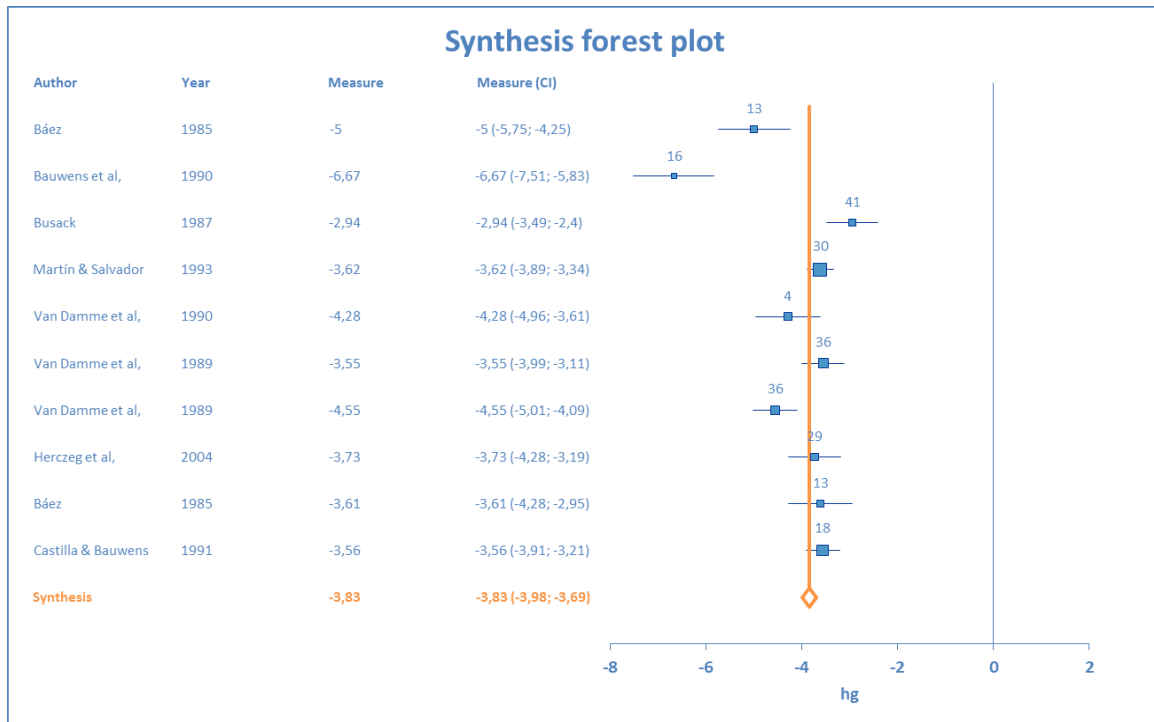


Fig. 14 *Forest plot* de los tamaños del efecto de las diferencias de medias entre T_b y T_a para las poblaciones de lacértidos muestreadas en primavera y otoño.

Por fin, a la vista del *forest plot*, se puede observar la gran heterogeneidad que queda aún en el grupo de poblaciones que se han muestreado en primavera y otoño, destacando el valor de la población n° 36, *Iberolacerta cyreni* (Martín & Salvador, 1993), por su gran tamaño muestral (ver Fig. 14).

Por tanto, se ha segmentado el grupo por el mejor predictor, que en este caso ha resultado ser el factor “tamaño corporal” ($SS_E=26,57$; $\text{Logworth}= 0,74$), formándose dos grupos:

- 1) **Lacértidos grandes:** este subconjunto está formado por cuatro poblaciones (ver Tabla 2), y sigue siendo heterogéneo ($Q=33,43$; $p\text{-valor}<0,00001$; $I^2=91,03\%$), por lo que volveremos a segmentarlo.

authors		N	hg	ci-	ci+
Báez	<i>Gallotia galloti</i> (primavera)	116	-4,9972	-5,74586	-4,24854
Bauwens et al,	<i>Archaeolacerta bedriagae</i>	146	-6,66943	-7,51006	-5,8288
Van Damme et al,	<i>Podarcis sicula</i>	114	-4,28369	-4,95825	-3,60914
Báez	<i>Gallotia galloti</i> (otoño)	94	-3,61268	-4,27737	-2,94798
		470	-4,69234	-5,05364	-4,33103

Tabla 2 Poblaciones que forman el grupo de “lacértidos grandes” dentro del grupo de “primavera-otoño”

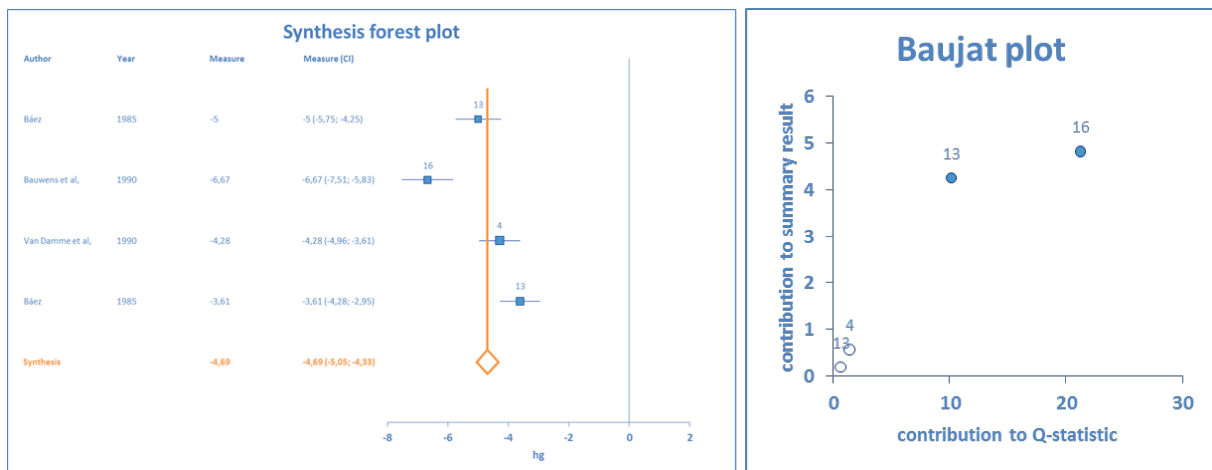


Fig. 15 En el *forest plot* (izquierda) vemos como sigue habiendo heterogeneidad, a pesar del bajo número de poblaciones incluidas en el grupo, y en el *baujat plot* (derecha) podemos apreciar como las poblaciones 13 (*Gallotia galloti* de otoño) y 16 (*Archaeolacerta bedriagae*) son los valores que más influyen en el tamaño del efecto global.

Dentro de los lacértidos grandes (>80 mm LCC, ver más detalles en metodología) que han sido muestreados en primavera y otoño, se nos forman otros dos grupos, segmentados esta vez por el predictor “altitud” ($SS_E=26,69$; $\text{Logworth}= 0,90$):

- a. **Alta** (>1000 m.s.n.m.): este grupo queda automáticamente con una sola población, *Archaeolacerta bedriagae* (Bauwens, et al., 1990), muestreada en primavera en Haut-Ascó (Córcega) a una altitud de 1800 m.s.n.m., y que presenta las mayores diferencias entre las temperaturas corporales (T_b

media de 32,79°C) y las temperaturas del aire (T_a media de 15,28°C). El tamaño medio del efecto para esta población es de -6,67 (N=146).

- b. **Baja y media** (<1000 m.s.n.m.): este grupo sigue teniendo una heterogeneidad significativa ($Q=7,37$; p -valor=0,025; $I^2=72,85\%$), pero no lo segmentaremos más debido a que se crean factores de confusión por el bajo tamaño muestral. El subconjunto está formado por *Gallotia galloti*, muestreada en Tenerife en primavera y en otoño (Báez, 1985), y *Podarcis sicula*, muestreada en primavera en Calvi, un área costera de Córcega (Van Damme, et al., 1990). Por lo tanto, hemos integrado los tamaños del efecto utilizando el modelo de efectos aleatorios (ver Fig. 16).

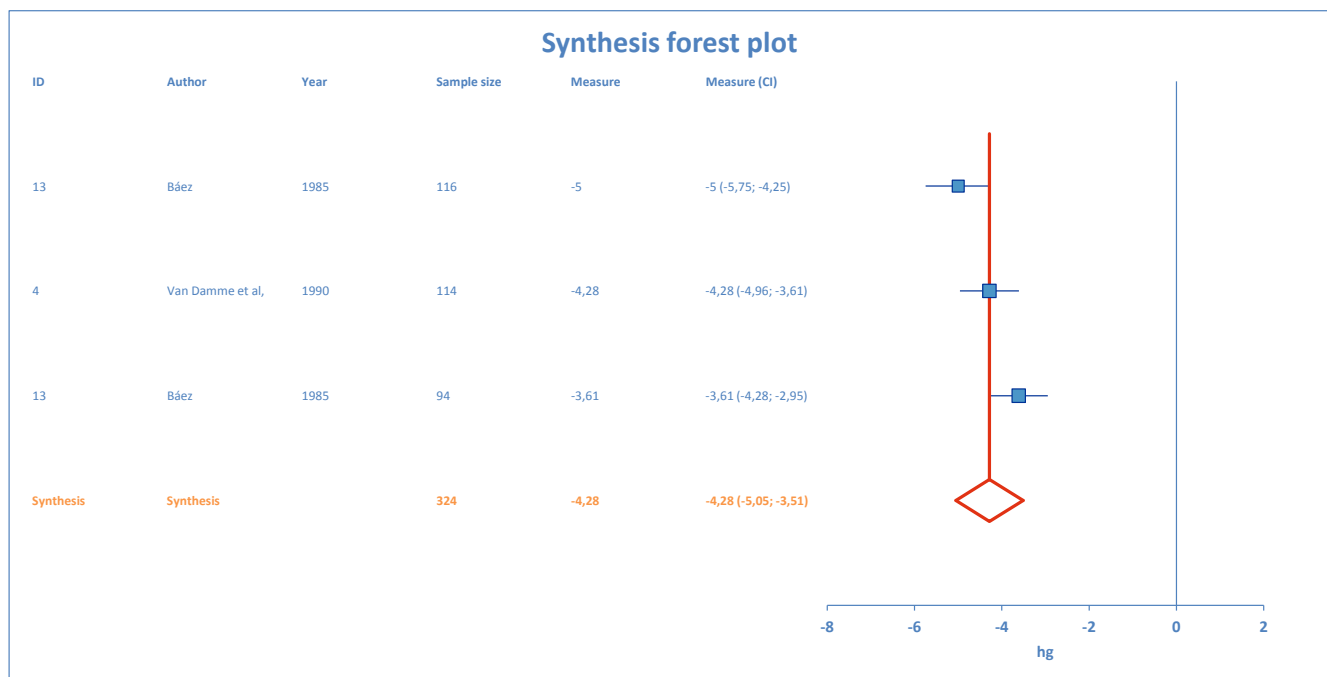


Fig. 16 *Forest plot* de los tamaños del efecto para el modelo de efectos aleatorios del subgrupo de "altitud baja y media" dentro de "grandes" y de "primavera-otoño".

2) **Lacértidos medianos y pequeños**: este subconjunto está formado por seis poblaciones (ver Tabla 3), y sigue teniendo una heterogeneidad significativa ($Q=21,55$; p -valor=0,00063; $I^2=76,81\%$). Se observa en el *Baujat plot* como la población nº 36 (*Podarcis tiliguerta*, en Van Damme, et al., 1990) influye enormemente el tamaño del efecto global. Además, se puede observar en el *Galbraith plot* y en el *forest plot* como esta misma población y la nº 41 (*Atlantolacerta andreanszkyi*, en Busack, 1987) presentan los valores más diferentes del resto (ver Fig. 17 y Fig. 18).

authors		N	hg	ci-	ci+
Martín & Salvador	Iberolacerta cyreni	536	-3,61593	-3,89137	-3,34049
Van Damme et al,	Podarcis tiliguerta (Calvi, Córcega)	204	-3,54989	-3,99296	-3,10683
Van Damme et al,	Podarcis tiliguerta (Haut Ascó, Córcega)	260	-4,55088	-5,01397	-4,08779
Busack	Atlantolacerta andreanszkyi	110	-2,94407	-3,48873	-2,39941
Herczeg et al,	Zootoca vivipara	146	-3,73374	-4,27571	-3,19177
Castilla & Bauwens	Podarcis hispanica atrata	326	-3,5625	-3,91296	-3,21204
		1582	-3,66149	-3,82402	-3,49896

Tabla 3 Poblaciones incluidas en el subgrupo de “lacértidos medianos y pequeños”, dentro de “primavera-otoño”.

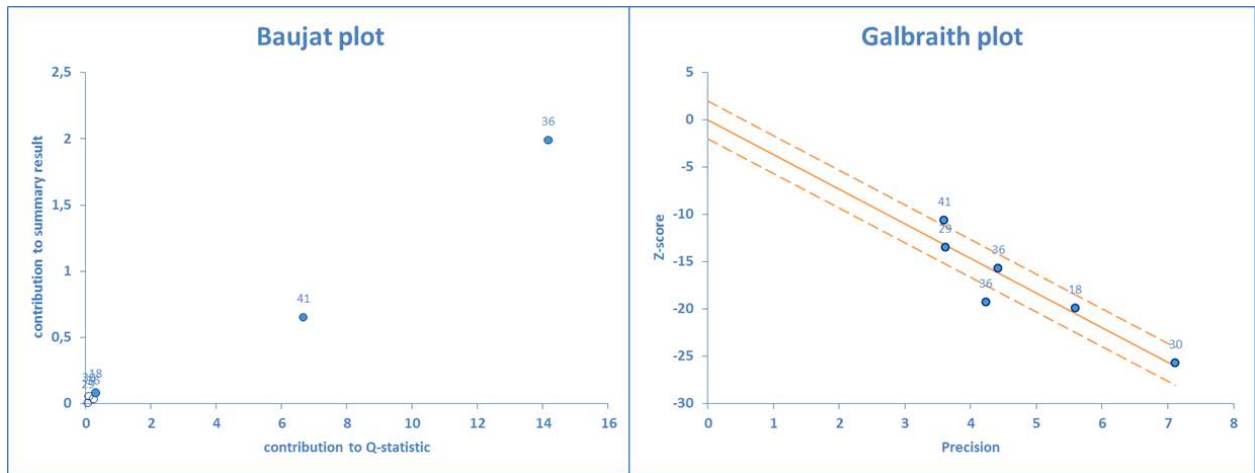


Fig. 17 Baujat plot y Galbraith plot del subgrupo de “lacértidos medianos y pequeños”, dentro de “primavera-otoño”.

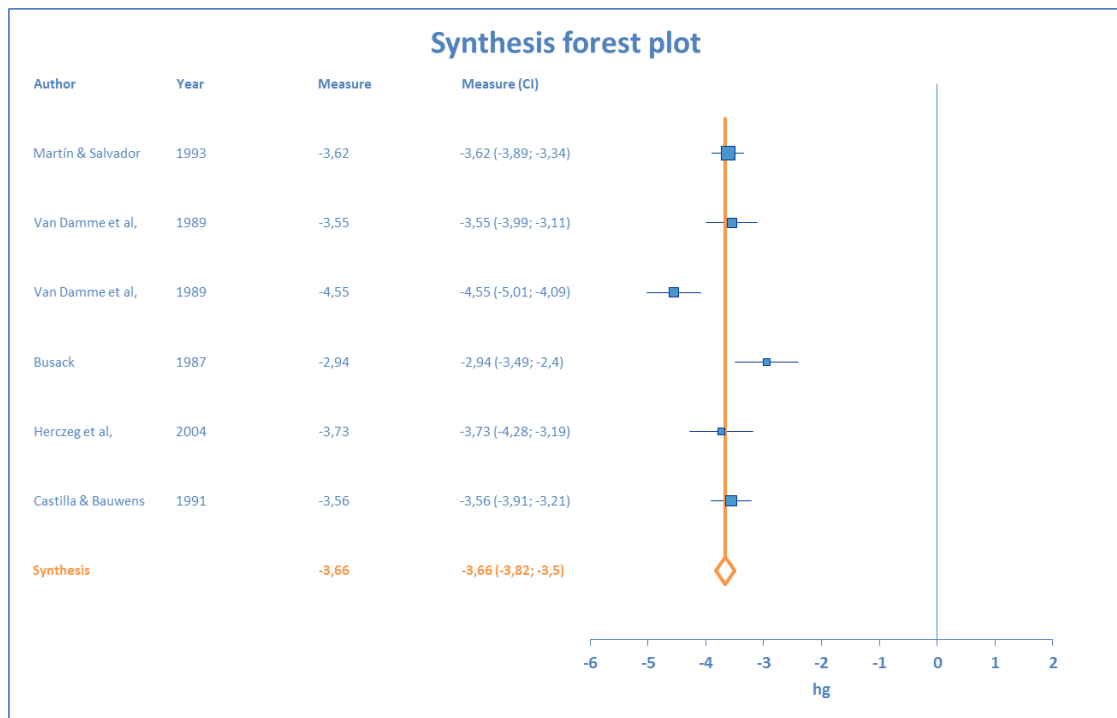


Fig. 18 Forest plot del subgrupo de “lacértidos medianos y pequeños”, dentro de “primavera-otoño”.

Como la heterogeneidad es significativa, volvemos a segmentar. En este caso, el mejor predictor ha sido “hábitat de muestreo” ($SS_E=16,36$; $\text{Logworth}=0,98$), que nos forma dos subgrupos:

- a. **Matorral:** este grupo queda directamente con una única población: *Podarcis tiliguerta*, muestreada en primavera en Haut Ascó (Córcega) a una altitud de 1800 m.s.n.m. (Van Damme, et al., 1990). Esta población presentó una temperatura corporal media de 30,81°C y una temperatura ambiental media de 15,06°C (ver la base de datos global que se adjunta en la versión digital para más detalles de los datos de los estudio), con un tamaño del efecto medio de -4,69.
- b. **Otros hábitats:** en este conjunto se incluyen cinco poblaciones, que se muestrearon en diferentes hábitats (roca, mixto y hierba). Sigue siendo un grupo significativamente heterogéneo en cuanto a los tamaños del efecto ($Q=21,28$; $p\text{-valor}=0,00028$; $I^2=81,20\%$). En este caso, seguir segmentando no tiene sentido porque nos surgen factores de confusión. Por lo tanto, se ha optado por sacar a la población de *Atlantolacerta andreanzyi* ($H_g=-2,94$; $N=110$), que es la de menor tamaño muestral y tamaño del efecto, para quedarnos con el resto de poblaciones en un grupo homogéneo.

Así, nos quedamos con un subgrupo homogéneo ($Q=0,34$; $p\text{-valor}=0,95$; $I^2=0,0\%$), que comprende a las siguientes poblaciones:

- *Iberolacerta cyreni* de la Sierra de Guadarrama a 1900 m.s.n.m. (Martín & Salvador, 1993), muestreada en primavera: temperatura corporal media de 29,42°C y temperatura ambiental media de 18,32°C. Tamaño del efecto medio de -3,62 ($N=536$).
- *Podarcis hispanica atrata* de las Islas Columbretes, al nivel del mar (Castilla & Bauwens, 1991), muestreada en otoño: temperatura corporal media de 34,11°C y temperatura ambiental media de 23,54°C. Tamaño del efecto medio de -3,56 ($N=326$).
- *Podarcis tiliguerta* de Calvi, Córcega, al nivel del mar (Van Damme, et al., 1990), muestreada en primavera: temperatura corporal media de 34,02°C y temperatura ambiental media de 23,58°C. Tamaño del efecto medio de -3,55 ($N=204$).

- *Zootoca vivipara* de Oulanka, Finlandia (Herczeg et al., 2004), muestreada en primavera: temperatura corporal media de 31,45°C y temperatura ambiental media de 17,75°C. Tamaño del efecto medio de -3,73 (N=146).

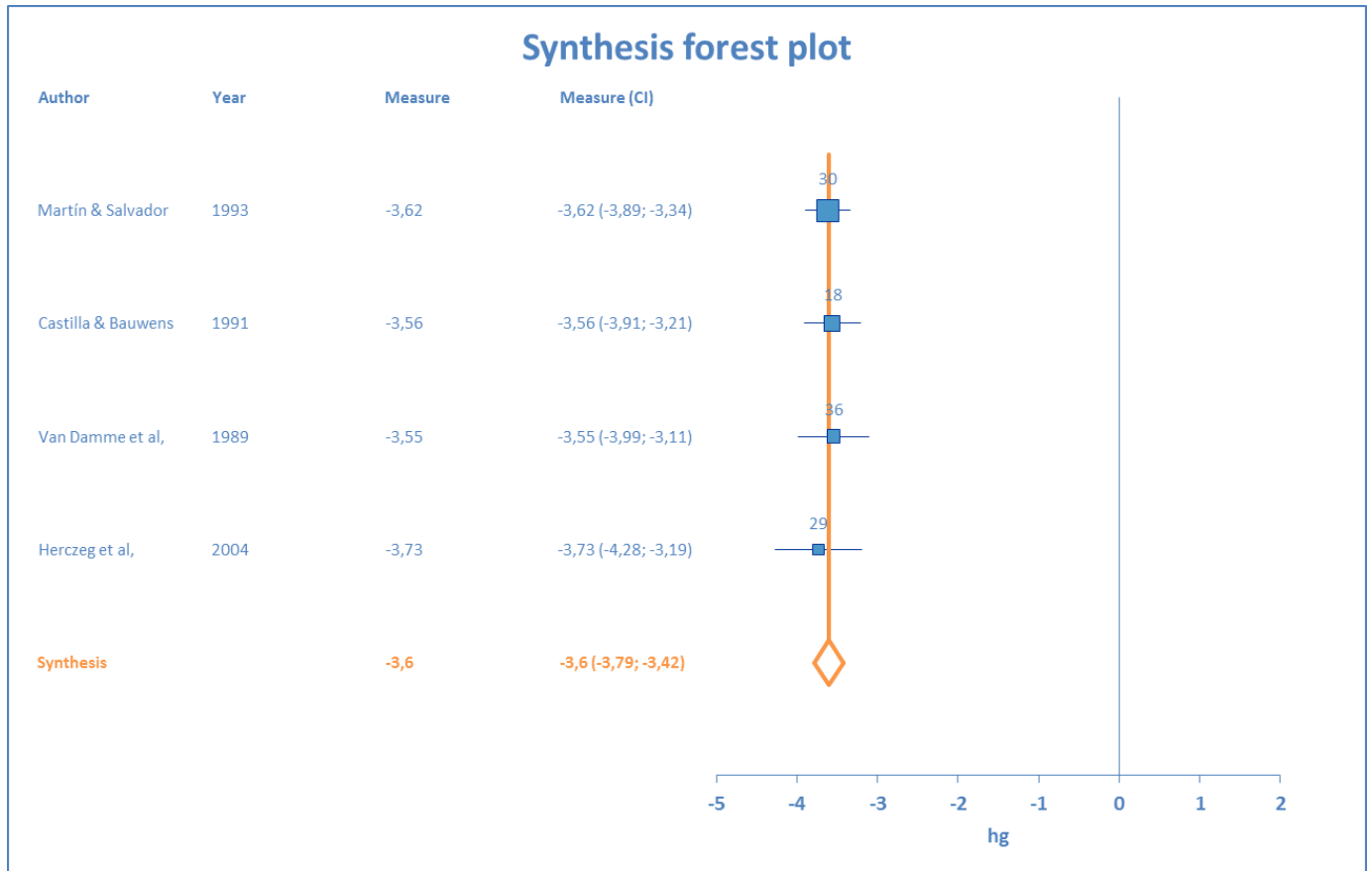
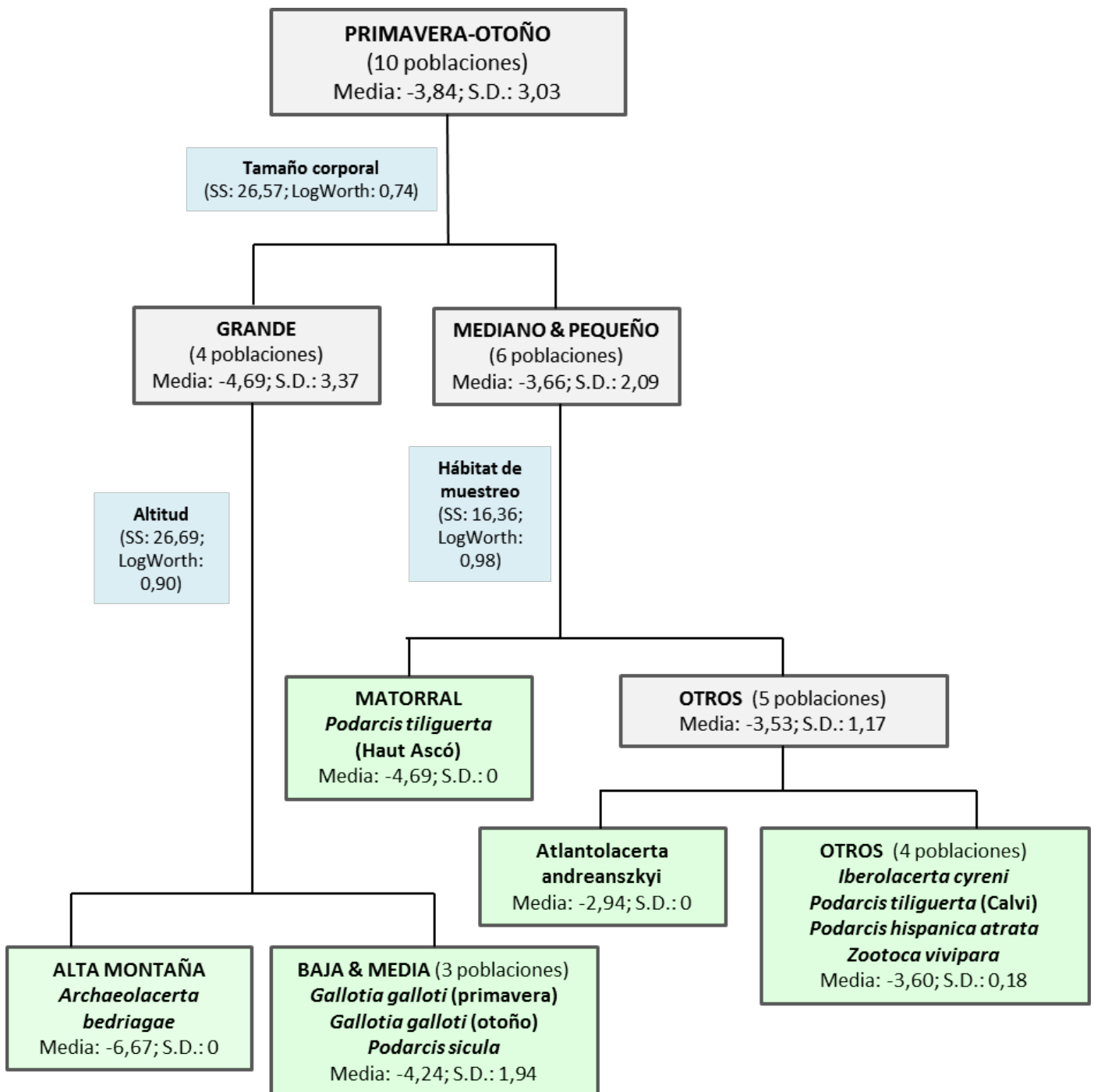


Fig.19 Forest plot del grupo homogéneo formado al sacar a *Atlantolacerta* de las de “otros hábitats”, dentro de “lacértidos medianos y pequeños”, en “primavera-otoño”.

En el *forest plot* se observa la homogeneidad de los tamaños del efecto en este grupo. El tamaño del efecto integrado es de -3,60 (N=1212), ver Fig.19.

En la siguiente página se muestra el árbol de segmentación de esta parte de los tamaños del efecto, el subconjunto “primavera-otoño”.

SEGMENTACIÓN DEL GRUPO PRIMAVERA-OTOÑO



Verano

Las 11 poblaciones de lacértidos estudiadas en verano muestran menor diferencia entre las temperaturas corporales y las del ambiente (tamaño del efecto menor) que las de “primavera-otoño”.

Como se puede observar en los diferentes tamaños del efecto, el grupo de “verano” es significativamente heterogéneo para el modelo de efectos fijos ($Q=245,47$; $p\text{-valor}<0,00001$). Además, el índice I^2 es del 96,74%, por lo que la mayor parte de la variabilidad vendría explicada por los estudios. Así, después de estudiar los gráficos de heterogeneidad, seguiremos segmentando este grupo en otros para intentar explicar esa variabilidad mediante los mejores predictores en cada caso.

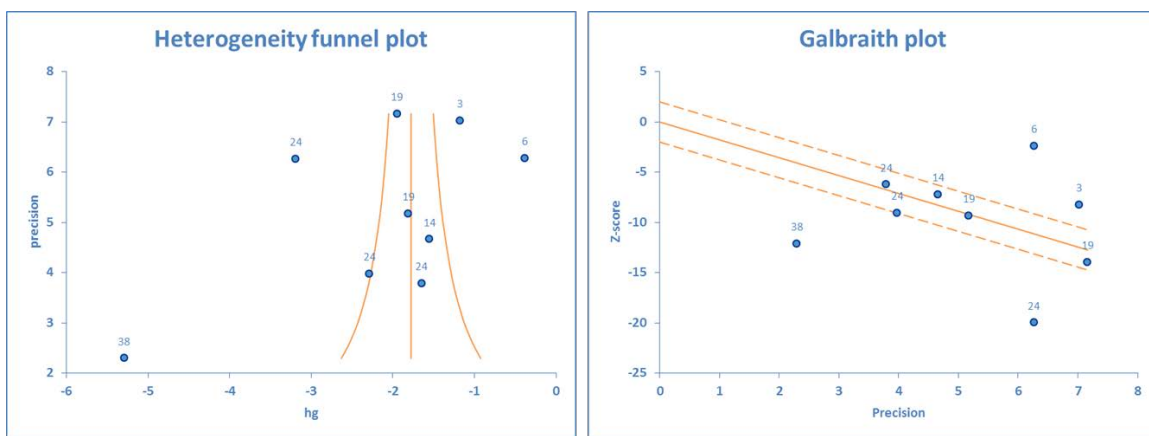


Fig. 20 *Funnel plot* y *Galbraith plot* del grupo de verano para las diferencias de medias

Tanto en el *funnel plot* como en el *Galbraith plot* podemos observar la gran heterogeneidad que presenta este grupo, ya que todas las poblaciones aparecen muy alejadas entre sí. En el gráfico de embudo se observa como el estudio de la población nº 38 (*Iberolacerta bonnali*, Martínez-Rica, 1977) tiene una precisión muy pobre, y un tamaño del efecto muy grande (Fig. 20).

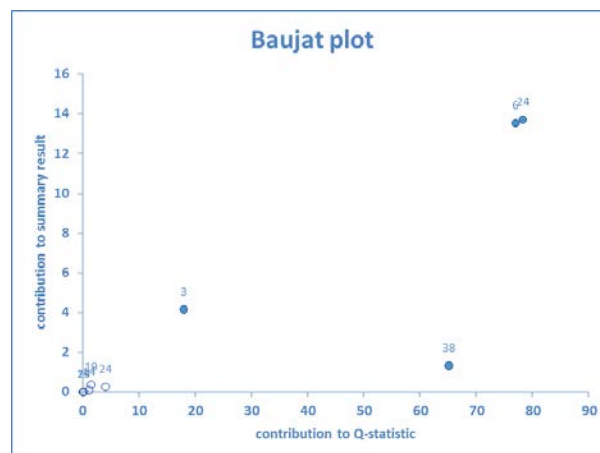


Fig. 21 *Baujat plot* del grupo de verano.

Así, en un primer paso, comenzamos segmentando por el tamaño corporal ($SS_E=148,21$; $\text{Logworth}= 1,42$), y se nos forman tres grupos:

- 1) **Lacértidos pequeños:** este subconjunto está formado por cuatro poblaciones (ver Tabla 4), y sigue siendo heterogéneo ($Q=61,73$; $p\text{-valor}<0,00001$; $I^2=95,14\%$).

autores	poblaciones	N	hg	ci-	ci+
Huyghe et al,	Podarcis melisellensis (blanco)	359	-3,19023	-3,50306	-2,87741
Huyghe et al,	Podarcis melisellensis (amarillo)	78	-1,64818	-2,16547	-1,1309
Huyghe et al,	Podarcis melisellensis (naranja)	106	-2,28719	-2,78056	-1,79383
Martínez-Rica	Iberolacerta bonnali	98	-5,29314	-6,14694	-4,43934

Tabla 4 Poblaciones que forman el grupo de “lacértidos pequeños” dentro del grupo de los que se han muestreado en verano.

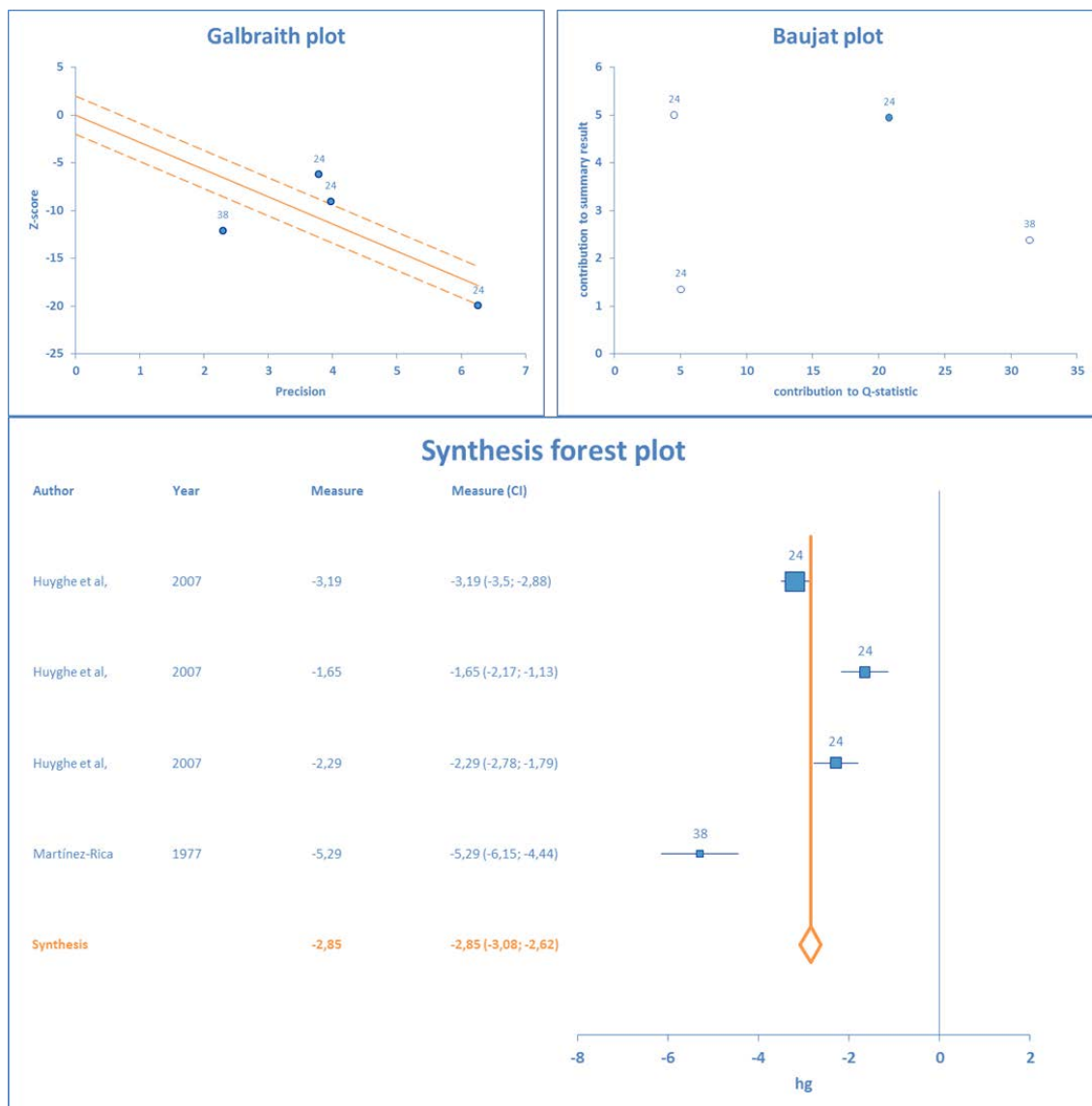


Fig. 22 En los gráficos se observa que la heterogeneidad del grupo “pequeños” de verano está muy influenciada por la población nº 38, que se corresponde con el trabajo de Martínez-Rica en 1977 con *Iberolacerta bonnali*.

Se ha observado que la población de *Iberolacerta bonnali* (Martínez-Rica, 1977), que es la nº 38, presenta un tamaño del efecto muy diferente al resto, y que influye mucho en la heterogeneidad del grupo (ver Fig. 22). Por lo tanto, como ya no se podía segmentar más debido a factores de confusión, se eliminó esta población del grupo. Sin embargo, el nuevo grupo, que sólo incluye a los tres morfotipos de *Podarcis melisellensis* (blanco, amarillo y naranja, ver Huyghe, Vanhooydonk, Herrel, Tadic, & Van Damme, 2007), sigue siendo muy heterogéneo ($Q=27,92$; $p\text{-valor}<0,00001$; $I^2=92,84\%$). Es posible que la explicación para la persistencia de heterogeneidad sea la no independencia de las poblaciones incluidas, pues se parte de la base de que las publicaciones analizadas son independientes. De cualquier manera, el grupo quedará como terminal por no poder dividirlo más, por lo que integraremos los tamaños del efecto utilizando el modelo de efectos aleatorios (ver Fig. 23).

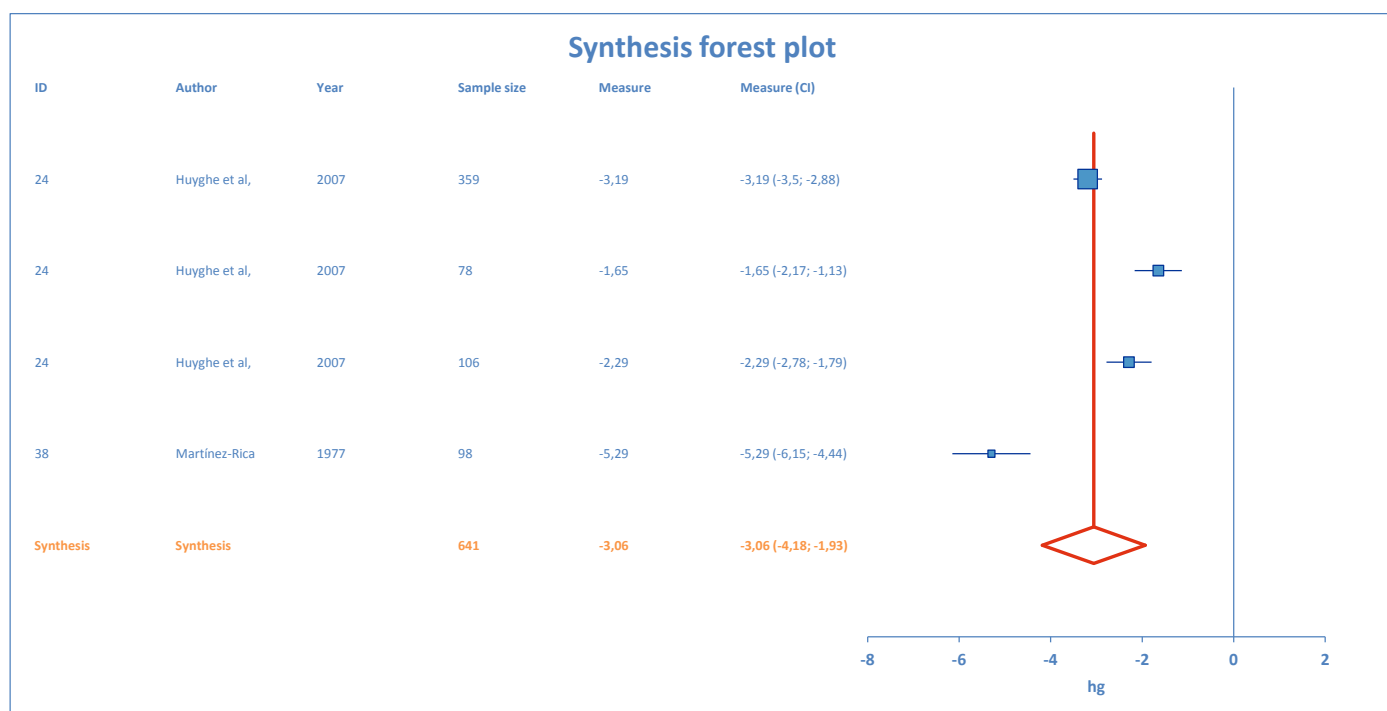


Fig. 23 *Forest plot* de los tamaños del efecto para el modelo de efectos aleatorios en el grupo "lacértidos pequeños" de las poblaciones que se han muestreado en verano.

- 2) **Lacértidos medianos y grandes:** este subconjunto está formado por siete poblaciones, y sigue presentando una heterogeneidad altamente significativa ($Q=97,50$; $p\text{-valor}<0,00001$; $I^2=93,85\%$). Las poblaciones que lo componen son:
- *Podarcis muralis* de Asturias, a 400 m.s.n.m. (Braña, 1991).

- *Podarcis muralis* de la Sierra de Guadarrama, a 1600 m.s.n.m. (Martín-Vallejo, 1990).
- *Podarcis pityusensis* de Ibiza, a <200 m.s.n.m. (Pérez-Mellado & Salvador, 1981).
- *Psammodromus algirus* de Madrid, a 690 m.s.n.m. (Carrascal & Díaz, 1989).
- *Acanthodactylus erythrurus* en Alicante, a <20 m.s.n.m. (Seva, 1982).
- *Acanthodactylus boskianus* en Egipto en dunas, a 15 m.s.n.m. (Darwish-Mahmoud, 2003).
- *Acanthodactylus boskianus* en Egipto en rocas, a 15 m.s.n.m. (Darwish-Mahmoud, 2003).

Debido a la heterogeneidad, volvemos a segmentar el grupo, esta vez por el factor “**altitud**” ($SS_E=35,00$; $\text{Logworth}=0,51$), formándose tres nuevos grupos:

- a) **Altitud baja:** este grupo queda con cuatro poblaciones: *Podarcis pityusensis* de Ibiza (Pérez-Mellado & Salvador, 1981), *Acanthodactylus erythrurus* en Alicante (Seva, 1982), *Acanthodactylus boskianus* en Egipto en dunas, (Darwish-Mahmoud, 2003), y *Acanthodactylus boskianus* en Egipto en rocas (Darwish-Mahmoud, 2003). Sigue siendo heterogéneo ($Q=58,65$; $p\text{-valor}<0,00001$; $I^2=94,88\%$), pero no hay forma de volver a segmentarlo sin que nos aparezcan factores de confusión. Por tanto, lo consideramos con el modelo de efectos aleatorios para poder integrar los tamaños del efecto, quedando un tamaño del efecto medio de $-1,21$ ($N=620$; ver Fig. 24).
- b) **Altitud media:** este grupo es homogéneo ($Q=2,13$; $p\text{-valor}=0,14$; $I^2=53,07\%$), e incluye a las poblaciones de *Podarcis muralis* de Asturias (Braña, 1991) y *Psammodromus algirus* de Madrid (Carrascal & Díaz, 1989), con un tamaño del efecto medio de $-1,29$ ($N=346$; $SD=1,46$).
- c) **Altitud elevada:** este grupo queda con una única población, la de *Podarcis muralis* de la Sierra de Guadarrama, a 1600 m.s.n.m. (Martín-Vallejo, 1990), con un tamaño del efecto de $-0,38$ ($N=177$).

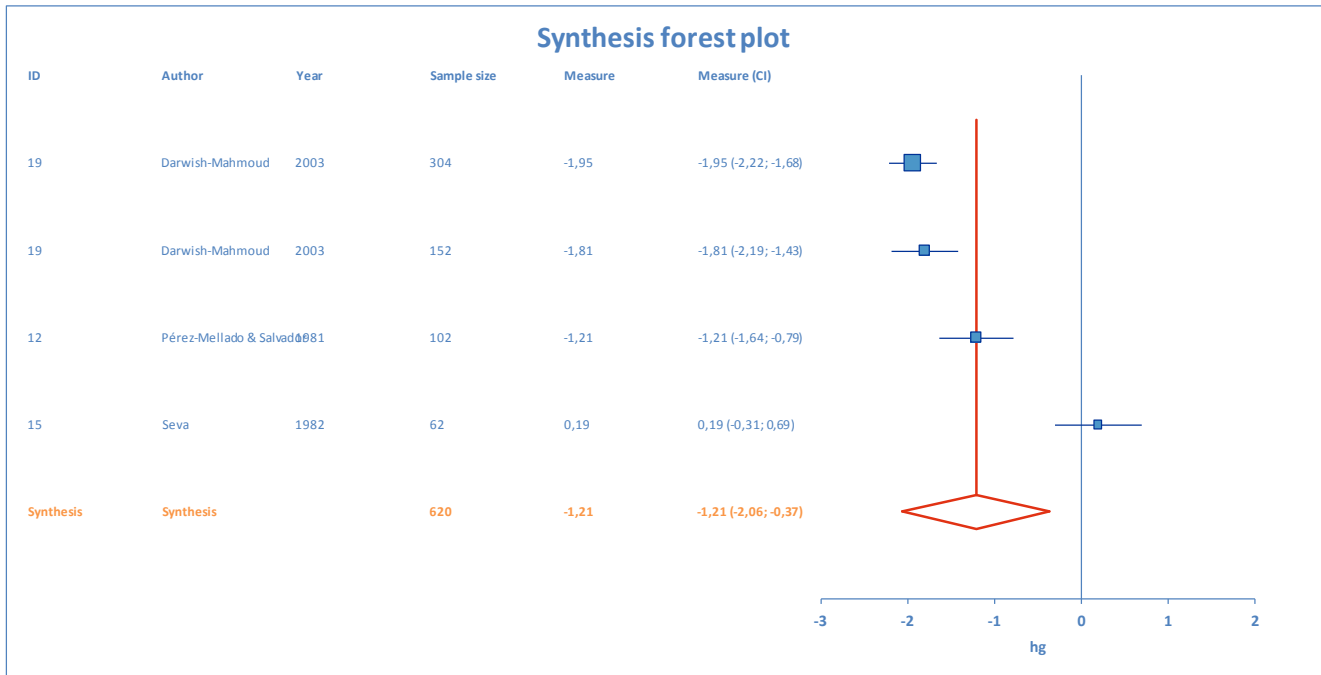
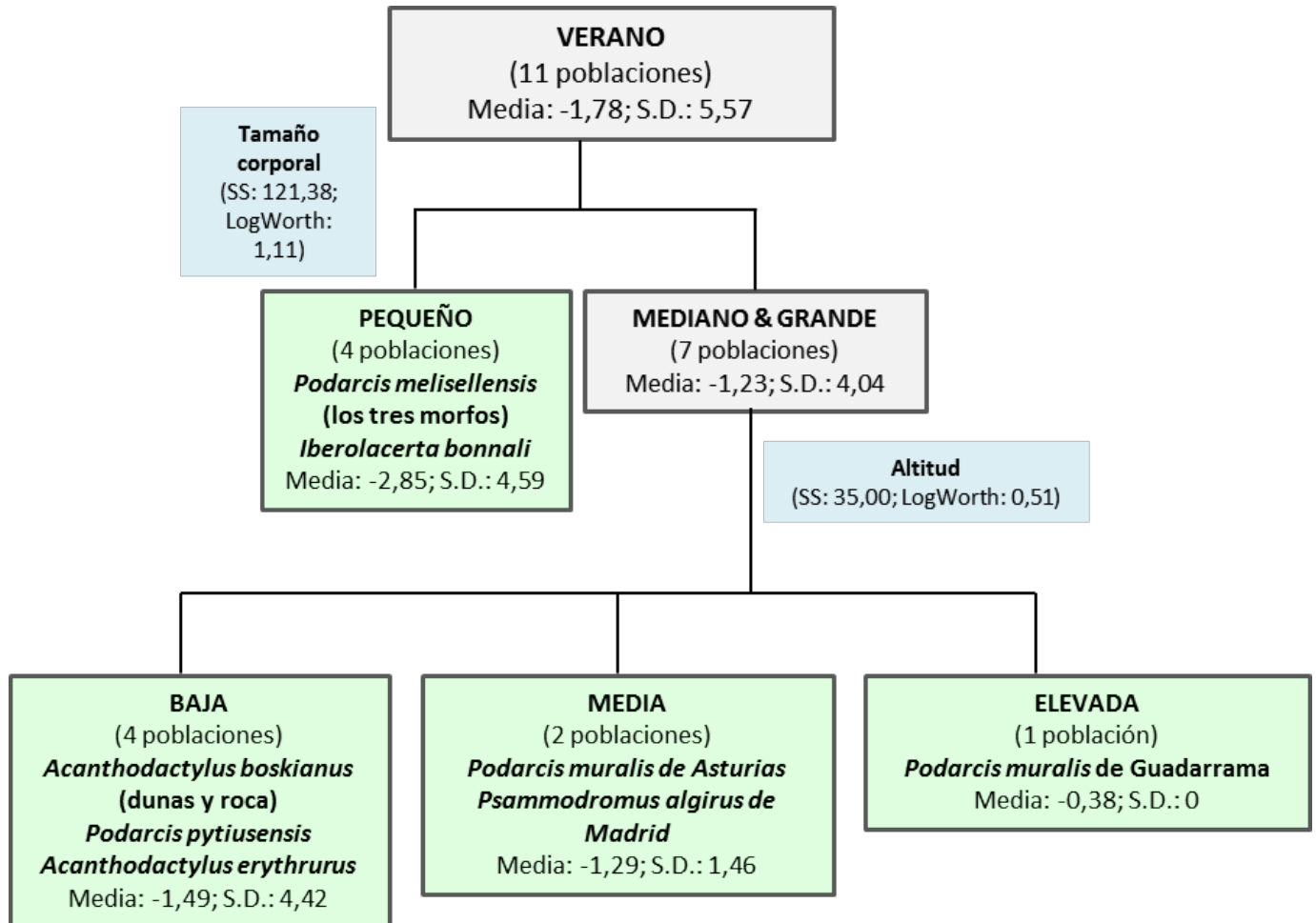


Fig. 24 Forest plot del tamaño del efecto medio para el modelo de efectos aleatorios, para el grupo de "baja altitud", dentro de "lacértidos medianos y grandes", en las poblaciones muestreadas durante el verano.

En la siguiente página se muestra el árbol de segmentación de esta parte de los tamaños del efecto, el subconjunto "verano".

SEGMENTACIÓN DEL GRUPO DE VERANO



Todo el año

Las 16 poblaciones de lacértidos que se han estudiado a lo largo de todo el año muestran valores intermedios del tamaño del efecto, en comparación con “primavera-otoño” y con “verano. Sin embargo, el grupo sigue siendo altamente heterogéneo en sus tamaños del efecto para el modelo de efectos fijos ($Q=147,14$; $p\text{-valor}<0,00001$). Además, el índice I^2 es del 89,81%, por lo que la mayor parte de la variabilidad se puede atribuir a los propios estudios incluidos en el grupo. Por lo tanto, después de explorar los gráficos de heterogeneidad, tendremos que seguir segmentando en otros subconjuntos para descomponer esa variabilidad según los mejores predictores, de entre los factores considerados.

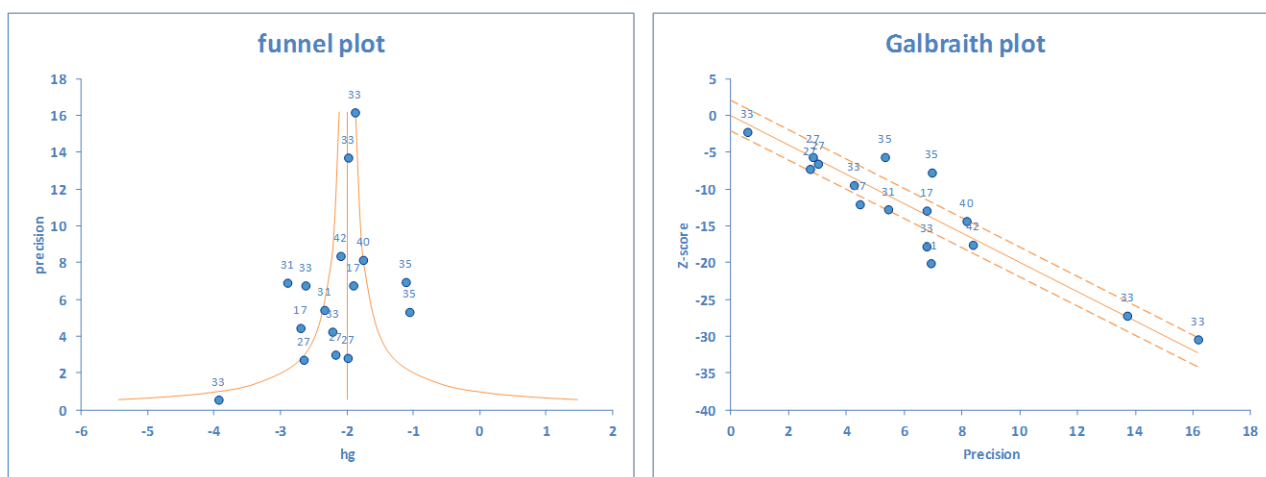


Fig. 25 *Funnel plot* y *Galbraith plot* de los tamaños del efecto de las poblaciones muestreadas durante todo el periodo de actividad anual de los individuos.

En el *funnel plot* vemos la heterogeneidad que existe en el grupo, pero que se distribuye aproximadamente de forma simétrica, aunque en este caso el sesgo de publicación no nos preocupe, como se ha dicho anteriormente. Destacaríamos la población de *Nucras intertexta* (Huey & Pianka, 1977), la nº33 de abajo a la izquierda, como *outlier* por su baja precisión y su también bajo tamaño del efecto (ver *funnel plot* en Fig. 25). En el diagrama de Galbraith observamos resultados similares a los del *funnel plot* (Fig. 25).

En el *Baujat plot* se observa como las poblaciones nº 31 (Verwaijen & Van Damme, 2007) y nº 35 (Maragou, Valakos, & Chondropoulos, 1997) tienen una gran influencia en el tamaño del efecto global y en la heterogeneidad del conjunto.

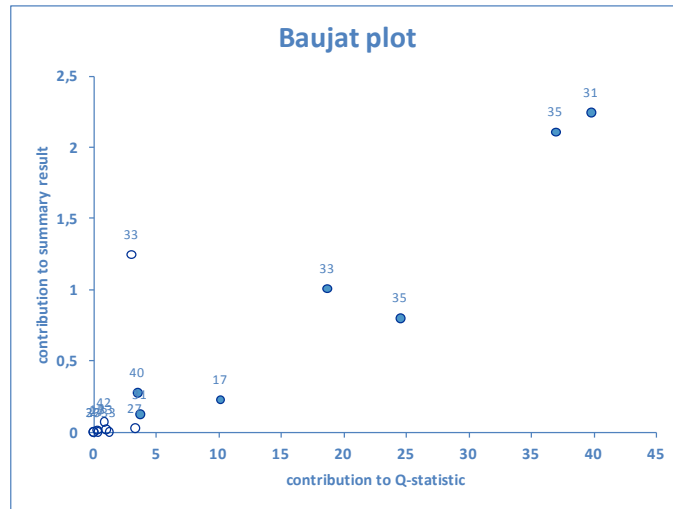


Fig. 26 Baujat plot de los tamaños del efecto de las diferencias de medias para las muestras tomadas durante todo el año.

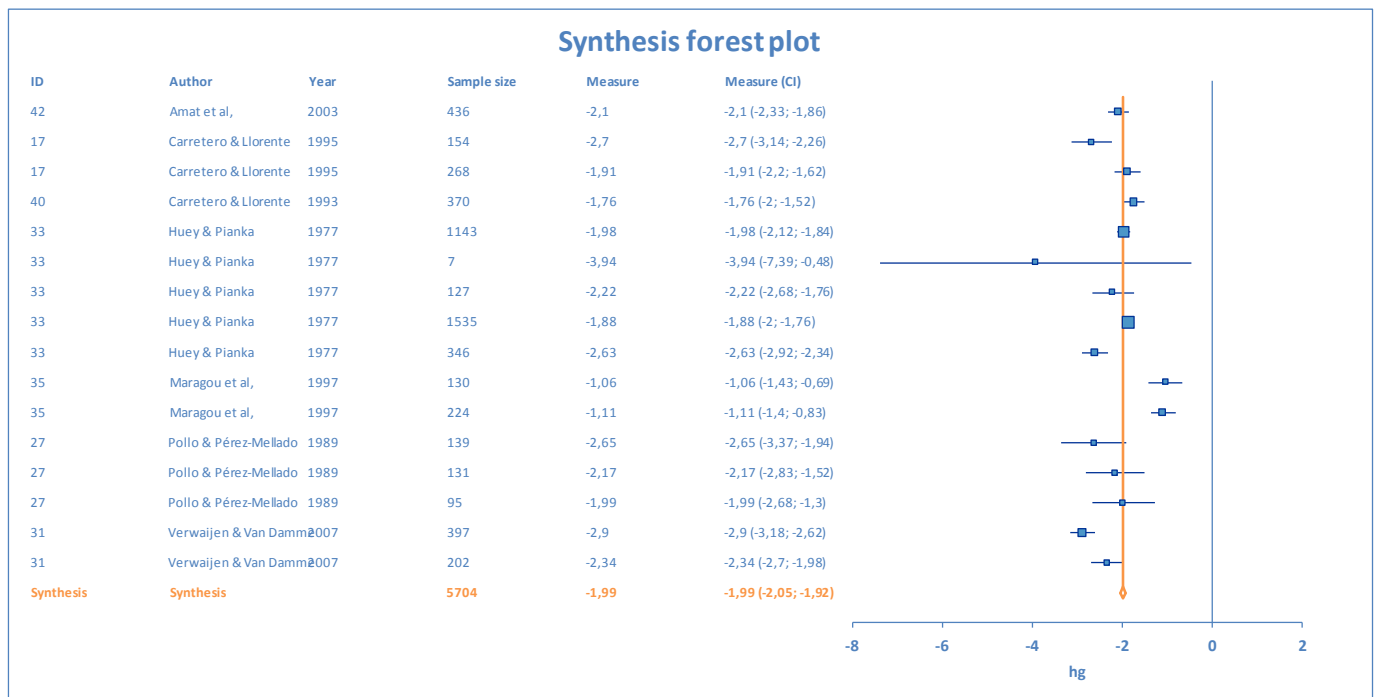


Fig. 27 Forest plot de los tamaños del efecto de las diferencias de medias entre T_b y T_a para las poblaciones de lacértidos muestreadas a lo largo de todo el periodo de actividad anual.

En el forest plot se aprecia de nuevo la gran heterogeneidad que presentan los tamaños del efecto para las 16 poblaciones del grupo “todo el año”.

En primer lugar, se ha segmentado el grupo por el mejor predictor, que es el factor “hábitat de muestreo” ($SS_E=67,44$; $\text{Logworth}=1,43$), formándose dos grupos:

- 1) **Roca**: este subconjunto está formado por dos poblaciones y es homogéneo ($Q=0,05$; $p\text{-valor}=0,82$; $I^2=0\%$), y tiene un tamaño del efecto medio de $-1,09$, con desviación típica de $0,23$. Incluye a las poblaciones de *Hellenolacerta graeca* y *Podarcis*

peloponnesiaca muestreadas en Stymphalia, en el Peloponeso, Grecia (Maragou, et al., 1997).

2) **Resto de hábitats:** este subconjunto está formado por 14 poblaciones, y sigue teniendo una heterogeneidad significativa ($Q=80,00$; $p\text{-valor}<0,00001$; $I^2=83,75\%$). Por lo tanto, volvemos a segmentar. En este caso, el mejor predictor ha sido "género" ($SS_E=46,87$; $\text{Logworth}= 1,08$), que nos forma dos subgrupos:

a. "**Heliobolus y Acanthodactylus**": este grupo es homogéneo ($Q=0,79$; $p\text{-valor}=0,67$; $I^2=0\%$) y engloba a tres poblaciones, pertenecientes a dos géneros: *Heliobolus lugubris*, *Acanthodactylus boskianus* y *A.erythrurus* (Pollo-Mateos & Pérez-Mellado, 1989; Verwajen & Van Damme, 2007). El tamaño del efecto medio es de $-2,82$ ($N=690$; $SD=0,63$, ver Fig. 28).

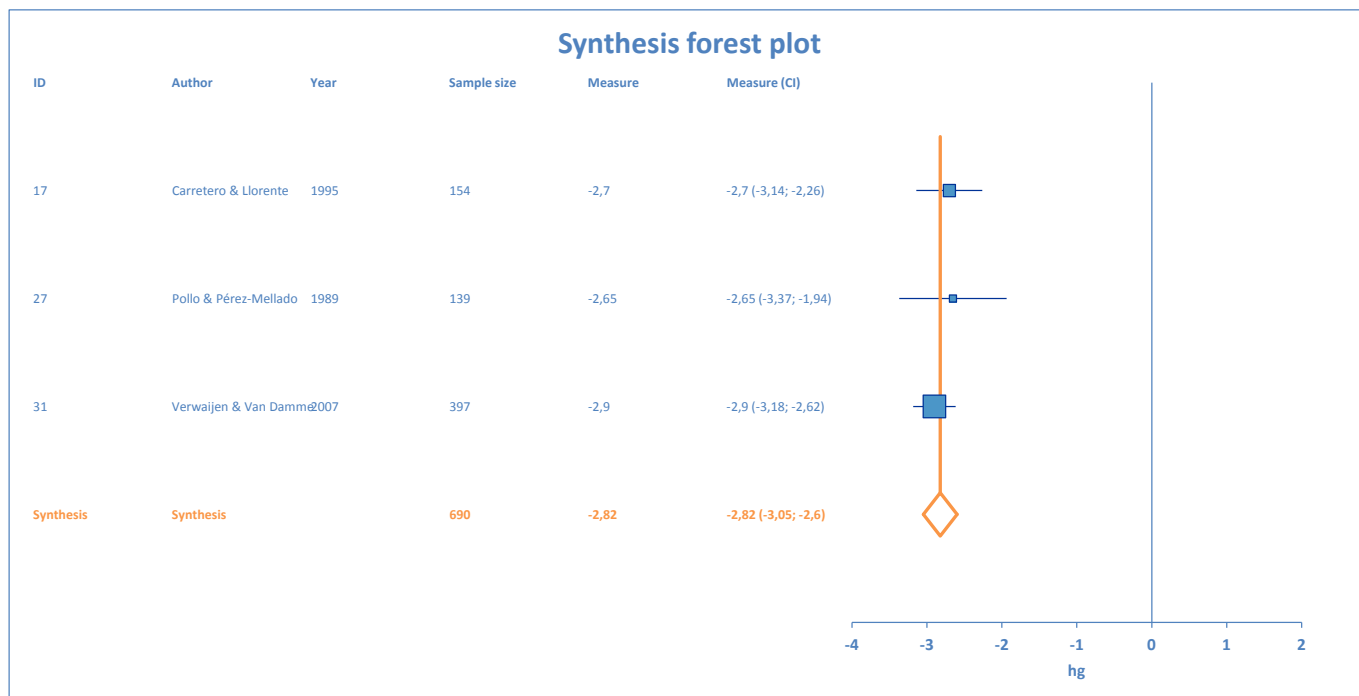


Fig. 28 Forest plot del grupo "Acanthodactylus-Heliobolus", dentro de "resto de hábitats", dentro de "todo el año"

b. **Otros géneros:** en este conjunto se incluyen 11 poblaciones, pertenecientes a los géneros *Ichnotropis*, *Nucras*, *Lacerta*, *Pedioplanis*, *Meroles* y *Psammmodromus*. Sigue siendo un grupo significativamente heterogéneo en cuanto a los tamaños del efecto ($Q=32,53$; $p\text{-valor}=0,00033$; $I^2=69,26\%$), por lo que seguimos segmentando. En este caso, el mejor predictor es el factor "altitud" ($SS_E=4,17$; $\text{Logworth}= 0,30$), y se no forman los siguientes grupos:

i. **Baja altitud:** es un grupo homogéneo, formado por dos poblaciones: *Psammmodromus hispanicus* de Barcelona (Carretero & Llorente, 1993) y

Psammodromus algirus del Tarragona (Carretero & Llorente, 1995). El tamaño medio del efecto es de -1,82 (SD=0,77).

ii. **Altitud media y elevada:** este grupo incluye 9 poblaciones y es heterogéneo (Q=27,80; p-valor=0,00051; I²=71,23%). A continuación segmentaremos por el factor “latitud” (SS_E=0,46; Logworth= 0,11), obteniendo otros dos subgrupos:

1. **Latitud norte:** es un grupo homogéneo (Q=0,14; p-valor=0,93; I²=0,0%), y está formado por tres poblaciones (ver Tabla 5). En el *forest plot* podemos ver la homogeneidad de los tamaños del efecto, con una media integrada de -2,1 (N=662; ver Fig. 29).

autores	poblaciones	N	hg	ci-	ci+
Amat et al,	Lacerta agilis	436	2,097035	-2,33111	-1,86296
Pollo & Pérez-Mellado	Psammodromus algirus	131	-2,17409	-2,82513	-1,52305
Pollo & Pérez-Mellado	Psammodromus hispanicus	95	-1,98901	-2,68068	-1,29735
		N	hg	ci-	ci+
Synthesis		662	-2,0951	-2,30498	-1,88521

Tabla 5 Poblaciones que conforman el grupo homogéneo “latitud norte” dentro de “altitud media y elevada”, dentro de “otros géneros”, y dentro de “todo el año”.

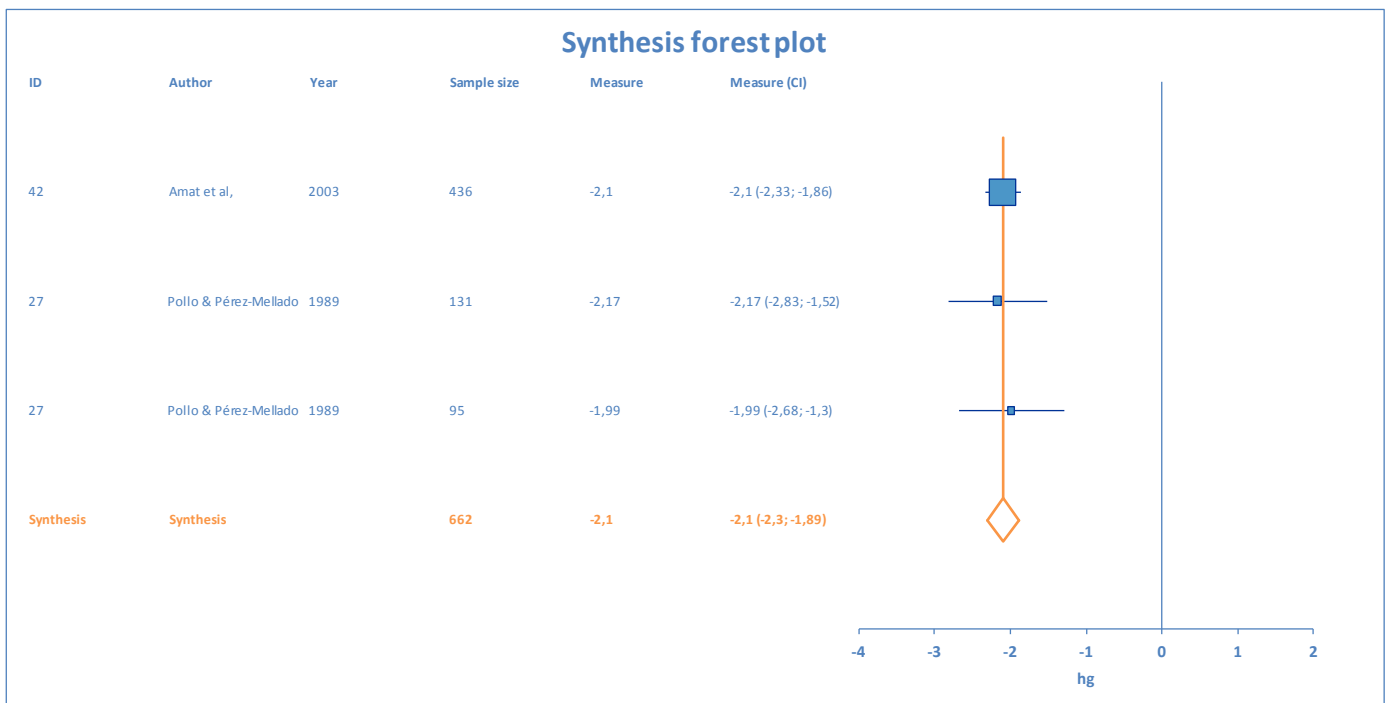


Fig. 29 Forest plot para “latitud norte” dentro de “altitud media y elevada”, dentro de “otros géneros”, y dentro de “todo el año”.

1. **Latitud sur:** es un grupo heterogéneo ($Q=27,19$; $p\text{-valor}<0,00001$; $I^2=81,61\%$), y está formado por seis poblaciones (ver Tabla 6)

autores	poblaciones	N	hg	ci-	ci+
Huey & Pianka	Meroles suborbitalis	1143	-1,98162	-2,12451	-1,83873
Huey & Pianka	Nucras intertexta	7	-3,93586	-7,39482	-0,4769
Huey & Pianka	Nucras tessellata	127	-2,22071	-2,68118	-1,76023
Huey & Pianka	Pedioplanis lineocellata	1535	-1,87975	-2,00094	-1,75855
Huey & Pianka	Pedioplanis namaquensis	346	-2,62587	-2,91545	-2,33629
Verwajen & Van Damme	Ichnotropis squamulosa	202	-2,34111	-2,70143	-1,98079
		N	hg	ci-	ci+
Synthesis		3360	-2,01559	-2,09966	-1,93152

Tabla 6 Poblaciones que conforman el subgrupo de "latitud sur" dentro de "altitud media y elevada", dentro de "otros géneros", y dentro de "todo el año".

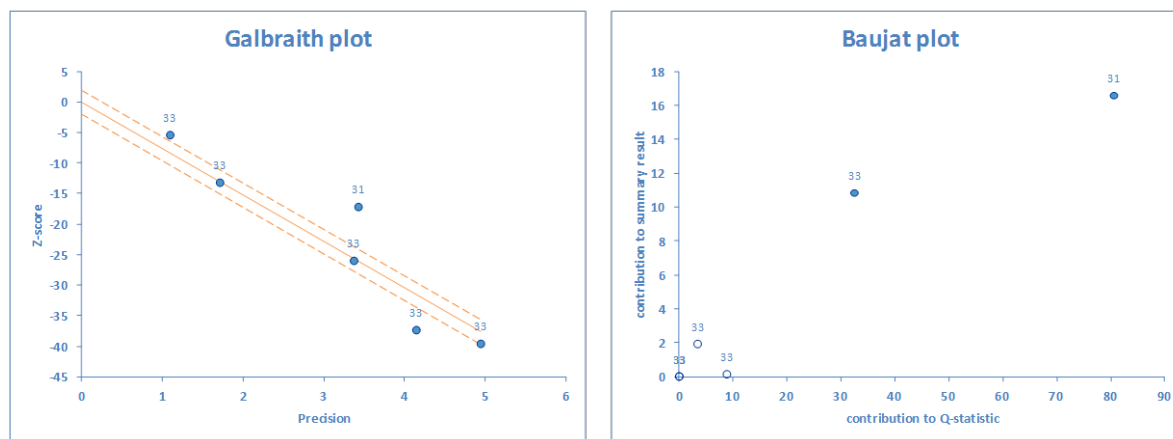


Fig. 30 Galbraith plot y Baujat plot del subgrupo de "latitud sur" dentro de "altitud media y elevada", dentro de "otros géneros", y dentro de "todo el año".

Inspeccionando los gráficos de heterogeneidad, se puede ver que la población de *Ichnotropis squamulosa* (Verwajen & Van Damme, 2007) es la que más influye en el tamaño del efecto final, y que la población de *Nucras intertexta* (Huey & Pianka, 1977), de tamaño muestral escasísimo ($N=7$), es la que más efecto tiene en la heterogeneidad del conjunto (ver Fig. 30). Sin embargo, eliminando la población de *Nucras intertexta* sigue habiendo heterogeneidad ($Q=26,00$; $p\text{-valor}=0,00003$; $I^2=84,62\%$). Por eso, finalmente se ha optado por calcular los efectos integrados mediante un modelo de efectos aleatorios. Así, la media integrada sería de $-2,19$ ($N=3360$), ver *forest plot* en la Fig. 31.

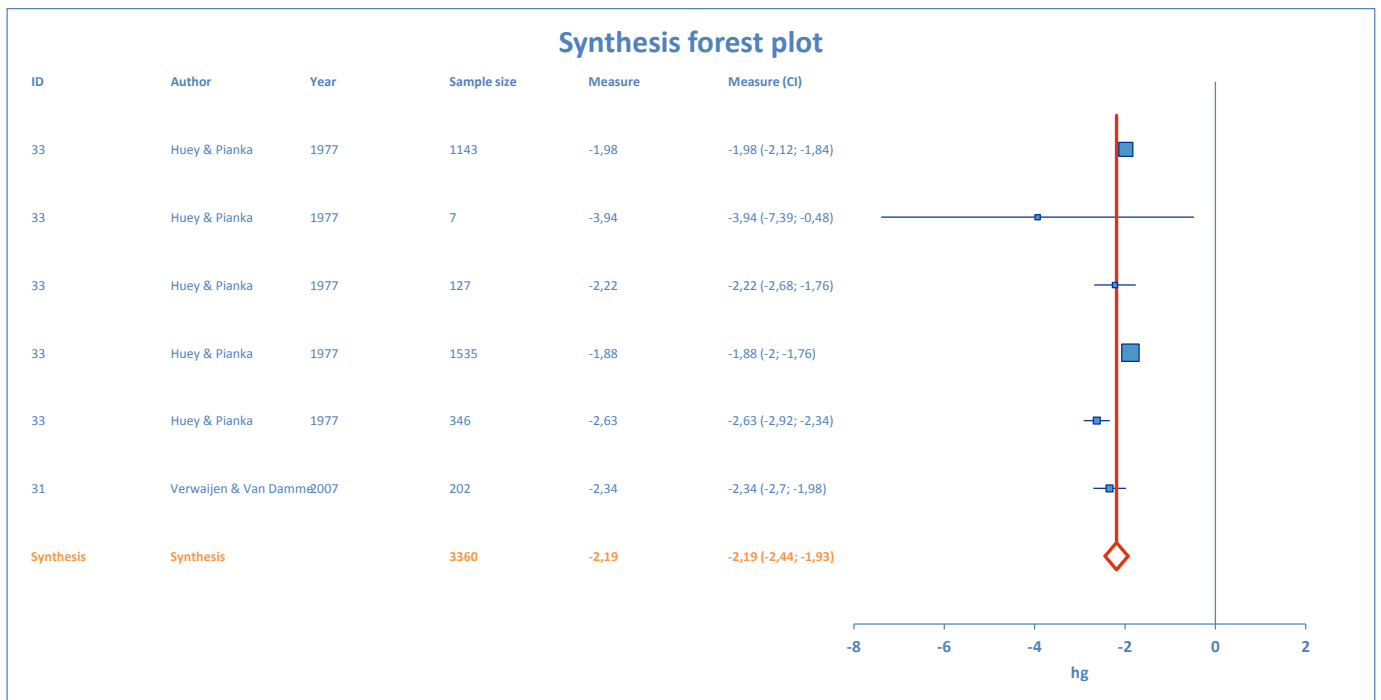
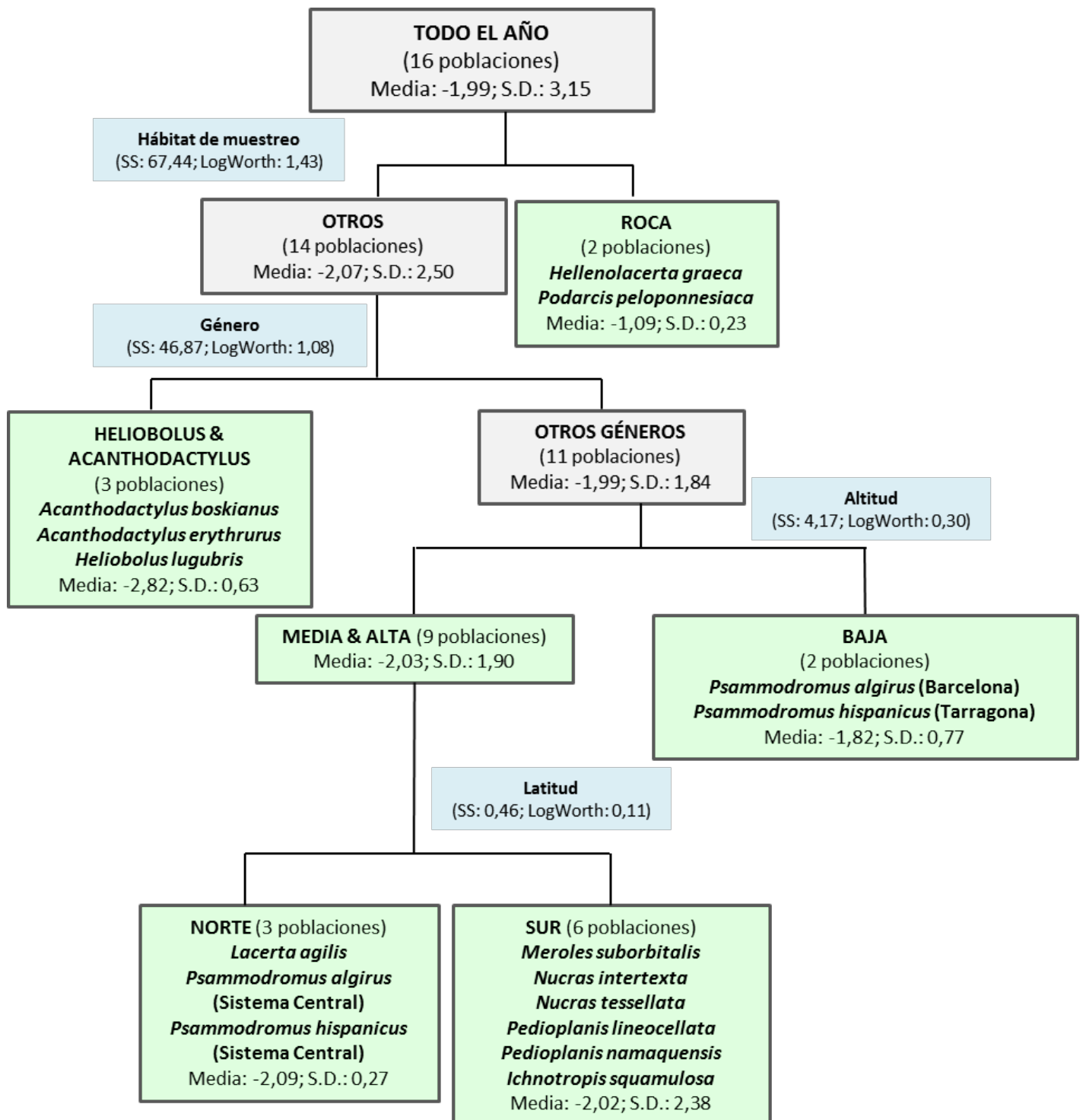


Fig. 31 Forest plot para el modelo de efectos aleatorios del subgrupo de "latitud sur" dentro de "altitud media y elevada", dentro de "otros géneros", y dentro de "todo el año".

En la siguiente página aparece representada la parte del diagrama de segmentación que corresponde al grupo "todo el año".

SEGMENTACIÓN DEL GRUPO DE TODO EL AÑO



4.2. CORRELACIONES ENTRE LA TEMPERATURA CORPORAL Y LA DEL AIRE

4.2.1. ESTUDIO DE LA HETEROGENEIDAD

La heterogeneidad general de la muestra del tamaño del efecto de las 30 poblaciones en las que se ha estudiado la correlación entre T_b y T_a es altamente significativa para el modelo de efectos fijos ($Q=485,54$; $p\text{-valor}<0,00001$). Con un I^2 de 96,82 %, que indica que este porcentaje de la variabilidad estaría explicado por los estudios incluidos en la muestra más que por el azar. Consecuentemente, iremos segmentando esa variabilidad por los predictores que mejor la expliquen (ver siguiente apartado).

En el gráfico radial o *Galbraith plot*, que representa los valores de las puntuaciones Z frente al inverso de sus errores estándar ($1/SE$, que estima la precisión del tamaño del efecto), vemos como la muestra global tiene una gran heterogeneidad, con un gran número de poblaciones que toman tamaños del efecto muy diferentes entre sí (ver Fig. 32). También se aprecia que no hay una gran precisión para el conjunto global de tamaños del efecto, pues es de esperar que si todos los tamaños del efecto fuesen estimaciones de un mismo parámetro real, los puntos se mantuvieran dentro de la banda.

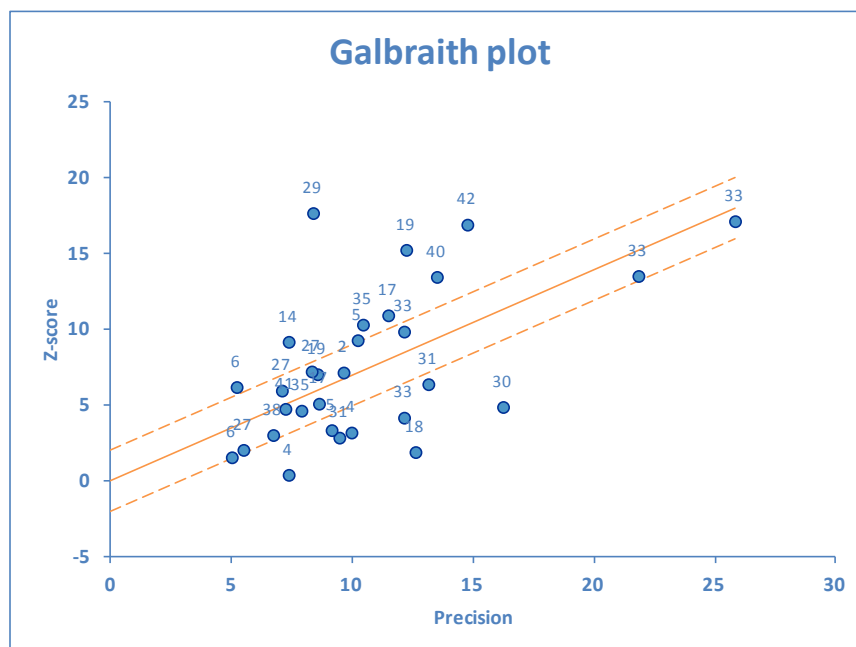


Fig. 32 Gráfico radial o Galbraith Plot, en el que se aprecia la gran heterogeneidad de los tamaños del efecto.

En el *Baujat plot* se observan algunas poblaciones que influyen mucho en el tamaño del efecto global, pero que no tienen una gran influencia en la heterogeneidad total, como la de *Iberolacerta cyreni* (nº 30, Martín & Salvador, 1993) y la de *Lacerta agilis* (nº 42, Amat, Llorente, & Carretero, 2003). A su vez, una población que influye enormemente en la heterogeneidad de la muestra, aunque también tiene influencia sobre el tamaño del efecto global, la de *Zootoca vivipara* (nº 29, Herczeg, et al., 2004), probablemente porque habita en un ambiente muy extremo, en las inmediaciones del Círculo Polar Ártico.

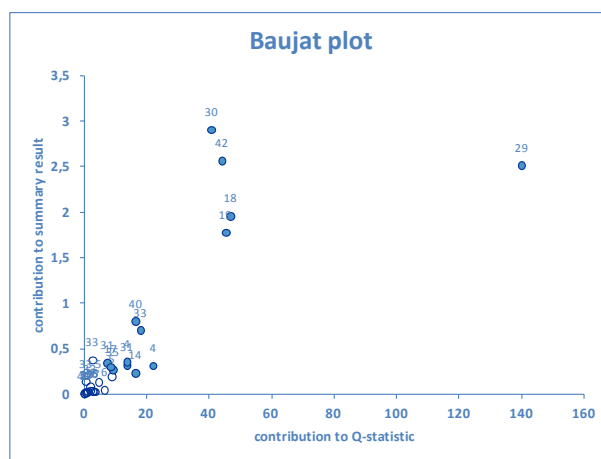
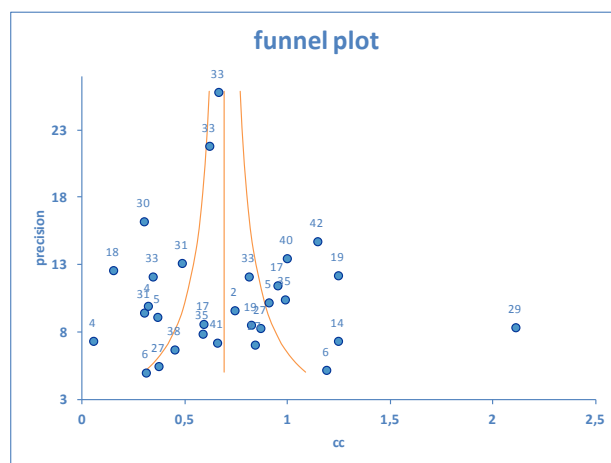


Fig. 33 Baujat plot de los estudios que abordan las correlaciones entre T_b y T_a .

Observando el *funnel plot* o gráfico de embudo, podríamos ver un claro sesgo de publicación, pero esto no es así realmente (ver explicación en el mismo apartado para las diferencias de medias). Aquí vuelve a destacar la población de *Zootoca vivipara* (nº 29, Herczeg, et al., 2004), con un tamaño del efecto mucho más grande que el resto. Por lo demás, parece que la muestra, aunque muy heterogénea, es relativamente asimétrica (sin contar el *outlier* del nº 29) en cuando a los tamaños del efecto.



Por último, observamos el tamaño del efecto de cada estudio con su respectivo intervalo de confianza en el *forest plot*. Podemos apreciar como la población de *Pedioplanis lineocellata* (Huey & Pianka, 1977) tiene una gran peso en el conjunto, igual que sucedía al estudiar las diferencias de medias. Como valores extremos de correlación, tendríamos a la población de *Podarcis sicula* (Van Damme, et al., 1990), en la que el tamaño del efecto es casi nulo, siendo la T_b casi independiente de T_a , y en el extremo opuesto, a la de *Zootoca vivipara* (Herczeg, et al., 2004), en la que la temperatura corporal es en todo momento prácticamente la misma que la del ambiente. Todo parece indicar que el trabajo nº 29 debería de eliminarse del conjunto.

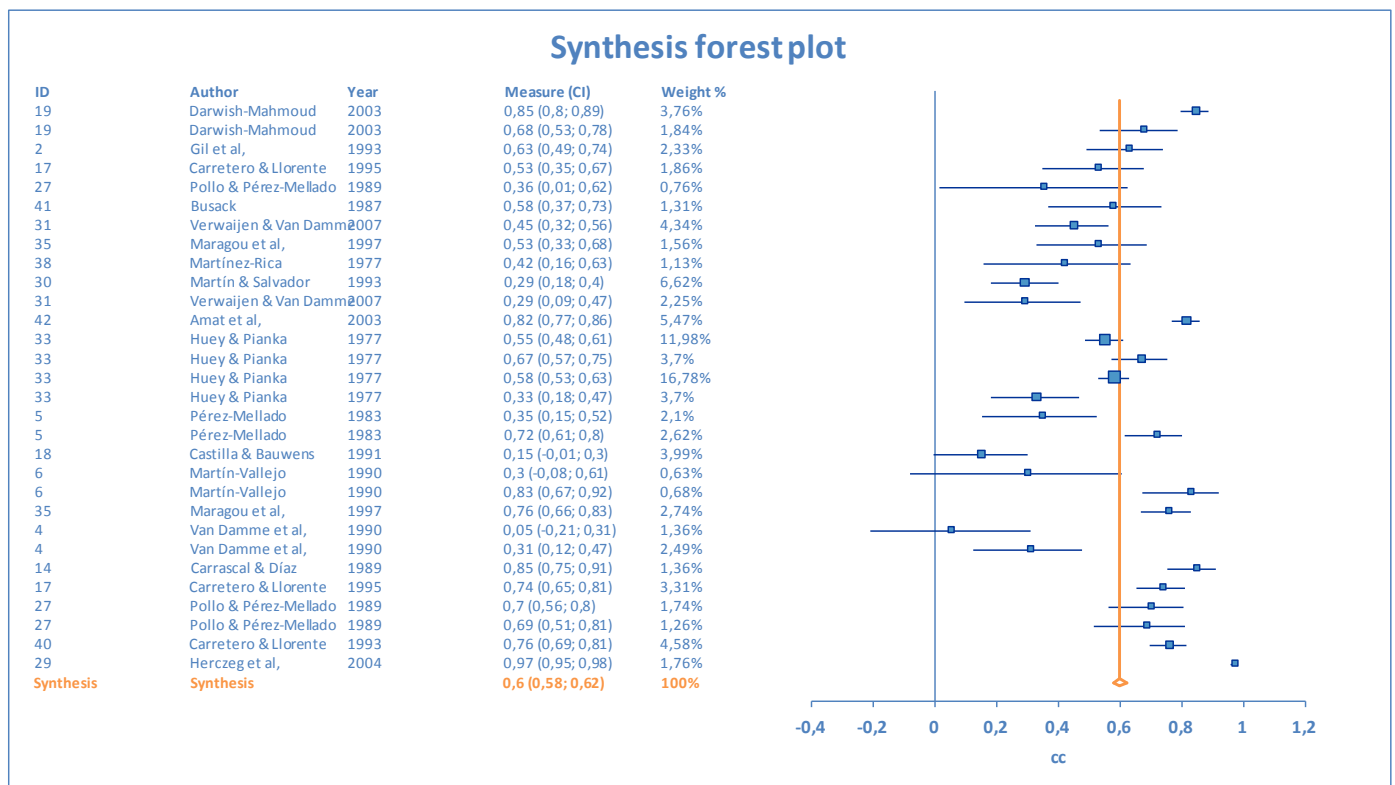


Fig. 35 *Forest plot* en el que se observa de nuevo la gran heterogeneidad de la muestra de tamaños del efecto de las correlaciones entre las temperaturas corporales de lacértidos y sus respectivas temperaturas ambientales.

4.2.2 SEGMENTACIÓN DE LAS CORRELACIONES

Dado que, como se explica en el apartado anterior, el conjunto global de tamaños del efecto es significativamente heterogéneo, se ha procedido a segmentar por el método propuesto anteriormente (ver metodología).

En este caso, antes de segmentar hemos eliminado cinco poblaciones pertenecientes a tres publicaciones, que daban valores extremos:

- *Podarcis hispanica* en la Sierra de Guadarrama (Martín-Vallejo, 1990).

- *Podarcis muralis* en la Sierra de Guadarrama (Martín-Vallejo, 1990).
- *Acanthodactylus boskianus* en Egipto, en dunas (Darwish-Mahmoud, 2003).
- *Acanthodactylus boskianus* en Egipto, en roca (Darwish-Mahmoud, 2003).
- *Zootoca vivipara* en Finlandia (a 66° de latitud norte, Herczeg, et al., 2004).

Una vez eliminados estos estudios, la heterogeneidad ha bajado a la mitad, por eso se han sacado del análisis.

La primera segmentación en la base de datos de tamaños del efecto de las correlaciones entre las T_b y las T_a se debe al factor “**microhábitat preferido**”, que es el predictor que más variabilidad explica entre grupos ($SS_E=114,99$; $\text{Logworth}= 3,58$), formándose dos grupos: (1) Roca-Tierra y (2) Hierba-Matorrales.

Roca-Tierra

Este grupo es heterogéneo ($Q=104,44$; $p\text{-valor}<0,00001$; $I^2=84,68\%$) y comprende a 15 poblaciones:

- *Podarcis hispanica* en el Sistema Central occidental (Pérez-Mellado, 1983).
- *Podarcis hispanica atrata* en Columbretes (Castilla & Bauwens, 1991).
- *Hellenolacerta graeca* en el Peloponeso, Grecia (Maragou, et al., 1997).
- *Podarcis tiliguerta* en Calvi, Córcega (Van Damme, et al., 1990).
- *Iberolacerta cyreni* en la Sierra de Guadarrama (Martín & Salvador, 1993).
- *Iberolacerta bonnali* en Pirineos (Martínez-Rica, 1977).
- *Podarcis carbonelli* en el Sistema Central occidental (Pérez-Mellado, 1983).
- *Acanthodactylus erythrurus* en el Delta del Ebro (Carretero & Llorente, 1995).
- *Acanthodactylus erythrurus* en Salamanca (Pollo-Mateos & Pérez-Mellado, 1989).
- *Heliobolus lugubris* en el Kalahari (Verwaijen & Van Damme, 2007).
- *Ichnotropis squamulosa* en el Kalahari (Verwaijen & Van Damme, 2007).
- *Meroles suborbitalis* en el Kalahari (Huey & Pianka, 1977).
- *Nucras tessellata* en el Kalahari (Huey & Pianka, 1977).
- *Pedioplanis lineocellata* en el Kalahari (Huey & Pianka, 1977).
- *Pedioplanis namaquensis* en el Kalahari (Huey & Pianka, 1977).

A continuación, volvemos a segmentar este grupo de “roca-tierra” por el mejor predictor, que en este caso es la “fecha de muestreo” ($SS_E=48,06$; $\text{Logworth}= 1,54$). Así, se nos forman cuatro grupos:

- 1) **Primavera-otoño:** este subconjunto está formado por tres poblaciones: *Podarcis hispanica atrata* (Castilla & Bauwens, 1991), *Iberolacerta cyreni* (Martín & Salvador, 1993) y *Podarcis tiliguerta* (Van Damme, et al., 1990) y es homogéneo ($Q=2,68$; $p\text{-valor}=0,26$; $I^2=25,34\%$), por lo que lo dejamos como grupo terminal (ver Fig. 36).

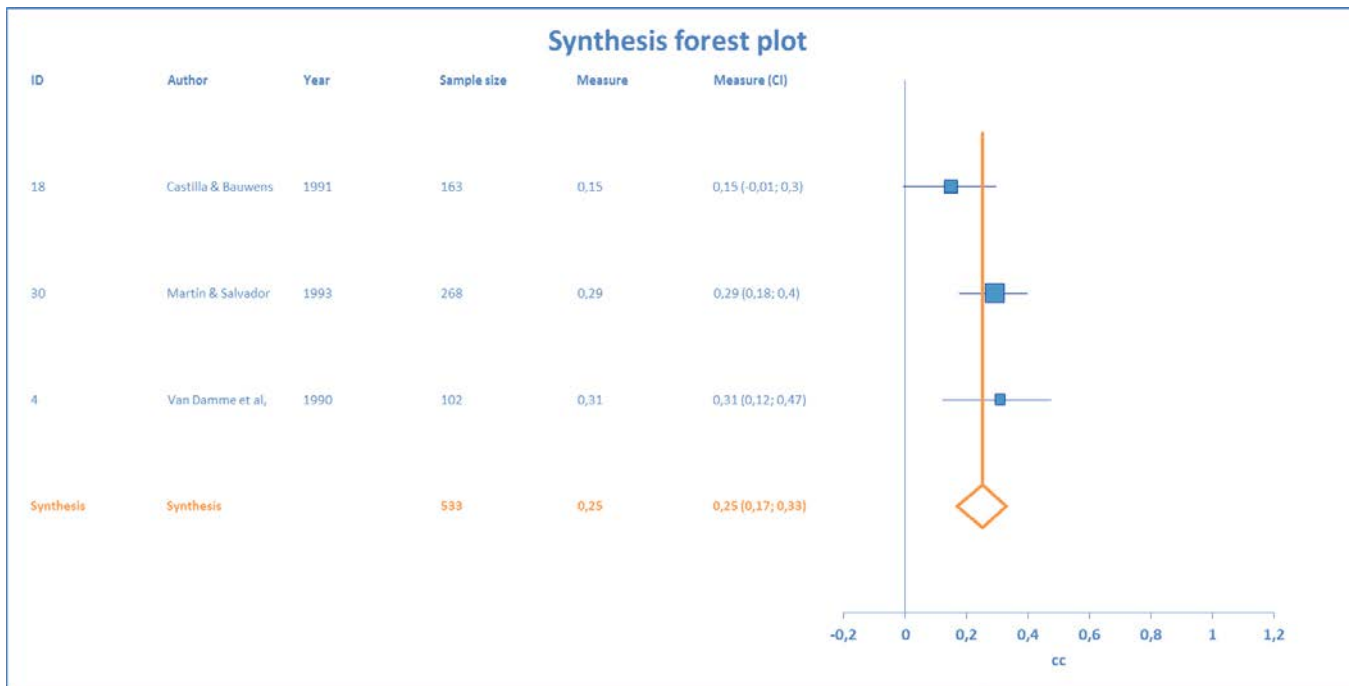


Fig. 36 *Forest plot* del grupo homogéneo de “primavera-otoño” dentro de “roca-tierra” para las correlaciones.

- 2) **Verano:** aquí se nos queda una única población, *Iberolacerta bonnali* (Martínez-Rica, 1977), con un tamaño del efecto de 0,45.
- 3) **Todo el año:** en este grupo nos quedan 9 poblaciones, y sigue siendo heterogéneo ($Q=30,83$; $p\text{-valor}=0,00015$; $I^2=74,05\%$). De todas formas, no es posible seguir segmentando porque nos surgen factores de confusión, por lo que se ha optado por integrar los resultados mediante el modelo de efectos aleatorios (ver Fig. 37).
- 4) **Sin especificar:** este grupo se nos queda con dos poblaciones, que son *Podarcis hispanica* y *Podarcis carbonelli* (Pérez-Mellado, 1983), con un tamaño del efecto medio de 0,67 ($SD=3,89$).

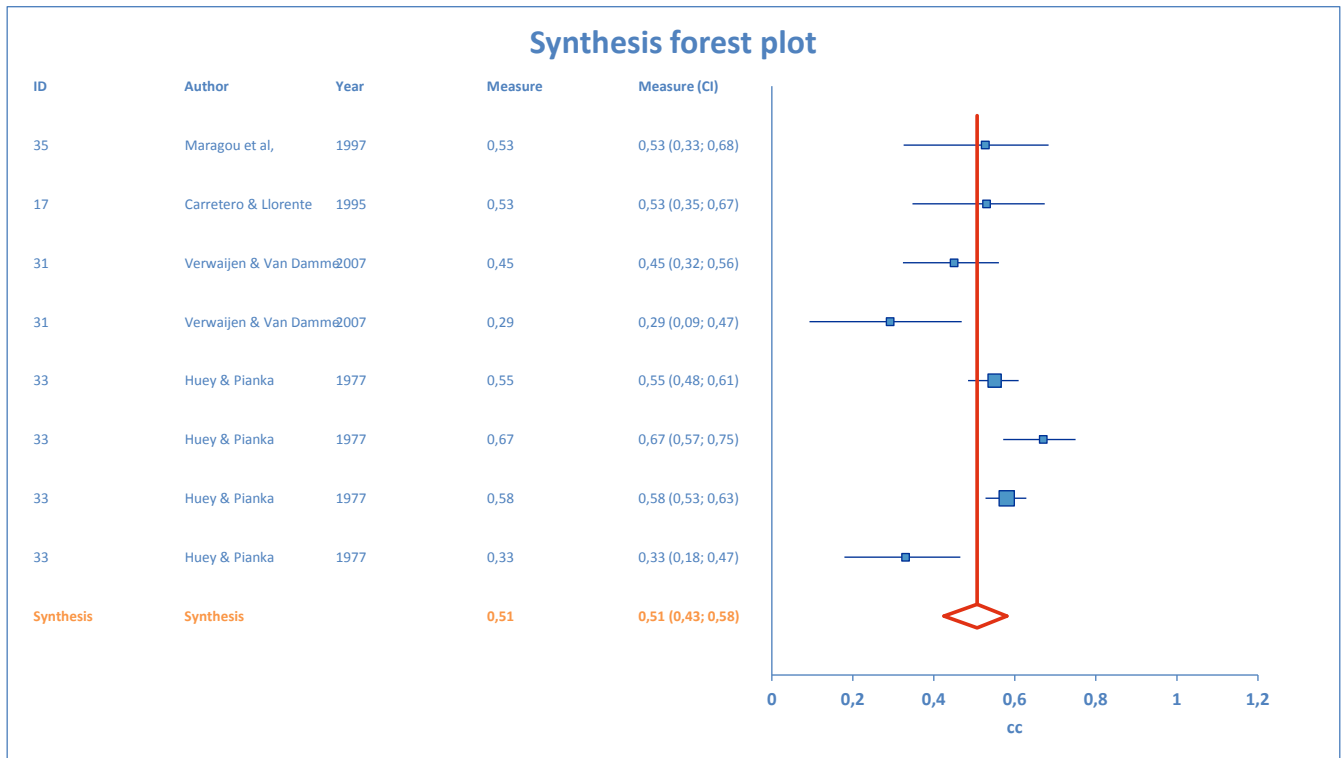


Fig. 37 *Forest plot* del grupo de “todo el año”, dentro de “roca-tierra” para las correlaciones.

Hierba-Matorrales

Este grupo es heterogéneo ($Q=66,03$; $p\text{-valor}<0,00001$; $I^2=86,37\%$) y comprende a 10 poblaciones de lacértidos:

- *Atlantolacerta andreanszkyi* en Marruecos (Busack, 1987).
- *Lacerta agilis* en Pirineos (Amat, et al., 2003).
- *Acanthodactylus erythrurus* en el Sistema Central (Gil, Guerrero, & Pérez-Mellado, 1993).
- *Podarcis sicula* en Calvi, Córcega (Van Damme, et al., 1990).
- *Podarcis peloponnesiaca* en Grecia (Maragou, et al., 1997).
- *Psammodromus algirus* en Madrid (Carrascal & Díaz, 1989).
- *Psammodromus algirus* en el Delta del Ebro (Carretero & Llorente, 1995).
- *Psammodromus algirus* en Salamanca (Pollo-Mateos & Pérez-Mellado, 1989).
- *Psammodromus hispanicus* en Barcelona (Carretero & Llorente, 1993).
- *Psammodromus hispanicus* en Salamanca (Pollo-Mateos & Pérez-Mellado, 1989).

A continuación, volvemos a segmentar este grupo de “hierba-matorrales” por el mejor predictor, que en este caso es el factor “insularidad” ($SS_E=43,60$; $\text{Logworth}=2,43$). Así, se nos forman dos grupos:

- 1) **Insulares:** aquí se ubica únicamente la población de *Podarcis sicula* de Córcega (Van Damme, et al., 1990), con un tamaño del efecto de 0,05.
- 2) **Continetales:** en este grupo es heterogéneo ($Q=22,43$; $p\text{-valor}=0,004$; $I^2=64,33\%$) y contiene 9 poblaciones, que se segmentan en el siguiente paso por el factor “género” ($SS_E=11,99$; $\text{Logworth}=0,66$):
 - a. **Atlantolacerta-Acanthodactylus:** aquí se incluyen las dos poblaciones correspondientes a estos géneros, con un tamaño del efecto medio de 0,71 ($SD=0,49$).
 - b. **Psammodromus-Podarcis-Lacerta:** aquí se incluyen las 7 poblaciones correspondientes a estos tres géneros, formando un grupo homogéneo ($Q=10,20$; $p\text{-valor}=0,12$; $I^2=41,16\%$), con un tamaño del efecto medio de 0,77 ($N=832$; $SD=1,30$, ver Fig. 38).

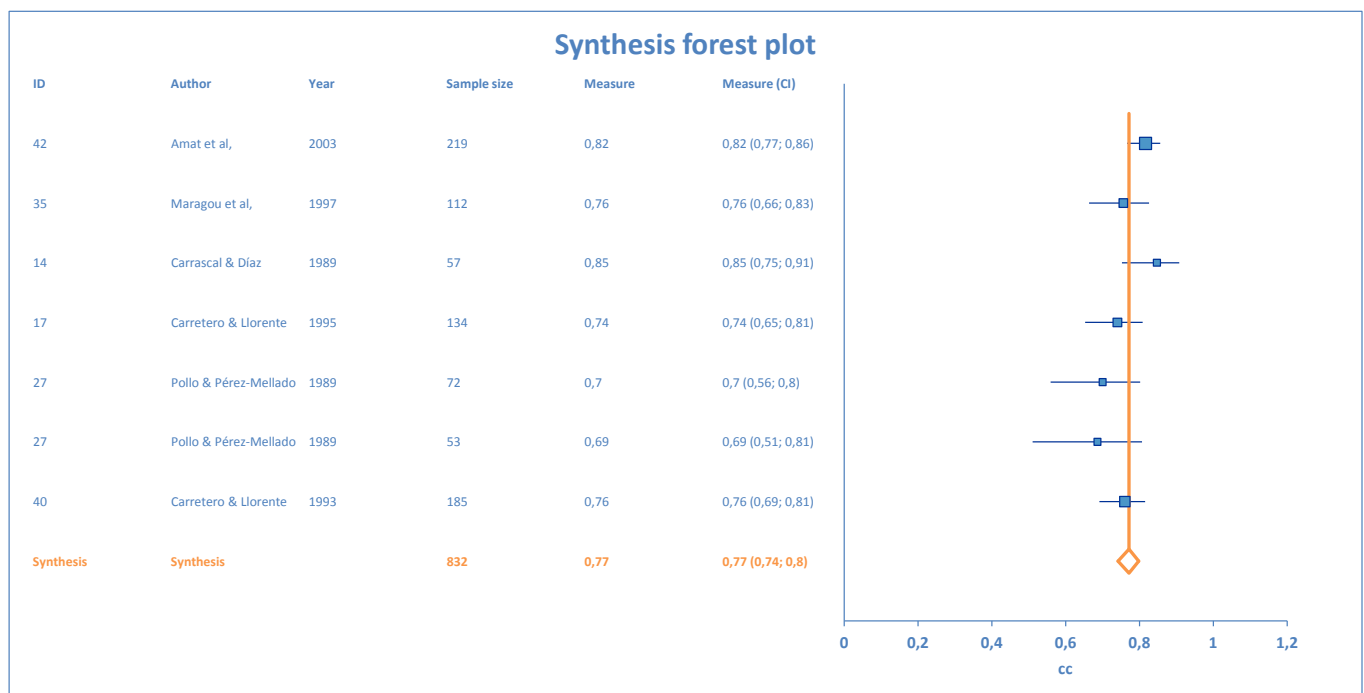
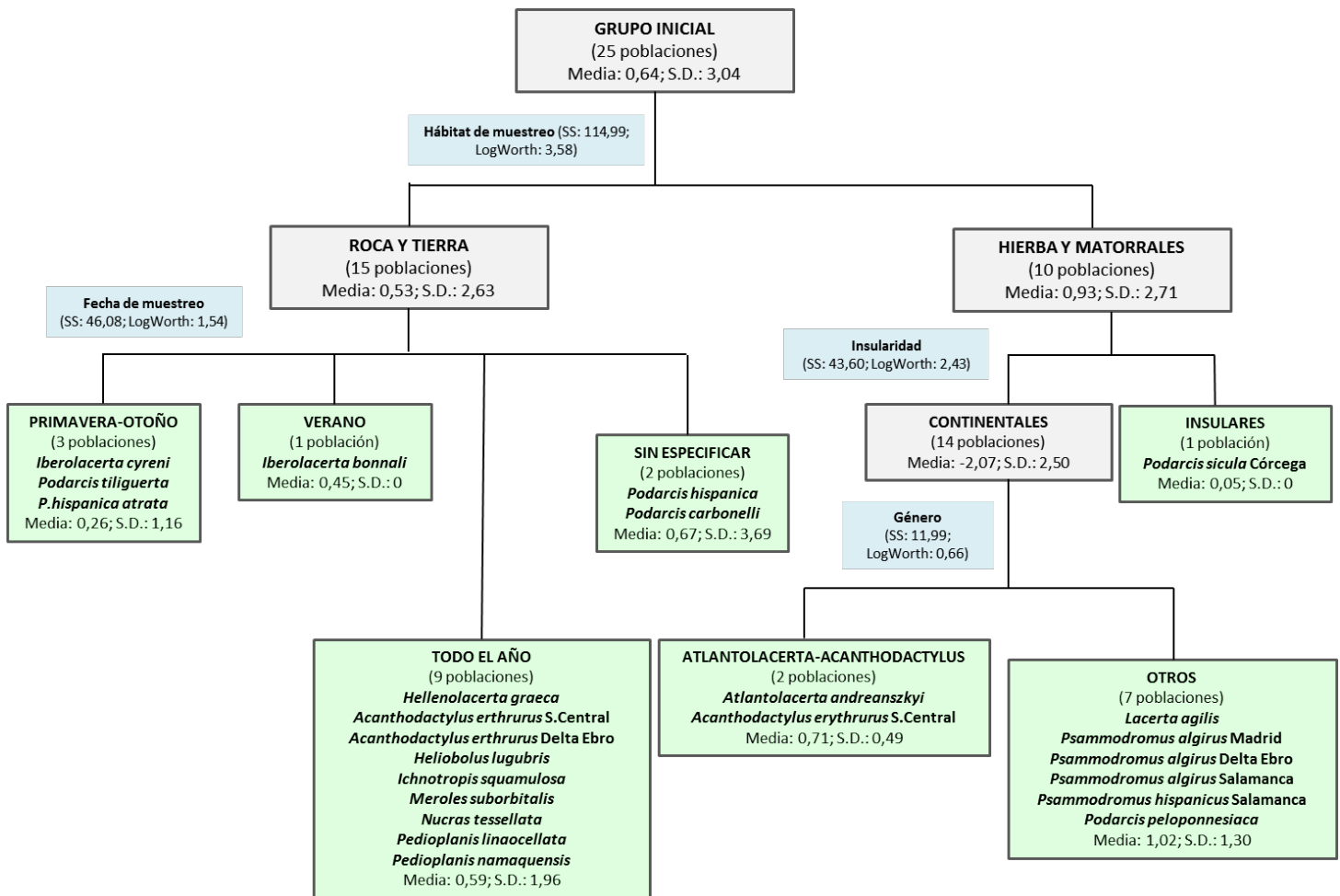


Fig. 38 Forest plot para el grupo homogéneo “Psammodromus-Podarcis-Lacerta”, dentro de “continentales”, dentro de “hierba-matorrales”, para las correlaciones.

En la siguiente página se muestra el árbol de segmentación de esta parte de los tamaños del efecto, el subconjunto “primavera-otoño”.

SEGMENTACIÓN DE LAS CORRELACIONES ENTRE Tb Y Ta



4.3. LIMITACIONES DEL ANÁLISIS

Por la propia naturaleza de las publicaciones analizadas, que tienen una gran heterogeneidad, han surgido una serie de limitaciones en el análisis.

La primera de ellas es que no se ha podido analizar la heterogeneidad a nivel global. De las 47 publicaciones que se han incluido en la base de datos global (correspondientes a unas 130 poblaciones de lacértidos), se han tenido que dividir los tamaños del efecto, creando tres bases de datos alternativas:

- Base de diferencias de medias: de las 105 poblaciones (correspondientes a 38 publicaciones) para las que se proporciona un valor medio de temperatura corporal:
 - 1) Hay que eliminar en un primer momento 10 poblaciones, porque en las publicaciones pertinentes (Arnold, 1987; Seva, 1982; Tertysnikov, 1976) no se proporciona ninguna medida de dispersión, quedándonos ya con 95 poblaciones susceptibles de análisis.
 - 2) Seguidamente, eliminamos otras 5 poblaciones porque en las publicaciones, aunque hay una medida de dispersión, no se proporciona el tamaño muestral (Arnold, 1987; Verwajen & Van Damme, 2007), quedándonos con 90 poblaciones susceptibles de análisis.
 - 3) De las 90 poblaciones restantes, hay otras 25 para las que la medida de dispersión que se acompaña es únicamente el rango de valores de T_b , que proporciona mucha menos información sobre la dispersión de los datos que la desviación típica o el error estándar de la media (Arnold, 1987; Báez, 1985; Pérez-Mellado & Salvador, 1981; Tosini, Foá, & Avery, 1992).
 - 4) Por último, de las 90 poblaciones que tenían un resultado válido sobre las T_b medias, sólo 40 aportan también valores medios de T_a , y de estas 40, sólo 37 serán incluidas definitivamente en el análisis de los tamaños del efecto, pues para las tres restantes no se proporciona el tamaño muestral de T_a (Duvdevani & Borut, 1974; Pérez-Mellado, 1983; Van Damme, Bauwens, & Verheyen, 1987).
- Base de datos de correlaciones entre T_a y T_b : de las 105 poblaciones, nos quedamos con 38 para las que se dan valores de correlaciones entre las temperaturas corporales y las del aire. De estas 38, finalmente hemos utilizado 30 en el análisis, ya que el resto no proporcionan una medida de dispersión y un tamaño muestral.

- Base de datos de eficacia de termorregulación: sólo se aportan datos de los índices del protocolo de Hertz y colaboradores (Hertz, et al., 1993) para 18 poblaciones (8 publicaciones) de 7 especies de lacértidos: aunque el análisis de estos índices como tamaños del efecto habría sido de sumo interés, no se cuenta actualmente con un tamaño muestral necesario como para llevar a cabo el análisis de segmentación. Además, sólo cuatro de los 18 trabajos proporcionan una medida de dispersión de *E*.

La segunda limitación ha aparecido en los análisis de segmentación. Por un lado, no se ha incluido el factor “clima”, que habría sido de interés, por presentar demasiadas categorías de cara a la segmentación. Además, no se han incluido los factores “especie” ni “autor”, porque se convertían en factores de confusión: en muchos casos una especie la ha estudiado un solo autor, de forma que no podemos saber si la variabilidad se atribuye a la propia especie o a la metodología empleada por el autor.

Otra limitación ampliamente descrita en la bibliografía sobre metaanálisis es la dependencia de las poblaciones por pertenecer a una misma publicación. Este problema puede afectar principalmente al test de homogeneidad, ya que parte de la asunción de que las publicaciones son independientes, y es posible que haya interferido en los resultados de algún grupo terminal que seguía apareciendo como heterogéneo. Sin embargo, dado que muchas de las publicaciones presentan resultados para varias poblaciones de lacértidos, lo más coherente ha sido considerar a cada población como la unidad de muestreo para el análisis, asumiendo este problema de dependencia al no poder tratarlo de otra manera.

Por último, el sesgo de publicación que generalmente suele existir en la mayoría de metaanálisis no parece que tenga gran impacto en este metaanálisis debido a varios factores. Primero, la menor importancia en este campo de los resultados significativos, debido a que se pretende ver el comportamiento termoregulador de los lacértidos y un resultado no significativo también es importante desde este punto de vista. Además, los grandes tamaños del efecto indican que es poco probable obtener resultados no significativos o incluso opuestos a los obtenidos. Finalmente, la gran heterogeneidad de los estudios, que, aunque no es un factor directo en la presencia del sesgo de publicación si puede ocasionar confusión a la hora de detectar el problema, pudiéndose pensar en la existencia del mismo. Sin embargo, los indicios encontrados son debidos a la presencia de heterogeneidad (Peters, Sutton, Jones, Abrams, & Rushton, 2008).



5.DISCUSIÓN

Lo primero que queda patente al observar los resultados del estudio metaanalítico es la gran heterogeneidad que presenta el conjunto de estudios que se han realizado hasta la fecha sobre la biología térmica de lacértidos. A pesar de que la biología térmica de reptiles es un área de estudio que lleva más de 70 años investigándose, los trabajos publicados al respecto tienen una naturaleza y una metodología muy diversa que no facilita el poder extraer conclusiones generales. Esta heterogeneidad no se aprecia tanto al revisar los diferentes artículos (Castilla, et al., 1999), pues la mayoría utilizan una metodología conocida y dan unos resultados similares (en lo que al tipo de dato se refiere). Sin embargo, al intentar analizar los resultados de forma conjunta, la heterogeneidad queda patente.

En primer lugar hay que destacar que los resultados que se proporcionan son diferentes para las diversas poblaciones. De 130 poblaciones revisadas (en 47 publicaciones), sólo se ha podido analizar la diferencia entre la temperatura corporal media y la temperatura ambiental media en 37 de ellas, pues eran las que aportaban dichas medias acompañadas de una medida de dispersión adecuada y del tamaño muestral. De igual forma, sólo se aportaba la correlación entre ambas temperaturas (acompañada de una medida de dispersión y del tamaño muestral) para 30 de las poblaciones. Además, los datos de eficacia de termorregulación, exactitud de termorregulación y calidad térmica del hábitat (Hertz, et al., 1993) sólo se daban para 18 poblaciones, y la medida de eficacia, que es la que más habría interesado analizar para ver qué factores influyen en ella, no venía acompañada de una medida de dispersión. Aunque la eficacia de termorregulación se obtiene mediante *bootstrapping*, es posible dar una medida de dispersión que facilite análisis metaanalíticos posteriores, por lo que sería muy recomendable incluirla en los resultados de los estudios.

Es necesario comentar, también, que varias de las publicaciones que comparaban dos o más poblaciones sólo daban los estadígrafos y los p-valores de los análisis comparativos que se habían realizado, no incluyendo la descriptiva básica de cada población por separado, lo cual sería también muy recomendable para facilitar al resto de investigadores comparaciones posteriores.

Además, dentro de lo que es la propia metodología de estudio en biología térmica, la variabilidad en la toma de datos puede dificultar en gran medida las comparaciones entre poblaciones y especies. En el caso de la temperatura corporal, la mayoría de los investigadores la miden inmediatamente en la cloaca del animal insertando un termómetro de lectura rápida. Sin embargo, en algunos trabajos clásicos (por ejemplo, Martínez-Rica, 1977) la temperatura se medía en el dorso del animal,

igual que se hace actualmente a distancia con los termómetros de infrarrojos. No es cuestión de que haya que utilizar una única metodología de medición, pero sí es necesario comparar unas y otras para asegurarse de que las que se utilizan proporcionan los mismos resultados (e.g., Rowley & Alford, 2007). En cuanto a la temperatura del aire, hay una gran variabilidad: desde unos investigadores la miden 1 cm por encima del lugar de captura (e.g., Huyghe, et al., 2007) hasta otros que la toman 1 m por encima (e.g., Herczeg, et al., 2004), pasando por puntos de medida intermedios (e.g., Bauwens, et al., 1990). La metodología científica ha de basarse en la repetibilidad de los resultados y en facilitar las comparaciones y la extracción de conclusiones generales, por lo que sería conveniente ceñirse a un protocolo más estandarizado y mencionar siempre en la metodología cualquier variación justificada de ese protocolo. Cuanto menor sea la variabilidad debida a los protocolos de medición y a los errores de medida, tanto más fácil será realizar comparaciones fiables y extraer resultados más generales sobre la biología de estos animales.

Por otro lado, otro problema que ha surgido en el metaanálisis ha sido el de los factores de confusión. Esto se debe en gran parte al bajo tamaño muestral, que al ir segmentando iba disminuyendo lo suficiente como para no poder discernir qué factor es el que más influye en la variabilidad. De cualquier manera, el tamaño muestral seguirá incrementándose en los sucesivos años al realizarse más investigaciones sobre biología térmica de lacértidos, pero sería igualmente recomendable que en cada estudio se detallaran los factores más importantes. En el presente metaanálisis, se ha tenido que recurrir en muchas ocasiones a trabajos más generales sobre la ecología de las especies para obtener algunos de los factores de interés, con el consiguiente riesgo de error. A su vez, para muchas de las poblaciones se ha tenido que buscar el clima del lugar, el tipo de hábitat, la altitud, y otras características del ambiente en fuentes de información externas a la propia publicación, por lo que recomendamos también especificar en los propios artículos científicos los factores ambientales más importantes de la población de estudio. Es bien sabido que el ambiente tiene un gran efecto sobre la biología térmica de los pequeños ectotermos, pero si queremos saber concretamente qué factores del hábitat son los que más afectan y cómo lo hacen, tendríamos que incluir determinadas variables en los estudios, entre ellas la heterogeneidad del hábitat, la disponibilidad de sombra o la disponibilidad de los sustratos más importantes (roca, tierra, hierba, etc.). Esta caracterización del hábitat en el sentido de la biología térmica puede ser sencilla, incluyendo simplemente unos porcentajes generales o incluso una categoría de un *ranking* prefijado, pero debería de estar siempre presente en todas las publicaciones.

En metaanálisis es muy importante el problema del sesgo de publicación, ya que normalmente se publican con mucha más frecuencia los resultados significativos, dejando la mayor parte de los no significativos sin publicar, lo que puede llevar a graves errores de interpretación de resultados si este factor no es tenido en cuenta (Rothstein, Sutton, & Borenstein, 2005). Sin embargo, en nuestro caso concreto de estudio, la biología térmica de lacértidos, no contamos con ese riesgo de sesgo, pues estamos buscando estudios en los que se describen e investigan las temperaturas de una o varias poblaciones, que son perfectamente publicables en revistas de herpetología y de ecología sin necesidad de que haya ningún resultado significativo al respecto. Lo que se pretende en estos estudios es dar a conocer la biología térmica de las diferentes especies e ir indagando en los factores que influyen en ella, sin necesidad de ningún tratamiento experimental. Por lo tanto, es muy poco probable que nos encontremos con un sesgo de publicación en este sentido.

En cuanto a los resultados del metaanálisis, empezaremos comentando el análisis de las diferencias de medias estandarizadas entre las temperaturas corporales y las temperaturas ambientales. Hay que destacar que el grupo general es altamente heterogéneo, por los motivos que se han explicado más arriba, por lo que no tiene sentido integrar los tamaños del efecto de forma global para la muestra actual de todos los estudios realizados en la familia Lacertidae. Por el contrario, los resultados más interesantes surgen de la segmentación de esa heterogeneidad por los factores que maximizan la variabilidad en los tamaños del efecto entre los diferentes grupos.

La primera segmentación de las diferencias de medias estandarizadas se ha realizado por el factor fecha de muestreo. Esto es muy importante, ya que es el factor que más está influyendo en los tamaños del efecto que se observan en las diferentes poblaciones (ver Fig. 11), de manera que las poblaciones que se han muestreado en primavera y en otoño (e.g., Castilla & Bauwens, 1991) presentan tamaños del efecto similares entre sí, pero mucho más grandes que las que se han muestreado en verano o durante todo el año. Así, hay que ser muy cuidadoso cuando se comparan los resultados de un muestreo que se ha realizado en una u otra estación del año, y todos los investigadores deberían de tenerlo en cuenta, ya que es probable que las diferencias que encuentren entre dos especies, por ejemplo, no se deban en absoluto a características de la biología térmica de la especie como tal, si no al efecto de la época de muestreo. Una segunda conclusión que se deriva de este mismo resultado es que la biología térmica de lagartos, o al menos de lacértidos, cambia enormemente a lo largo del año, por lo cual se hacen sumamente interesantes los estudios que sigan una especie a lo largo de todo su periodo de actividad anual, para ver qué factores son los que

determinan en mayor medida estos cambios estacionales. Una tercera consideración ha tener en cuenta es la validez de las medias de temperaturas de especies o poblaciones para todo el año. Por tanto, habría que realizar siempre una comparativa de las medias entre estaciones: si no hay diferencias estadísticamente significativas, podremos agrupar todas las estaciones en una media global, de lo contrario habría que dar los valores por separado.

Así, queda demostrado en este metaanálisis que en las estaciones con temperaturas ambientales más bajas (otoño y primavera, ya que de invierno no se han encontrado estudios) los individuos mantienen unas temperaturas corporales mucho más por encima de las ambientales que en los meses más cálidos, en los que las temperaturas corporales se acercan más a las del ambiente. Además, las poblaciones para las que se ha obtenido una media para todo el año (o todo el periodo de actividad anual) muestran tamaños del efecto similares a las poblaciones estudiadas durante el verano. Estos resultados concuerdan completamente con lo hallado hasta la fecha en otros estudios (Díaz & Cabezas-Díaz, 2004; Van Damme, et al., 1987). Uno de los factores que puede estar determinando el mayor esfuerzo de termorregulación en primavera sería la reproducción, pues de ella depende en gran medida el éxito de la especie (Díaz, et al., 2006). De cualquier forma, dada la gran heterogeneidad de las publicaciones, habría que estudiar más en profundidad la biología térmica de las poblaciones a lo largo del año para poder llegar a conclusiones sólidas en este sentido.

Centrándonos en primer lugar en el grupo de primavera y otoño, el factor que tiene más influencia sobre las diferencias entre las temperaturas corporales y ambientales es el tamaño corporal. Así, se observa en el metaanálisis que las poblaciones con un tamaño corporal más grande (>75 mm LCC) parecen tener unas diferencias mayores entre las temperaturas corporales y las ambientales, no existiendo tales diferencias en los lacértidos de un tamaño corporal menor de 60 mm de LCC. Estas diferencias son resultados preliminares, pues aún no tenemos un tamaño muestral suficiente como para discernir si no se deben al azar. Sin embargo, sería muy interesante abordar esta cuestión en futuros trabajos, ya que la mayor inercia térmica de los lacértidos de más tamaño podría llevarles a diferenciarse del resto de individuos en las características de su biología térmica (Angilletta & Dunham, 2003; Stevenson, 1985a).

Dentro de las poblaciones estudiadas en verano, el factor que más influye es, de nuevo el tamaño corporal. En este caso, son los lacértidos pequeños los que se diferencian del resto, por mantener unas diferencias mayores entre las temperaturas

corporales y las del hábitat, al contrario que sucedía en primavera y otoño. Estos resultados hay que tomarlos con cautela, y profundizar en ellos en otros metaanálisis posteriores, pero parecen indicar una posible interacción entre los efectos del tamaño y los de la temperatura ambiental, que encaja con la teoría conocida para otras especies de reptiles. Así, cuando las temperaturas ambientales son elevadas, los individuos grandes no pueden permitirse mantener unas temperaturas corporales muy altas, ya que correrían el riesgo de sobrecalentarse (debido a su mayor inercia térmica). Sin embargo, los individuos de menor tamaño podrían mantener unas temperaturas corporales mayores, ya que serían capaces de enfriarse rápidamente (moviéndose a un lugar en sombra, por ejemplo) cuando lo necesitasen. De cualquier manera, la relación entre el tamaño corporal y la biología térmica de ectotermos es complicada (Angilletta & Dunham, 2003), por lo que se necesitaría profundizar mucho más en su análisis para extraer conclusiones. Se ha realizado un metaanálisis concreto sobre estas relaciones (Ashton & Feldman, 2003), y seguramente se necesiten otros en el futuro para esclarecer su funcionamiento (Angilletta, Niewiarowski, Dunham, Leachei, & Porter, 2004).

Aunque estas poblaciones se han muestreado en diferentes estaciones, es interesante destacar que *Iberolacerta bonnali*, *Archaeolacerta bedriagae* e *Iberolacerta cyreni*, especies adaptadas a vivir en ambientes extremos de alta montaña, muestran unas diferencias muy grandes entre las temperaturas corporales y las ambientales, lo cual parece estar indicando que sean termorreguladores bastante eficaces (ver Fig. 11). La relación con la altitud ha sido estudiada en una especie generalista (Gvozdík, 2002), *Zootoca vivipara*, con el resultado de que las poblaciones de mayor altitud lograban eficacias similares a las de altitudes menores, pero a costa de pasar casi un 50% más del tiempo dedicado a termorregularse (Gvozdík, 2002). En este caso, el mayor tiempo necesario para regular la temperatura corporal podría ser una restricción para otro tipo de conductas, como conseguir alimento, aparearse o defender el territorio. Según Angilletta, se esperaría una menor capacidad de competición en las especies adaptadas a climas fríos si realmente pasan más tiempo dedicados a solearse (Angilletta, 2009).

En último lugar en cuanto a las diferencias de medias, merece la pena destacar que en las poblaciones muestreadas a lo largo de todo el periodo de actividad anual no se ve un patrón claro de factores de influencia. Los resultados, sin embargo, parecen estar reflejando dos hipótesis opuestas. Por un lado, la segmentación que se ha producido parece indicar que el factor filogenético podría tener una influencia en los tamaños muestrales de estas poblaciones, lo cual sugeriría que las características de biología térmica varían a nivel filogenético para la familia Lacertidae, como se ha

propuesto en la literatura (Angilletta, 2009; Castilla, et al., 1999), pero que para poder estudiar esta variabilidad hemos de eliminar primero el efecto de las diferentes estaciones de muestreo. La conclusión derivada de esta hipótesis sería interesante para tenerla en cuenta a la hora de realizar contrastes filogenéticos, así como para estudiar la evolución de las características de biología térmica. Por el contrario, dado que al segmentarse por géneros se han separado también por autores, podría estar sucediendo que estas diferencias se debiesen simplemente a que cada autor ha realizado el estudio de una manera un poco diferente al resto. Por ello, además de la necesidad de realizar futuros metaanálisis más específicos en este sentido, o contrastes filogenéticos, es aconsejable que los autores expliquen claramente de qué manera han realizado el estudio anual, y si hay o no diferencias estacionales, con el objeto de minimizar esta posible fuente de variación.

En los estudios clásicos, una mayor correlación entre las temperaturas ambientales y las corporales, indicaba un menor grado de capacidad de termorregulación o, lo que es lo mismo, un mayor grado de termoconformidad (e.g.: Busack, 1987; Huey & Pianka, 1977; Pollo-Mateos & Pérez-Mellado, 1989). Esto no tiene por qué ser exactamente así, ya que hay que tener en cuenta otros datos de la biología térmica de las poblaciones (Hertz, et al., 1993), pero nos servirá como punto de partida, a falta de otros datos en el metaanálisis. Respecto al análisis de los tamaños del efecto de las correlaciones entre las temperaturas corporales y las ambientales, hay que destacar algunos aspectos. En primer lugar, es importante señalar que el factor que más influye en los tamaños del efecto ha sido el hábitat de muestreo. Además, la separación es coherente, pues el sustrato roca se asemeja más al sustrato tierra en sus características térmicas, y el de hierba es más similar al de matorral, y más diferente de los primeros. Es lógico que se estén produciendo correlaciones más elevadas entre las temperaturas corporales y las ambientales en las poblaciones muestreadas en hierba y matorral que en las de roca y tierra. La razón podría ser que los sustratos de roca y tierra, al tener normalmente temperaturas mayores, proporcionan más opciones de termorregulación, por lo que las poblaciones son menos termoconformes, es decir, que no dependen tanto de la temperatura ambiental. Belliure y Carrascal demostraron experimentalmente que las lagartijas son capaces de seleccionar los sustratos y los microhábitats que les proporcionan una tasa de calentamiento más rápida (Belliure & Carrascal, 2002), lo que, según el modelo de costes y beneficios de la termorregulación, les dejaría más tiempo disponible para otras funciones (Angilletta, 2009; Huey & Slatkin, 1976). Para profundizar más en esta cuestión, habría que examinar en un metaanálisis las correlaciones existentes entre las temperaturas corporales y las

ambientales en los diferentes sustratos. Este punto iba a ser realizado en el presente trabajo, pero finalmente no se ha abordado debido al bajo número de publicaciones que aportan las correlaciones con el sustrato. Igualmente, un futuro estudio metaanalítico detallado de la biología térmica de diferentes poblaciones en las que se haya aplicado el protocolo de Hertz (Hertz, et al., 1993) arrojará más luz sobre las relaciones térmicas entre los individuos y sus respectivos ambientes.

El segundo factor que parece afectar a las correlaciones entre las temperaturas corporales y las del sustrato son nuevamente las fechas de muestreo. Además, este factor afecta precisamente a los tamaños del efecto del grupo de tierra y roca, que es el que más cambios estacionales sufriría, ya que en zonas de hierba y matorral las variaciones en las temperaturas ambientales no serían en principio tan drásticas en hábitats con climas similares. Así, se observa que en primavera y otoño (que nuevamente se conforma como grupo homogéneo) las temperaturas corporales dependen menos de las del aire que en el resto de fechas de muestreo, lo que podría estar implicando un mayor esfuerzo de termorregulación en estas estaciones (Díaz & Cabezas-Díaz, 2004). Los resultados son, por tanto, coherentes con los obtenidos para las diferencias de medias estandarizadas.

Dentro del grupo de hierba y matorrales nos vuelve a suceder lo mismo que pasaba para el grupo de "todo el año" en las diferencias de medias. Así, parece que lo que más influiría en el tamaño del efecto podría ser el género, pero no se observa una relación clara, y es posible que el factor autor esté actuando como factor de confusión, por lo que deberíamos de tomar estos resultados con suma cautela por el momento.

En definitiva, la metodología estadística aplicada ha resultado adecuada para el metaanálisis de las características de biología térmica de saurios de la familia Lacertidae, con especial énfasis en el análisis de segmentación. Los resultados no han podido ser más concluyentes debido principalmente a la gran heterogeneidad en los trabajos publicados, que lleva a tener un tamaño muestral pequeño de los tamaños del efecto de interés, lo cual provoca el problema de los factores de confusión a la hora de segmentar. El sesgo de publicación no parece afectar en estudios de esta temática, pero sí se observa un problema debido a la dependencia de los resultados de unas y otras poblaciones en el cálculo del índice de heterogeneidad. De cualquier manera, la solución parte por recomendar que los investigadores que estudien la biología térmica de reptiles realicen muestreos con protocolos más estandarizados y detallen en la metodología cualquier factor susceptible de influir en los resultados, especialmente la estación de muestreo y características del hábitat.

Las conclusiones de este estudio deberían de tenerse en cuenta a la hora de comparar resultados de publicaciones sobre la biología térmica de lacértidos, pues el hecho de no tener en cuenta determinadas características, como las fechas de muestreo, puede llevar a graves errores de interpretación de los datos.

Por último, señalar que la aplicación de este método de segmentación puede ser muy útil para encontrar factores clave en los procesos biológicos, y que en ecología de reptiles sólo hemos encontrado metaanálisis que evalúen hipótesis muy concretas, pero no se ha encontrado ninguna publicación que evalúe la importancia de factores ecológicos mediante la técnica utilizada en el presente estudio.



6.CONCLUSIONES

1. La extensa literatura científica sobre biología térmica de lacértidos es muy heterogénea, lo que dificulta su estudio metaanalítico.
2. No se ha detectado un fuerte impacto de sesgo de publicación, como suele ser habitual de la mayoría de metaanálisis en otras áreas de investigación.
3. El predictor que mejor explica la heterogeneidad en las diferencias de medias estandarizadas entre T_a y T_b es la estación de muestreo.
4. Las poblaciones muestreadas en primavera y otoño muestran tamaños del efecto similares entre sí, pero significativamente más grandes que los de las poblaciones muestreadas en verano o a lo largo de todo el año.
5. El tamaño corporal de los individuos también juega un papel importante en la biología térmica de lacértidos, y los resultados indican que podría estar interaccionando con el factor estación, de forma que sus efectos parecen ser diferentes a lo largo de las distintas estaciones de muestreo, especialmente en las poblaciones de lagartos de tamaños más extremos.
6. El hábitat de muestreo es el factor que mejor explica la variabilidad entre los tamaños del efecto de las correlaciones, de manera que las poblaciones que viven en roca y tierra serían menos termoconformes que las que habitan en hierba y matorrales.
7. Dentro de las poblaciones de roca y tierra, la estación de muestreo vuelve a cobrar gran importancia, probablemente porque son sustratos cuya temperatura varía enormemente con la época del año.

8. La metodología metaanalítica permite analizar la gran información existente en el campo de la termorregulación de lacértidos, aunque existen dos problemas principales: el bajo tamaño muestral dada la heterogeneidad dominante en las publicaciones, por el que aparecen factores de confusión, y la dependencia de unas poblaciones y otras por su pertenencia a los mismos artículos científicos.

9. Se recomienda a los investigadores en biología térmica de ectotermos que minimicen al máximo la variabilidad debida a la metodología empleada, aplicando métodos más similares entre sí, y que aporten información sobre los hábitats en los que muestrean las poblaciones, pues son dos objetivos sencillos de conseguir y que pueden aportar mucha riqueza y solidez en conclusiones en futuros estudios metaanalíticos.



7. BIBLIOGRAFÍA

BIBLIOGRAFÍA CITADA

Adolph, S. C., & Porter, W. P. (1993). Temperature, activity, and lizard life histories. *The American Naturalist*, 142, 272-295.

Amat, F. A., Llorente, G. A., & Carretero, M. A. (2003). A preliminary study on thermal ecology, activity times and microhabitat use of *Lacerta agilis* (Squamata: Lacertidae) in the Pyrenees. *Folia Zoologica*, 52(4), 413-422.

Angilletta, M. J. (2009). *Thermal adaptation: A theoretical and empirical synthesis*. Oxford: Oxford University Press.

Angilletta, M. J., & Dunham, A. E. (2003). The temperature-size rule in ectotherms: simple evolutionary explanations may not be general. *The American Naturalist*, 162(3), 334-340.

Angilletta, M. J., Huey, R. B., & Frazier, M. R. (2010). Thermodynamic effects on organismal performance: is hotter better? . *Physiological and Biochemical Zoology*, 83, 197-206.

Angilletta, M. J., Niewiarowski, P. H., & Navas, C. A. (2002). The evolution of thermal physiology in ectotherms. *Journal of Thermal Biology*, 27(4), 249-268.

Angilletta, M. J., Niewiarowski, P. H., Dunham, A. E., Leachei, A. D., & Porter, W. P. (2004). Bergmann's clines in ectotherms: illustrating a life-history perspective with Sceloporine lizards *The American Naturalist*, 164, E168-E183.

Arnold, E. N. (1987). Resource partition among lacertid lizards in southern Europe. *Journal of Zoology. Series B*, 1, 739-782.

Arnqvist, G., & Wooster, D. (1995). Meta-analysis: synthesizing research findings in ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 10(6), 236-240.

Ashton, K. G., & Feldman, C. R. (2003). Bergmann's rule in nonavian reptiles: turtles follow it, lizards and snakes reverse it. *Evolution*, 57(5), 1151-1163.

Avery, R. A. (1976). Thermoregulation, metabolism and social behaviour in Lacertidae. In A. C. d'a Bellairs, C.B. (Ed.), *Morphology and biology of reptiles* (pp. 245-257). London: Academic Press.

Báez, M. (1985). Datos sobre la termorregulación de *Gallotia galloti* (Sauria, Lacertidae). *Bonner Zoologische Beiträge*, 36(3-4), 557-562.

Bakken, G. S., Buttemer, W. A., Dawson, W. R., & Gates, D. M. (1981). Heated taxidermic mounts: a means of measuring the standard operative temperatures affecting small animals. *Ecology*, 62, 311-318.

Bauwens, D., Castilla, A. M., Van Damme, R., & Verheyen, R. F. (1990). Field Body temperatures and thermoregulatory behavior of the High Altitude Lizard, *Lacerta bedriagae* *Journal of Herpetology*, 24, 88-91.

Bauwens, D., Hertz, P. E., & Castilla, A. M. (1996). Thermoregulation in a lacertid lizard: the relative contributions of distinct behavioral mechanisms. *Ecology*, 77, 1818-1830.

Bax, L. (2011). Professional software for meta-analysis in Excel. (Version 2.0.1.4.).

Bell, A. M., Hankinson, S. J., & K.L., L. (2009). The repeatability of behaviour: a meta-analysis. *Animal Behaviour*, 77, 771-783.

Belliure, J., & Carrascal, L. M. (2002). Influence of heat transmission mode on heating rates and on the selection of patches for heating in a mediterranean lizard. *Physiological and Biochemical Zoology*, 75(4), 369-376.

Brain, C. K., & Steyn, W. (1962). *Observations on the temperature tolerance of lizards in the central Namib Desert, South West Africa* (Vol. 4). Windhoek, South West Africa: Staatsmuseum

Braña, F. (1991). Summer activity patterns and thermoregulation in the wall lizard, *Podarcis muralis*. *Herpetological Journal*, 1, 544-549.

Busack, S. D. (1987). Notes on the biology of *Lacerta andreanszkyi* (Reptilia: Lacertidae). *Amphibia-Reptilia*, 8(1987), 231-236.

Carrascal, L. M., & Díaz, J. A. (1989). Thermal ecology and spatio-temporal distribution of the Mediterranean lizard *Psammodromus algirus*. *Holarctic Ecology*, 12, 137-143.

Carretero, M. A., & Llorente, G. A. (1993). Ecología térmica y actividad en una población costera de *Psammodromus hispanicus*. *Revista Española de Herpetología*, 7(1993), 21-32.

Carretero, M. A., & Llorente, G. A. (1995). Thermal and temporal patterns of two Mediterranean Lacertidae. In G. A. Llorente, A. Montori, X. Santos & M. A. Carretero (Eds.), *Scientia Herpetologica*. Barcelona: Asociación Herpetológica Española.

Carretero, M. A., Roig, J. M., & Llorente, G. A. (2005). Variation in preferred body temperature in an oviparous population of *Lacerta (Zootoca) vivipara*. *Herpetological Journal*, 15, 51-55.

Castilla, A. M., & Bauwens, D. (1991). Thermal biology, microhabitat selection, and conservation of the insular lizard *Podarcis hispanica atrata*. *Oecologia*, 85(1991), 366-374.

Castilla, A. M., Van Damme, R., & Bauwens, D. (1999). Field body temperatures, mechanisms of thermoregulation and evolution of thermal characteristics in lacertid lizards. *Natura Croatica*, 8(3), 253-274.

Clarke, A. (2003). Costs and consequences of evolutionary temperature adaptation. *Trends in Ecology & Evolution*, 18, 573-581.

Clusella-Trullas, S., van Wyk, J. H., & Spotila, J. R. (2007). Thermal melanism in ectotherms. *Journal of Thermal Biology*, 32(5), 235-245.

Cooper, H. M., & Hedges, L. V. (1994). *The Handbook of Research Synthesis*. New York: Russell Sage Foundation.

Cowles, R. A., & Bogert, C. M. (1944). A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 83, 261-296.

Darwish-Mahmoud, A. (2003). Variation in thermal relations between two populations of the Sand Lizard, *Acanthodactylus boskianus* living in thermally divergent habitats of the same altitude. *Pakistan Journal of Biological Sciences*, 6(21), 1830-1836.

DeCoster, J. (2004). Meta-analysis notes. Retrieved from [/http://www.stat-help.com/meta.pdf](http://www.stat-help.com/meta.pdf)

DerSimonian, R., & Laird, N. (1986). Meta-analysis in clinical trials. *Controlled Clinical Trials*, 7, 177-188.

Díaz, J. A., & Cabezas-Díaz, S. (2004). Seasonal variation in the contribution of different behavioural mechanisms to lizard thermoregulation (Vol. 18, pp. 867-875). United Kingdom: Blackwell Publishing, Ltd. - British Ecological Society.

Díaz, J. A., Iraeta, P., & Monasterio, C. (2006). Seasonality provokes a shift of thermal preferences in a temperate lizard, but altitude does not. *Journal of Thermal Biology*, 31, 237-242.

Duvdevani, I., & Borut, A. (1974). Mean body temperature and heat absorption in four species of *Acanthodactylus lizards* (Lacertidae). *Herpetologica*, 30, 176-181.

Fu, J. (1999). Toward the phylogeny of the family Lacertidae-Why 4708 base pairs of mtDNA sequences cannot draw the picture. *Biological Journal of the Linnean Society*, 71, 203-217.

Galindo, P. (1991). Metaanálisis: el uso de los métodos estadísticos en revisiones de estudios de investigación relacionados. *Cirugía Española*, 54(3), 201-203.

Gil, M. J., Guerrero, F., & Pérez-Mellado, V. (1993). Ecología térmica, uso del hábitat y patrones de actividad de la lagartija colirroja *Acanthodactylus erythrurus* (Schinz, 1883) en España central. *Doñana Acta Vertebrata*, 20(1), 19-34.

Glass, G. V. (1976). Primary, secondary, and meta-analysis of research. *Educational Researcher*, 5, 3-8.

Gurevitch, J., & Hedges, L. V. (1999). Statistical issues in ecological meta-analyses. *Ecology*, 80, 1142-1149.

Gurevitch, J., Morrow, L. L., Wallace, A., & Walsh, J. S. (1992). A meta-analysis of competition in field experiments. *The American Naturalist*, 140(4), 539-572.

Gvozdík, L. (2002). To heat or to save time? Thermoregulation in the lizard *Zootoca vivipara* (Squamata : Lacertidae) in different thermal environments along an altitudinal gradient. *Canadian Journal of Zoology*, 80, 479-492.

Harris, D. J., Arnold, E. N., & Thomas, R. H. (1998). Relationships of lacertid lizards (Reptilia:Lacertidae) estimated from mitochondrial DNA sequences and morphology. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 265, 1939-1948.

Heath, J. E. (1970). Behavioral regulation of body temperature in poikilotherms. *The Physiologist*, 13, 399-410.

Hedges, L. V., & Olkin, I. (1985). *Statistical methods for meta-Analysis*: Academic Press.

Herczeg, G., Herrero, A., Saarikivi, J., Gonda, A., Jäntti, M., & Merilä, J. (2008). Experimental support for the cost-benefit model of lizard thermoregulation: the effects of predation risk and food supply. *Oecologia*, 155, 1-10.

Herczeg, G., Kovács, T., Tóth, T., Török, J., Korsós, Z., & Merilä, J. (2004). Tail loss and thermoregulation in the common lizard *Zootoca vivipara*. *Naturwissenschaften*, 91(2004), 485-488.

Hertz, P. E. (1992a). Evaluating thermal resource partitioning by sympatric lizards *Anolis cooki* and *A.cristatellus*: a field test using null hypotheses. *Oecologia*, 90, 127-136.

Hertz, P. E. (1992b). Temperature regulation in puerto rican *Anolis* lizards: a field test using null hypotheses. *Ecology*, 73, 1405-1417.

Hertz, P. E., Huey, R. B., & Stevenson, R. D. (1993). Evaluating temperature regulation by field-active ectotherms: the fallacy of the inappropriate question. *The American Naturalist*, 142, 796-818.

Higgins, J. P., & Thompson, S. G. (2002). Quantifying heterogeneity in a meta-analysis. *Statistics in Medicine*, 21, 1539-1558.

Higgins, J. P., & Thompson, S. G. (2004). Controlling the risk of spurious findings from meta-regression. *Statistics in Medicine*, 23, 1663-1682.

Huey, R. B., Hertz, P. E., & Sinervo, B. (2003). Behavioral drive versus behavioral inertia in evolution: a null model approach *The American Naturalist*, 161, 357-366.

Huey, R. B., & Pianka, E. R. (1977). Seasonal variation in thermoregulatory behavior and body temperature of diurnal Kalahari lizards *Ecology*, 58, 1066-1075.

Huey, R. B., & Slatkin, M. (1976). Cost and benefits of lizard thermoregulation. *The Quarterly Review of Biology*, 51 (3), 363-384.

Hunter, J. E., & Schmidt, F. L. (2004). *Methods of Meta-Analysis, (2nd Edition)* Newbury Park, CA.: Sage.

Huyghe, K., Vanhooydonk, B., Herrel, A., Tadic, Z., & Van Damme, R. (2007). Morphology, performance, behavior and ecology of three color morphs in males of the lizard *Podarcis melisellensis*. *Integrative and Comparative Biology*, 47(2), 211-220.

Jeng, G. T., Scott, J. R., & Burmeister, L. F. (1995). A comparison of meta-analytic results using literature vs individual patient data. Paternal cell immunization for recurrent miscarriage. *Journal of the American Medical Association*, 274, 831-836.

Jones, D. R. (1992). Meta-analysis of observational epidemiological studies: a review. *Journal of the Royal Society of Medicine*, 85, 165-168.

Kolbe, J. J., Leal, M., Schoener, T. W., Spiller, D., & Losos, J. B. (2012). Founder effects persist despite adaptive differentiation: a field experiment with lizards. *Science*, 335, 1086-1089.

Kottek, M., Grieser, J., Beck, C., Rudolf, B., & Rubel, F. (2006). World map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorologische Zeitschrift*, 15(3), 259-263.

Losos, J. B. (2009). *Lizards in an evolutionary tree: ecology and adaptive radiation of anoles*: University of California Press.

Luiselli, L. (2008). Do lizard communities partition the trophic niche? A worldwide meta-analysis using null models. *Oikos*, 117, 321-330.

Maragou, P., Valakos, E., & Chondropoulos, B. P. (1997). Comparative ecology of two sympatric lizard species, *Lacerta graeca* and *Podarcis peloponnesiaca* endemic to Peloponnisos (Greece). In W. Böhme, W. Bischoff & T. Ziegler (Eds.), *Herpetologia Bonnensis* (pp. 265-271). Bonn.

Martín-Vallejo, J. (1990). *Uso del espacio y del tiempo en dos especies simpátricas del género Podarcis Wagler, 1830*. Unpublished Tesis de Grado, Universidad de Salamanca, Salamanca.

Martín-Vallejo, J. (1995). *Métodos estadísticos en meta-análisis*. Unpublished Tesis Doctoral, Universidad de Salamanca, Salamanca.

Martín, J., & Salvador, A. (1993). Thermoregulatory behaviour of rock lizards in response to tail loss. *Behaviour*, 124(1/2).

Martínez-Rica, J. P. (1977). Observaciones ecológicas de *Lacerta monticola bonnali*, Lantz en el Pirineo español. *Publicaciones del Centro Pirenaico de Biología Experimental*, 8, 103-122.

Morgan, J. N., & Sonquist, J. A. (1963). Problems in the analysis of survey data, and a proposal. *Journal of the American Statistical Association*, 58(302), 415-434.

O'Rourke, K. (2007). An historical perspective on meta-analysis: dealing quantitatively with varying study results. *J. R. Soc. Med.*, 100(12), 579-582.

Osenberg, C. W., Sarnelle, O., Cooper, S. D., & Holt, R. D. (1999). Resolving ecological questions through meta-analysis: goals, metrics, and models. *Ecology*, 80(4), 1105-1117.

Pearson, K. (1904). Report on certain enteric fever inoculation statistics. *The British Medical Journal*, 2(2288), 1243-1246.

Pérez-Mellado, V. (1983). Activity and thermoregulation patterns in two species of Lacertidae: *Podarcis hispanica* (Steindachner, 1870) and *Podarcis bocagei* (Seoane, 1884). *Cienc. Biol. Ecol. Syst. (Portugal)*, 5, 5-12.

Pérez-Mellado, V., & Salvador, A. (1981). Actividad y termorregulación estival de *Podarcis pityusensis* Bosc, 1883 (Sauria: Lacertidae) en Ibiza y Formentera. *Amphibia-Reptilia*, 2, 181-186.

Peters, J. L., Sutton, A. J., Jones, D. R., Abrams, K. R., & Rushton, L. (2008). Contour-enhanced meta-analysis funnel plots help distinguish publication bias from other causes of asymmetry. *Journal of Clinical Epidemiology*, 1, 991-996.

Pollo-Mateos, C., & Pérez-Mellado, V. (1989). Activity and thermoregulation in three Mediterranean species of Lacertidae. *Herpetological Journal*, 1, 343-350.

Pough, F. H., & Gans, C. (1982). The vocabulary of reptilian thermoregulation. In C. Gans & F. H. Pough (Eds.), *Biology of the Reptilia* (Vol. 12, pp. 17-23). London: Academic Press.

Rosenberg, M. S., Adams, D. C., & Gurevitch, J. (1997). *Metawin: Statistical software for meta-analysis with resampling tests. Version 1.0.* Sunderland, Massachusetts.: Sinauer Associates.

Rosenberg, M. S., Adams, D. C., & Gurevitch, J. (2000). *MetaWin: Statistical software for meta-analysis (Version 2).* Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates.

Rosenthal, R. (1991). *Meta-analytic procedures for social research.* Newbury Park, CA: Sage Publications.

Rothstein, H. R., Sutton, A. J., & Borenstein, M. (2005). *Publication bias in Meta-analysis -prevention, assessment and adjustments:* John Wiley & Sons, Ltd.

Rowley, J. J., & Alford, R. A. (2007). Non-contact infrared thermometers can accurately measure amphibian body temperatures. *Herpetological Review*, 38(3), 308.

Sall, J. (2002). Monte Carlo calibration of distributions of partition statistics. SAS Institute. Retrieved from <http://jmp.com/software/whitepapers/pdfs/montecarlocal.pdf>

Scheers, H., & Van Damme, R. (2002). Micro-scale differences in thermal habitat quality and a possible case of flexibility in the thermal physiology of lacertid lizards. *Oecologia*, 132(323-331).

Seva, E. (1982). *Taxocenosis de lacértidos en un arenal costero alicantino.* Unpublished Tesis Doctoral, Universidad de Alicante, Alicante.

Shine, R., & Kearney, M. (2001). Field studies of the reptile thermoregulation: how well do physical models predict operative temperatures? *Functional Ecology*, 15, 282-288.

Stevenson, R. D. (1985a). Body size and limits to the daily range of body temperature in terrestrial ectotherms. *The American Naturalist*, 125, 102-117.

Stevenson, R. D. (1985b). The relative importance of behavioral and physiological adjustments controlling body temperature in terrestrial ectotherms. *The American Naturalist*, 126(3), 362-386.

Tertyshnikov, M. F. (1976). Influence of weather and climate on activity of sand and varicoloured lizards. *Ekologika*, 3, 57-61.

Tosini, G., Foá, A., & Avery, R. A. (1992). Body temperatures and exposure to sunshine of ruin lizards *Podarcis sicula* in central Italy. *Amphibia-Reptilia*, 13(1992), 169-175.

Van Damme, R., Bauwens, D., Castilla, A. M., & Verheyen, R. F. (1990). Comparative thermal ecology of the sympatric lizards *Podarcis tiliguerta* and *Podarcis sicula*. *Acta Oecologica*, 11, 503-512.

Van Damme, R., Bauwens, D., & Verheyen, R. F. (1986). Selected body temperatures in the lizard *Lacerta vivipara*: variation within and between populations. *Journal of Thermal Biology*, 11, 219-222.

Van Damme, R., Bauwens, D., & Verheyen, R. F. (1987). Thermoregulatory responses to environmental seasonality by the lizard *Lacerta vivipara*. *Herpetologica*, 43(4), 405-415.

Verwaijen, D., & Van Damme, R. (2007). Correlated evolution of thermal characteristics and foraging strategy in lacertid lizards. *Journal of Thermal Biology*, 32, 388-395.

Viechtbauer, W. (2010). Conducting Meta-Analyses in R with the metafor Package. *Journal of Statistical Software*, 36, 1-48.



ANEXOS

ANEXO I: GLOSARIO DE TÉRMINOS DE BIOLOGÍA TÉRMICA

-**Termorregulación:** mantenimiento de las temperaturas corporales dentro de un rango específico y generalmente estrecho cuando las temperaturas ambientales se extienden por encima y por debajo de ese rango (Pough & Gans, 1982). Los reptiles regulan su temperatura mediante procesos tanto fisiológicos, como conductuales, pero el comportamiento ocupa la parte más importante (Cowles y Bogert, 1944).

-**Termorregulación conductual:** es la orientación no aleatoria de un individuo a lo largo de gradientes ambientales que influyen en su temperatura corporal (Hertz, 1992b)(Hertz, 1992).

-**Termoconformidad:** variación de las temperaturas corporales que siguen a la variación de las temperaturas ambientales, sin que haya regulación por parte del individuo (Pough & Gans, 1982). Es simplemente el extremo inferior de un gradiente continuo de opciones de termorregulación (Hertz, et al., 1993; Huey & Slatkin, 1976; Pough & Gans, 1982).

-**Poikilotermia:** patrón de termorregulación caracterizado por amplias variaciones en la temperatura corporal como resultado de condiciones ambientales cambiantes (Pough & Gans, 1982).

-**Homeotermia:** patrón de termorregulación caracterizado por temperaturas corporales estables (Pough & Gans, 1982). La clasificación de los organismos en homeotermos (aves y mamíferos) y poikilotermos (reptiles, anfibios y el resto de seres vivos) no posee un valor real ya que las temperaturas corporales de los reptiles activos pueden ser tan estables como las de aves y mamíferos (Pough & Gans, 1982). A este respecto, lo correcto sería clasificar a los organismos simplemente como endodermos o ectotermos (Cowles & Bogert, 1944).

-**Endotermia:** termorregulación llevada a cabo como un balance entre las tasas de producción de calor metabólico y su disipación al ambiente (Pough & Gans, 1982).

-**Ectotermia:** termorregulación llevada a cabo por medio de la absorción de calor a partir del ambiente. Si la fuente de calor ambiental es el sol, se trata de **heliotermia**, y si es una superficie caliente en contacto directo con el individuo, de **tigmotermia** (Pough & Gans, 1982).

-**Temperatura corporal (T_b):** la que tiene un individuo en un momento determinado, medida en la cloaca inmediatamente después de su captura (Cowles & Bogert, 1944).

-**Temperatura de actividad:** la que tiene un animal libre durante su periodo normal de actividad. Conformar un rango dentro del cual el individuo desarrolla dichas actividades (Cowles & Bogert, 1944; Pough & Gans, 1982).

-**Temperatura óptima (T_{opt}):** temperatura corporal en la cual el desarrollo de un proceso fisiológico o conductual determinado alcanza su máxima expresión (Pough & Gans, 1982). Normalmente se considera T_{opt} a la temperatura a la cual la especie o población logra una velocidad de carrera máxima.

-**Temperatura voluntaria máxima y mínima:** por encima o debajo, respectivamente, de la cual el individuo desarrolla sus actividades. Son los límites del rango de actividad (Cowles & Bogert, 1944; Pough & Gans, 1982).

-**Temperatura crítica máxima (CT_{max}) y mínima (CT_{min}):** por encima o debajo, respectivamente, de la cual el individuo pierde la coordinación motora (Cowles & Bogert, 1944; Pough & Gans, 1982).

-**Temperatura letal máxima y mínima:** por encima o debajo, respectivamente, de la cual el individuo muere (Cowles & Bogert, 1944; Pough & Gans, 1982).

-**Temperatura ambiental (T_a):** temperatura del fluido (aire o agua) en la inmediata vecindad del animal ((Pough & Gans, 1982).

-**Temperaturas seleccionadas o preferidas (T_{sel}):** temperatura corporal que seleccionan los animales en un gradiente térmico de laboratorio, en el que se le ofrece un amplio rango de temperaturas y ausencias de restricciones (como agua y alimento). Conformar un rango que se interpreta como las temperaturas corporales que el individuo tiene como objetivo alcanzar en un ambiente óptimo, sin los costes ecológicos de su hábitat natural (Hertz, et al., 1993; Pough & Gans, 1982). La diferencia entre el rango de temperaturas seleccionado en el campo y el seleccionado en el laboratorio indica el éxito con que los ectotermos logran las temperaturas corporales de su rango seleccionado, que se denomina exactitud de la termorregulación (d_e) (Hertz, et al., 1993).

-**Temperatura operativa (T_e):** estimación de la temperatura corporal que alcanzaría un saurio que se hallase en equilibrio térmico con su entorno en un lugar o momento dado. Integra los efectos de las diferentes variables ambientales que pueden afectar a la temperatura corporal, como la radiación, conducción, convección, metabolismo y evapotranspiración (Pough & Gans, 1982). Sin embargo, no tiene en cuenta la termorregulación conductual, por lo que se utiliza como

modelo nulo para comparar con animales vivos y probar si la hipótesis de la termorregulación se verifica. En otras palabras, es la temperatura corporal que tendría un individuo si no se termorregulase, de modo, y representa el equilibrio térmico de un objeto inanimado debido principalmente a su tamaño, forma y color (Hertz, 1992b; Hertz, et al., 1993; Shine & Kearney, 2001). Normalmente se utilizan modelos de cobre con la forma aproximada del animal como modelos nulos para obtener las T_e (Bakken, Buttemer, Dawson, & Gates, 1981).

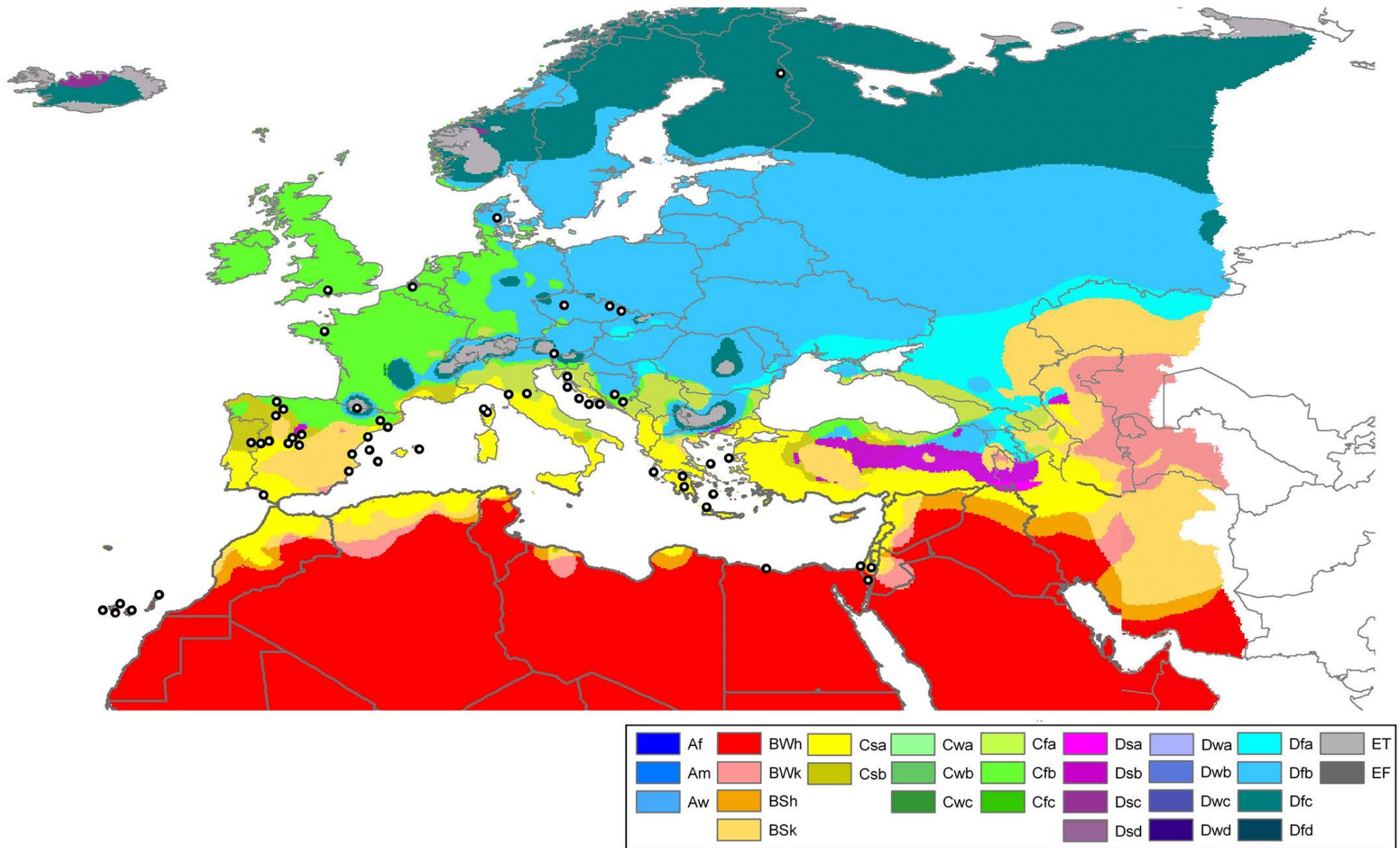


Fig. 39 Mapa climático en el que se muestran la mayoría de localidades de las poblaciones incluidas en el metaanálisis (indicadas con un punto). Los climas están definidos según las categorías de Köppen-Geiger (Kottek, Grieser, Beck, Rudolf, & Rubel, 2006), que es la que utilizamos para el análisis.